

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

УДК 57.082.261

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ГОРОХА ПОСЕВНОГО (*PISUM SATIVUM* L.) КАФЕДРЫ ГЕНЕТИКИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА МГУ И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ В НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

**А. А. Синюшин,
О. А. Аш,
Г. А. Хартина**

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, биологический факультет, 119234 Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: asinjushin@mail.ru

Ключевые слова:

горох посевной, генотип, мутант, сорт, генетический анализ

Представлено описание генетической коллекции сортов, мутантов, маркерных линий и рекомбинантов гороха посевного (*Pisum sativum* L.), имеющейся в распоряжении кафедры генетики биологического факультета МГУ. Кратко охарактеризованы история ее создания и основные направления ее использования в историческом аспекте и в перспективе. Эта коллекция была создана в основном благодаря работе профессора Сергея Александровича Гостимского (21.05.1939–06.11.2012). В ходе работ по индуцированному мутагенезу были получены многочисленные оригинальные мутанты с наследуемыми нарушениями фотосинтеза, хромосомными перестройками, морфологическими аномалиями. В последующие годы коллекция была пополнена отечественными и зарубежными сортами различного направления, маркерными линиями, новыми мутантами. Можно выделить несколько направлений работы, которая в разное время была проведена на материале коллекции гороха кафедры генетики МГУ; часть этих направлений успешно реализуется и в настоящее время. Были изучены некоторые аспекты генетической регуляции фотосинтеза. Описан новый мутантный аллель гена *COCHLEATA*, регулирующего развитие сложного листа у гороха, а также охарактеризованы взаимодействия и особенности фенотипического проявления ранее известных мутаций – *afila*, *tendrilled acacia-A*, *crispa*. В ходе работы по изучению генетического контроля активности апикальной меристемы побега в коллекции были собраны практически все известные мутанты с фасциацией. При работе с ними удалось установить хромосомную локализацию двух мутаций, приводящих к фасциации – *fas* и *sym28*. При изучении форм с наследственными нарушениями развития цветка был сделан вывод о роли гомеозисной замены тычинок на плодолисточки и срастания отдельных цветков в эволюции гинцея в семействе Бобовых. На материале различных сортов и диких подвидов гороха проведен ряд работ по анализу внутривидовой изменчивости и родственных отношений внутри трибы Виковых (*Fabeae*) – например, уточнено таксономическое положение вавилови красивой – *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. Построена детальная генетическая карта гороха, включающая новые мутации. Изучена динамика кариотипа под действием мутагенов и факторов космического полета. Коллекция также используется для проведения летней полевой практики для студентов кафедры генетики. В статье приведен каталог коллекции. Описанный материал может быть использован при проведении совместных исследований или передан для исследований в области генетики, физиологии, биологии развития.

COLLECTIONS OF THE WORLD'S CROP GENETIC RESOURCES FOR THE DEVELOPMENT OF PRIORITY PLANT BREEDING TRENDS

GERMPLASM COLLECTION OF A GARDEN PEA (*PISUM SATIVUM* L.) AND ITS APPLICATION IN RESEARCHES

**A. A. Sinjushin,
O. A. Ash,
G. A. Khartina**

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, str. 12, Leninskie gory, 1, 119234 Moscow, Russia, e-mail: asinjushin@mail.ru

Key words:

garden pea, genotype, mutant, cultivar, genetic analysis

In this paper we provide characteristics of the germplasm collection of cultivars, mutants, marker lines and recombinants of the garden pea (*Pisum sativum* L.) stored at the Genetics Dept. of Biological faculty of the Lomonosov Moscow State University. The history of this collection is briefly described together with the main scopes of its application in both retrospectives and perspectives. The described collection was established mainly due to the work of Prof. Sergey Gostimskii (21.05.1939-06.11.2012). During his surveys on induced mutagenesis in pea, numerous original mutants were isolated which have heritable photosynthesis distortions, chromosome aberrations, morphological anomalies. Subsequently this collection was enriched with the Russian and foreign cultivars of different use, marker lines, novel mutants.

One may list a few different trends of research work carried out with the material of the above-mentioned genetic collection. Some of these research efforts are still under way. Different aspects of genetic control of photosynthesis were studied. We described new mutations which alter the ontogeny of the compound leaf in pea together with interactions and features of phenotypic manifestation of previously known genes. During researches on genetic control of the stem apical meristem in pea, almost all known fasciated mutants were collected and analyzed. Work on these mutants resulted in chromosomal localization of two mutations, *fas* and *sym28*. Detailed analysis of floral mutants of pea led to conclusions concerning the gynoeceium's evolution in Fabaceae when a multicarpellate state might arise from flower fusion or homeotic replacement of stamens with carpels. Work with cultivars of different origin and wild-growing varieties enabled to analyze intraspecific variability together with estimation of phylogenetic relations within the tribe Fabeae. For example, we managed to clarify the taxonomic position of *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. A detailed linkage map of pea was constructed to localize novel mutations. Some works on karyotype plasticity after mutagenic treatment and during space flight were carried out. The germplasm collection is also used during summer field practice for students of the Genetics Dept. of the Lomonosov Moscow State University.

We also provide a catalogue of germplasm collection. The described material can be used for common research projects or for works in various fields, such as genetics, plant physiology and developmental biology.

На рубеже 150-летнего юбилея генетики можно уверенно говорить о некоторых особенностях ее исторического развития. Практически все время своего существования генетика как самостоятельная наука была связана с поиском действующих причин, лежащих в основе наследственности и изменчивости. Этот поиск шел по пути уточнения, конкретизации: от представлений о «слитном» наследовании признаков к факториальной гипотезе, а затем и к познанию тонкой структуры генов, установлению молекулярных механизмов реализации наследственной информации (Inge-Vechtomov, 2015).

Большинство успехов генетики как экспериментальной науки были связаны с удачным выбором модельного объекта. Масштабные открытия были сделаны на небольшом числе биологических видов, которые по тем или иным причинам попадали в поле зрения исследователей. Полученные результаты удавалось успешно аппроксимировать на достаточно широкий круг других видов – вплоть до открытия общебиологических закономерностей.

Огромную роль в работе играют генетические коллекции различных объектов. Именно такие коллекции становятся источником материала для исследований самого разного характера, и работа в русле традиционной «прямой» генетики начинается с анализа мутантов в сравнении с исходной формой. Установление природы мутации связано с картированием ее на генетической карте – и для этого используют маркерные линии. Современные подходы к идентификации мутаций (например, секвенирование нового поколения) также предполагают сравнение аномальной формы с той, на основе генотипа которой мутация была получена (Inge-Vechtomov, 2015).

Исторически первым объектом генетики оказался горох посевной (*Pisum sativum* L.) – однолетнее растение из семейства Бобовых (Fabaceae) (Mendel, 1866). Именно в классических экспериментах Грегора Менделя были выработаны основы гибридологического анализа (Ellis et al., 2011; Reid, Ross, 2011). Формы, которые Г. Мендель использовал в своей работе, были культивируемыми сортами. Таким образом, определенное наследственное разнообразие этого вида

было известно и оценено с практической стороны задолго до рождения генетики как научной дисциплины. Именно с практической ценностью гороха посевного связано то, что он неоднократно становился моделью генетических и физиологических исследований, в том числе ориентированных на получение новых высокопродуктивных сортов. Число известных морфологических мутаций к настоящему времени составляет несколько сотен (Sinjushin, 2013).

Существует несколько общедоступных коллекций зародышевой плазмы (germplasm collection) гороха. Самое обширное собрание находится в Национальном институте сельскохозяйственных исследований (INRA) во Франции (около 8840 образцов). Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР) занимает третье место среди самых больших коллекций гороха (около 6790 образцов) (Smýkal et al., 2015). В этих коллекциях представлены жизнеспособные семена различных сортов, мутантов и образцов дикорастущего гороха, относящихся к двум видам рода – *P. sativum* и *P. fulvum* Sibth. et Sm.) В репродуктивном плане горох является почти исключительно самоопылителем, для него нехарактерна инбредная депрессия, поэтому поддержание генетической коллекции этого вида проще, чем многих других. Существуют и более узкоспециализированные по тематике исследований коллекции. Так, в России в ходе исследований симбиотической азотфиксации (нодуляции) были созданы обширные фонды форм гороха с измененными параметрами этого процесса. Таковы коллекции в Новосибирске (Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, ФИЦ ИГиГ СО РАН) и Санкт-Петербурге (Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, ФГБНУ ВНИИСХМ).

Настоящая работа посвящена характеристике генетической коллекции гороха, собранной на кафедре генетики биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова. Своим современным состоянием она

в значительной степени обязана активным трудам профессора Гостимского Сергея Александровича (20.05.1939 – 06.11.2012). Отдавая долг заслугам С. А. Гостимского в формировании коллекции кафедры и в целом в развитии генетики растений в МГУ, кратко осветим его творческий путь.

Большая часть работ С. А. Гостимского была связана с изучением морфологических (в первую очередь, хлорофилл-дефицитных) и хромосомных мутантов гороха. Этим вопросам посвящены его кандидатская (Gostimsky, 1966) и докторская (Gostimsky, 1981) диссертационные работы. В рамках этого направления был намечен плодотворный подход, когда генетические исследования наследования новых мутаций были подкреплены детальным физиологическим и биофизическим анализом аномальных форм. Именно тогда был получен ряд уникальных морфологических мутантов, возникших при воздействии на семена гороха различных мутагенов (см. таблицу).

В конце 1990-х гг. возглавляемая С. А. Гостимским рабочая группа обратилась к изучению ДНК-полиморфизма и, более широко, проблемы изменчивости генома растений (Gostimsky et al., 2005). Так, были описаны на молекулярном уровне изменения, возникающие при культивировании *in vitro* (соматональная изменчивость).

Объектом этих исследований также стали различные формы гороха. Сотрудники лаборатории совместно с коллегами из Института медико-биологических проблем РАН изучили влияние факторов космического полета на геном растений на молекулярно-генетическом и цитогенетическом уровнях (Gostimsky et al., 2007).

Значительное внимание было уделено мутациям, нарушающим нормальное функционирование апикальной меристемы побега. На кафедре была собрана обширная коллекция линий с различными аномалиями развития побега, изучение которых составило одно из направлений работы группы (Sinjushin, Gostimsky, 2007, 2008).

Помимо научной работы, коллекция различных линий гороха посевного стала основой для учебной практики студентов кафедры генетики на Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского МГУ. Эта практика существует по настоящее время, и одна из учебных задач связана именно с гибридологическим анализом на примере *P. sativum*. Ниже мы вкратце рассмотрим несколько фундаментальных аспектов, изучение которых в разное время было проведено с использованием генетической коллекции кафедры генетики. Мы также приводим каталог коллекции (см. таблицу).

Таблица. Генетическая коллекция гороха посевного кафедры генетики МГУ
Table. Pea germplasm collection at the Genetics Department
of the Lomonosov Moscow State University

Название линии	Происхождение	Известные мутации (группа сцепления**)	Описание фенотипа (для сортов указан год создания или районирования, если известен)
Л15*	John Innes Centre, Великобритания	<i>b fa</i>	Фасциированный зерновой сорт (1847)
Л111*	“	<i>a cri-1</i>	Мутант с нарушениями развития листа
Л1116*	“	<i>coch</i>	“
Л1134*	“	<i>nap</i>	Мутант с нарушениями развития цветка
Л1257*	“	<i>coch</i>	Мутант с нарушениями развития листа
Л1826*	“	<i>bif</i>	Мутант с измененной активностью апикальной меристемы
Л1854*	“	<i>dim-1</i>	“
Л11340*	“	<i>b st sup</i>	Мутант с нарушениями развития цветка
Л12163*	“	<i>stp-1</i>	“
Л12166*	“	<i>a pe</i>	“
Л12665*	“	<i>a bif</i>	Мутант с измененной активностью апикальной меристемы
Л12671*	“	<i>fa</i>	“
Л12771*	“	<i>fas</i>	“
Л13021*	“	<i>lst</i>	Мутант с нарушениями развития цветка

Название линии	Происхождение	Известные мутации (группа сцепления**)	Описание фенотипа (для сортов указан год создания или районирования, если известен)
L3056*	“	<i>biv</i>	“
L108*	Horticultural Research Station, Alnarp, Швеция	<i>a con</i>	Гомозигота по транслокации между хромосомами 2 и 4 (Lamm, Miravalle, 1959)
L114*	“		Гомозигота по транслокации между хромосомами 1 и 2 (Lamm, Miravalle, 1959)
L577*	“	<i>con le pur td</i>	Маркерная линия
L1449*	“	<i>a i o red</i>	“
M-10	Кафедра генетики МГУ	<i>a</i>	Гомозигота по транслокации между хромосомами 2 и 7 (получена из с. Торсдаг)
Wt11304*	Wiatrowo Plant Breeding Station, Польша	<i>b coch le</i>	Мутант с нарушениями развития листа
Wt12185*	“	<i>b fa2</i>	Фасцированный мутант
WL131	Weibullsholm collection of the Nordic Gene Bank, Швеция	<i>afn fn le lfsn</i>	Маркерная линия
WL741*	“	<i>i k r s v wb</i>	“
WL851	“	<i>b cp i fl fru le s te tl wb</i>	“
WL1072*		<i>b cor cp gp m mifo pro s st td un wb</i>	“
WL1132*	“	<i>b gp rms</i>	“
WL1165*	“	<i>a bt i le r tl wb</i>	“
WL1238*	“	<i>b bt coh cp df gp i k le m pro r s sru td tl te wb z</i>	“
WL1749*	“	<i>b cp i k r s st tl pl</i>	”
WL1776*	“	<i>i le wb</i>	“
SGE	ИЦиГ СО РАН		Линия дикого типа (Kosterin, Rozov, 1993)
Адагумский	ГНУ СКЗНИИСиВ	<i>a i le r</i>	Овощной сорт (1980)
Аист	(1)	<i>a</i>	Зерновой сорт (1985)
Альфа	ГНУ СКЗНИИСиВ	<i>a r</i>	Овощной сорт (1977)
Амброзия	НПФ «Поиск», ООО «Ависта»	<i>a r</i>	Овощной сорт (2009)
Батрак	(1)	<i>a af def deh le</i>	Зерновой сорт (1999)
Великан	(2)	<i>a i le r</i>	Овощной сорт
Виола	“	<i>a le r</i>	Овощной сорт (1977)
Викинг	“	<i>a i le r</i>	Овощной сорт (2015)
Демон	(1)	<i>a af def deh le</i>	Зерновой сорт (1990)
Жегалова 112	(2)	<i>a r</i>	Овощной сорт (1943)
Изумруд	(2)	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1979)
Капитал	(1)	<i>a</i>	Зерновой сорт (1931)
Малиновка	“		Фуражный сорт (1987)
Мультик	(1)	<i>a af le def</i>	Зерновой сорт (2003)
Неистошимый-195	(2)	<i>a p r v</i>	Овощной сорт (1943)
Немчиновский-766	ГНУ НИИСХ ЦРНЗ	<i>a</i>	Зерновой сорт (1964)
Неручь	(1)	<i>a le def</i>	Зерновой сорт (1987)
Норд	“	<i>a af def le</i>	Зерновой сорт (1992)
Орел	“	<i>a def le</i>	Зерновой сорт (1999)
Орлан	“	<i>a def le</i>	Зерновой сорт (1999)
Орловчанин	“	<i>a def le</i>	Зерновой сорт (1991)
Первенец	ГНУ ВИР	<i>a r</i>	Овощной сорт (2002)
Первенец	(2)	<i>a le fn fn det</i>	Овощной сорт (не включен в реестр)
Пионер	Польша	<i>a i le r</i>	Овощной сорт (2001)
Премиум	ИП Алексашова М.В.	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1999)

Название линии	Происхождение	Известные мутации (группа сцепления**)	Описание фенотипа (для сортов указан год создания или районирования, если известен)
Ранний грибовский 11	(2)	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1964)
Ранний зеленый 33	ГНУ Воронежский НИИСХ	<i>a i</i>	Зерновой сорт (1931)
Сахарный 2	(2)	<i>a i r p v</i>	Овощной сорт (1993)
Совершенство 65-3	“	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1982)
Торсдаг	Россия	<i>a</i>	Зерновой сорт (1935)
Флагман	Самарский НИИСХ	<i>a deh</i>	Зерновой сорт (1993)
Чика	(2)	<i>a l e i r</i>	Овощной сорт (2006)
Alaska	Великобритания	<i>a i l e</i>	Зерновой сорт (1882)
Filby	“	<i>a a f l e s t</i>	“ (1978)
Finale	Себесо, Голландия	<i>a i l e</i>	“ (1984)
Frisson	Франция	<i>a l e</i>	“ (1968)
Hurst Green Shaft	Великобритания	<i>a l e i r</i>	Овощной сорт (1971)
Kelvedon Wonder	Великобритания	<i>a l e r</i>	Овощной сорт (1925)
Lu Zhun	Китай	<i>a i</i>	Зерновой сорт
Oskar	Чехия, SEMO Ltd.	<i>a i l e r</i>	Овощной сорт (1994)
Pin Wan	Китай	<i>a</i>	Зерновой сорт
Puget	Великобритания	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1967)
Rondo	Голландия	<i>a i</i>	Зерновой сорт (1943)
Rosacrone	Германия	<i>b f a</i>	Зерновой сорт
Smaragd	Чехия	<i>a l e</i>	“ (1980)
Sparkle	США	<i>a i r</i>	Овощной сорт (1965)
Wasata	Польша	<i>a f</i>	Фуражный сорт
“Штамбовый”	Кафедра генетики МГУ	<i>a f a s</i> (III)	Фасцированный мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) (Sinjushin, Gostimskii, 2007, 2008)
“Скрученный”	“	<i>a i ? c u r l</i> (V)	Спонтанный мутант (с. Ранний зеленый), все органы скрученные и смятые
“Ваху-1”	“	<i>a w a x y 1</i>	Регенерат из культуры тканей (с. Ранний зеленый) с нарушением распределения воскового налета на листьях (Kovalenko, Ezhova, 1992)
“Ваху-2”	“	<i>a w a x y 2</i>	“
“Хлорофилл-1”	“	<i>a</i>	Желто-зеленый летальный мутант (с. Капитал, ЭМС) (Tageeva et al., 1968) с повреждением ФСII (Bozhok et al., 1982)
“Хлорофилл-2”	“	<i>a c h i 2</i> (I)	Светло-зеленый (на слабом освещении жизнеспособный) мутант (с. Капитал, ЭМС) (Tageeva et al., 1968)
“Хлорофилл-3”	“	<i>a</i>	Выцветающий летальный мутант (с. Капитал, ЭМС) (Tageeva et al., 1968)
“Хлорофилл-4”	“	<i>c h i 4</i> (V) <i>c o c h</i>	Выцветающий летальный мутант (с. Капитал, γ-лучи) с нарушениями развития цветка и прилистников (Gostimskii et al., 1972; Sinjushin et al., 2011)
“Хлорофилл-5”	“	<i>a</i>	Желто-зеленый летальный мутант (с. Капитал, ЭМС) с частичным блокированием функций ФСI (Bozhok et al., 1982)
“Хлорофилл-6”	“	<i>a i c h i 6-1</i> (V)	Регенерант из культуры тканей (с. Ранний зеленый) с пониженным содержанием хлорофилла
“Хлорофилл-7”	“	<i>a c h i 6-2</i> (V)	Желто-зеленый жизнеспособный мутант (с. Капитал, ЭМС) с пониженным содержанием хлорофилла (Gostimskii et al., 1991)
“Хлорофилл-10”	“	<i>a</i>	Выцветающий летальный мутант (с. Капитал, ЭМС) (Gostimskii et al., 1981)

Название линии	Происхождение	Известные мутации (группа сцепления**)	Описание фенотипа (для сортов указан год создания или районирования, если известен)
“Хлорофилл-11”	“	<i>a</i>	Выцветающий жизнеспособный мутант (с. Капитал, ЭМС) (Gostimskii et al., 1981)
“Хлорофилл-12”	“	<i>a le tl</i>	Светло-зеленый жизнеспособный мутант (с. Капитал, ЭМС) (Gostimskii et al., 1981); линия также несёт аномалию в развитии листа (<i>tl</i>)
“Хлорофилл-13”	“	<i>a</i>	Темно-зеленый карликовый полудоминантный мутант (с. Капитал, γ -лучи) с пониженной фертильностью (Gostimskii et al., 1981)
“Хлорофилл-14”	“	<i>a xa14-1</i>	Желтый летальный мутант (Свобода, НММ) (Gostimskii et al., 1981)
“Хлорофилл-15”	“	<i>a chi115</i> (III)	Светло-зеленый с темными жилками жизнеспособный мутант (с. Торсдаг, ЭМС) (Cheghamirza et al., 2004)
“Хлорофилл-16”	“	<i>a xa16</i>	Желтый летальный мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) (Gostimskii et al., 1981)
“Хлорофилл-17”	“	<i>a xa14-2</i>	“ (с. Ранний зеленый, ЭМС)
“Хлорофилл-18”	“	<i>a xa18</i>	Желтый летальный полудоминантный мутант с отсутствием хлорофилла (с. Ранний зеленый, ЭМС) (Levenko et al., 1984)
“Хлорофилл-29”	“	<i>a xa29</i>	Желтый летальный мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) (Gostimskii et al., 1981)
“Хлорофилл-41”	“	<i>a</i>	Выцветающий жизнеспособный мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС)
“Хлорофилл-42”	“	<i>a chi42</i> (I)	Желто-зеленый жизнеспособный мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) с пониженным содержанием хлорофилла (Gostimskii et al., 1991)
“Хлорофилл-2004”	“	<i>a chi2004</i> (I)	Жизнеспособный желто-зеленый мутант (с. Торсдаг, ЭМС)
“Виола высокая”	“	<i>a</i>	Спонтанный мутант (с. Виола) с удлиненными междоузлиями
“Новая форма-42”	“	<i>a af chi42 i r tl</i>	Рекомбинант
ДТР	(2)	<i>a det i le fn fna r</i>	“
ДТР-м	Кафедра генетики МГУ	<i>a b det gp i le r s wb</i>	“
R40	“	<i>a</i>	Карликовый мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) (Rehmatulla, 1976)
R64	“	<i>a</i>	Мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС+ γ -лучи) с пониженной фертильностью, короткими и тонкими междоузлиями (Rehmatulla, Gostimskii, 1976). Мутация доминантная (Rehmatulla, 1976)
R74	“	<i>a</i>	Светло-зеленый мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС+ γ -лучи) (Rehmatulla, 1976)
R94	“	<i>a ? cri</i>	Мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) с пониженной стерильностью и аномальным строением листьев (Rehmatulla, Gostimskii, 1976)
R100	“	<i>a</i>	Карликовый мутант (с. Немчиновский-766, ЭМС) с толстыми междоузлиями и нормальной фертильностью (Rehmatulla, Gostimskii, 1976)
“Чебурашка”	(1), каф. генетики МГУ	<i>a le def sup tac^A</i>	Рекомбинант
“Рас-тип”	(1)	<i>a af le deh def tac^A</i>	Спонтанный мутант (с. Батрак) с нарушениями развития листа
Аз-23	“	<i>a le af uni^{rac}</i>	Рекомбинант с нарушениями развития листа

Название линии	Происхождение	Известные мутации (группа сцепления**)	Описание фенотипа (для сортов указан год создания или районирования, если известен)
“5-листочковая акация”	“	<i>a le af def tac^A</i> <i>uni^{tac}</i>	“
“Люпиноид”	“	<i>a b def det fa i</i>	Рекомбинант с нарушениями развития побега (Sinjushin, Gostimskii, 2008)
K301*	ИЦиГ СО РАН	<i>a le nod4</i>	Мутант (с. Рамонский 77, НЭМ) с фасциацией и гипернодуляцией
<i>P. sativum</i> ssp. <i>arvense</i> (L.) Asch.	Ин-т ботаники НАН Армении		Дикорастущий горох

Обозначения мутаций по (PGene, 2015). Там, где специально не оговорено, – мутации рецессивны. Источник (1) – ГНУ ВНИИЗБК, (2) – ГНУ ВНИИССОК.

*Материал, полученный из внешних источников на условиях нераспространения, который может быть использован для совместной работы.

**Группа сцепления указана для мутаций, полученных на кафедре генетики биологического факультета МГУ.

Регуляция фотосинтеза

Способность к фотосинтезу характеризует подавляющее большинство растений. Основные особенности протекания и регуляции этого процесса достаточно консервативны, и их изучение возможно на модельных объектах. Именно индуцированные мутанты гороха с различными нарушениями фотосинтеза составили основу описываемой генетической коллекции гороха (см. таблицу). Часть из них имеет нормальную жизнеспособность («Хлорофилл-12», «Хлорофилл-13»), большинство летальны и могут быть поддержаны в гетерозиготном состоянии. Мутации имеют ядерную локализацию. Для части них (*chi2*, *chi4*, *chi6*, *chi115*) удалось установить положение на генетической карте, однако ни одна из описанных мутаций не была идентифицирована на молекулярном уровне или отождествлена с уже известными из других коллекций мутациями. Вероятно, это связано с тем, что хлорофилл-дефицитные мутанты чаще других образуются в ходе экспериментов по индуцированному мутагенезу, и фенотипически они могут быть сходны у разных видов, что затрудняет анализ методом поиска генов-кандидатов. Физиологическими и биофизическими методами были охарактеризованы изменения у различных форм. Описаны мутанты с нарушениями активности фотосистем I и II, транспорта электронов между фотосистемами (Bozhok et al., 1982). Из-за отсутствия данных о молекулярной природе полученных мутаций сложно сделать заключения общеприкладного характера на доступном в коллекции материале. Тем не менее

имеющиеся мутанты могут представлять интерес как удобная модель для изучения различных процессов. Так, летальный мутант «Хлорофилл-18», полностью лишенный хлорофилла (рис. 1, а), был успешно использован как объект для изучения функциональной роли фитохромов в регуляции устьичных движений (Sokol'skaya et al., 2003).

Генетический контроль развития сложного листа

Для большинства бобовых характерен сложный лист; у гороха он в норме состоит из прилистников, рахиса, листочков и усиков. К настоящему времени описано несколько десятков мутаций, нарушающих нормальное развитие листа (Sinjushin, 2013). Помимо значительного фундаментального интереса, некоторые из этих мутаций имеют прикладное значение в селекции. Так, многие сорта отечественной и зарубежной селекции имеют так называемый «усатый» тип листа (мутация *af*): разветвленный черешок несет многочисленные усики, которые, как считается, способствуют поддержанию стебля в вертикальном положении и препятствуют полеганию. Широко обсуждается практическая ценность других мутаций, влияющих на строение листа (Mikic et al., 2011; Zelenov et al., 2014). В коллекции кафедры генетики есть ряд форм, характеризующихся наследуемыми аномалиями в строении листа. Помимо хорошо известных мутаций (*af*, *tl*, *uni^{tac}*, *st* и др.), некоторые линии несут рецессивные аллели еще не охарактеризованных генов. Например, линия «Рас-тип», полученная из ВНИИЗБК (г. Орел),

несет мутацию *tendrilled acacia-A* (*tac^A*), которая вызывает срастание дистальных структур листа в единую листовую пластинку (Avercheva et al., 2012). В ходе работ по индуцированному мутагенезу были получены новые аллели генов *CRI* (линия R-94, неопубл. данные, рис. 1, б) и *COCH* (линия «Хлорофилл-4») (Sinjushin et al., 2011).

Регуляция активности апикальной меристемы побега и соцветия

В отличие от модельных видов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassica-ceae) и *Antirrhinum majus* L. (Plantaginaceae), горох и представители родственных ему родов обладают сложным соцветием. Цветки образуются на специализированных коротких пазушных цветоносах, которые в свою очередь расположены в пазухах листьев на главном побеге. Апикальная меристема (АМ) последнего образуется из почки зародыша и в течение всего онтогенеза сохраняет недифференцированное состояние, пролиферативную активность и постоянные размеры. Одним из широко распространенных нарушений активности АМ является фасциация – неконтролируемое разрастание, приводящее к формированию уплощенного побега с аномальным количеством и расположением листьев и пазушных побегов. В 1976 г. при использовании индуцированного мутагенеза был получен мутант «Штамбовый» с выраженной фасциацией побега (Rehmatulla, Gostimsky, 1976). Изучение этого мутанта было началом исследования аномальных форм гороха и других бобовых с нарушениями активности АМ. К настоящему времени в коллекции собраны все известные генотипы гороха с фасциацией из различных коллекций и установлены аллельные отношения между ними (Sinjushin, Gostimsky, 2007). С использованием ДНК-маркеров два гена, *FAS* и *SYM28*, были локализованы на генетической карте (Sinjushin, Gostimsky, 2008; Sinjushin et al., 2008). Практически все представители семейства Fabaceae обладают уникальной особенностью к формированию симбиотической связи с азотфиксирующими бактериями (нодуляции). Интересно, что программы регуляции активности апикальной меристемы побега и некоторых ас-

пектов нодуляции имеют общие компоненты. Два имеющихся в коллекции фасцированных мутанта (линии K301 и P64) также характеризуются гипернодуляцией – формированием избыточного числа симбиотических клубеньков (Sidorova et al., 2015). Значительный интерес представляют формы с так называемым детерминантным типом роста (ДТР), при котором главный побег имеет ограниченный рост и производит верхушечную кисть. Эта особенность является хозяйственно ценной, поскольку она способствует практически одновременному созреванию плодов. Известна рецессивная мутация *det*, которая приводит к ДТР у гороха. В коллекции имеются линии *det* из разных источников (ДТР, «Люпиноид»). По результатам детального фенотипического и гибридологического анализа у форм с различными нарушениями активности АМ была предложена схема генетической регуляции ее активности (Sinjushin, 2011).

Генетическая регуляция формирования зигоморфного цветка

Горох, как и многие другие представители бобовых, обладает билатерально симметричным (зигоморфным) цветком. Формирование симметрии подобного типа происходило в разных эволюционных линиях независимо. У гороха известно несколько мутантов с нарушениями процесса дифференцировки разных типов лепестков (Wang et al., 2008). Например, у мутантов *keeled wings* (*k*, линия WL1238, см. таблицу) лепестки-весла превращены в элементы лодочки. У ряда мутантов наблюдаются нарушения в дифференцировке органов различных кругов: развитие плодолистиков вместо тычинок (мутант *stp-1*, линия J12163) или лепестков вместо тычинок (мутант *sup*, линии J11340 и «Чебурашка», рис. 1, в) и другие. Некоторые гены, ответственные за нормальное развитие цветка, уже идентифицированы, в то время как остальные изучены хуже. Материал коллекции кафедры генетики был использован для изучения механизмов, приводящих к увеличению числа плодолистиков в цветке (Sinjushin, 2014) – явлению, которое можно наблюдать в норме у некоторых представителей бобовых.

Изучение внутривидового молекулярно-генетического полиморфизма у *Pisum sativum*

На протяжении нескольких лет одним из основных направлений работы с коллекцией было изучение полиморфизма генома гороха посевного с использованием ДНК-маркеров различных типов (RAPD, SCAR, CAPS, ISSR, SSR и др.). Результаты этой работы частично обобщены в виде статьи (Gostimsky et al., 2005). Была определена мера генетического сходства между сортами и линиями различного происхождения. В частности, было подтверждено, что наибольшую степень родства обнаруживают сорта и полученные на их основе мутанты – как спонтанные, так и индуцированные. С использованием ДНК-маркеров удалось оценить влияние факторов космического полета на геном растений на примере двух линий гороха (Gostimsky et al., 2007). Частота спонтанного мутирования была описана также для длительно культивируемых каллусов гороха, т. е. на молекулярно-генетическом уровне была описана соматическая изменчивость (Kuznetsova et al., 2006). Материал коллекции был использован также для установления родственных отношений внутри трибы Fabeae, в частности, для уточнения степени родства гороха и его ближайшего дикорастущего родича вавилонии красивой – *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. (Sinjushin, Demidenko, 2010).

Картирование новых мутаций на генетической карте

Первым этапом на пути идентификации новых генов в рамках «прямой генетики» становится локализация мутаций на генетической карте. Генетическое картирование у гороха с использованием морфологических и молекулярных маркеров стало одним из приоритетных направлений работы лаборатории генетики и селекции растений кафедры генетики МГУ. Были использованы маркерные линии, несущие многочисленные морфологические мутации и сильно отличающиеся по аллельному составу ДНК-маркеров (WL1238, WL1132, L577 и др., см. таблицу). В популяциях гибридов F₂ от скрещивания этих линий с новыми мутантами был успешно картирован ряд генов – *CHI42*, *CHI115*, *FAS*, *SYM28* (Gostimsky

et al., 2005; Sinjushin et al., 2008; Sinjushin, 2013). Полученные оригинальные данные о локализации гена *SYM28* были впоследствии использованы зарубежными коллегами для идентификации гена на молекулярном уровне (Krusell et al., 2011). Также удалось подтвердить положение многих генов с ранее известной локализацией (Kononov et al., 2005). Были предложены новые ДНК-маркеры, удобные для картирования (Kononov et al., 2005). Еще до появления ДНК-маркеров на основе ПЦР на кафедре было осуществлено картирование некоторых новых мутаций с использованием маркерных линий (L25, L58 и др.), гомозиготных по хромосомным перестройкам. Данные о ко-сегрегации морфологического маркера с точкой разрыва известной хромосомы использовали для локализации этого маркера на генетической карте. Таким способом было установлено положение мутаций, вызывающих дефекты фотосинтеза у линий «Хлорофилл-2», «Хлорофилл-4», «Хлорофилл-7» и «Хлорофилл-23». К сожалению, эти данные остались неопубликованными и вошли только в работу (Gostimsky, 1981).

Горох посевной как модель для изучения изменчивости кариотипа

Горох, на протяжении нескольких тысячелетий подвергавшийся искусственному отбору и имеющий значительное природное разнообразие, характеризуется изменчивостью кариотипа. Это обстоятельство долго затрудняло составление объединенной (консенсусной) генетической карты (Ellis et al., 1992; Kosterin, 2015). На протяжении длительного периода все вновь полученные на кафедре генетики мутанты гороха характеризовали не только с морфологической и физиологической, но и с кариологической точки зрения. Было показано, что во многих случаях возникновение морфологических наследуемых нарушений было связано с хромосомными мутациями – такова, например, линия R64 (см. таблицу) (Rehma-tulla, Gostimskii, 1976). Большинство обнаруженных аберраций относилось к транслокациям (Gostimsky, 1970; Ezhova, Gostimsky, 1976, 1979). Мутация, приводящая к нарушениям развития листа и цветка у линии «Хлорофилл-4», была идентифицирована с исполь-

зованием молекулярных маркеров. Было показано, что она представляет собой делецию (возможно, частичную) гена *COCH*, гомологичного генам *VOPI/2 A. thaliana* и необходимого для нормального развития цветка, прилистников и азотфиксирующих клубеньков (Sinjushin et al., 2011; Couzigou et al., 2012). Частота возникновения хромосомных мутаций послужила одним из показателей

стабильности генома при изучении влияния факторов космического полета на растения гороха (Gostimsky et al., 2007). Материал коллекции кафедры генетики был использован для детального изучения структуры хромосом гороха у различных сортов и линий (в том числе генотипов с транслокациями) с использованием дифференциального окрашивания (Samata-dze et al., 2005).

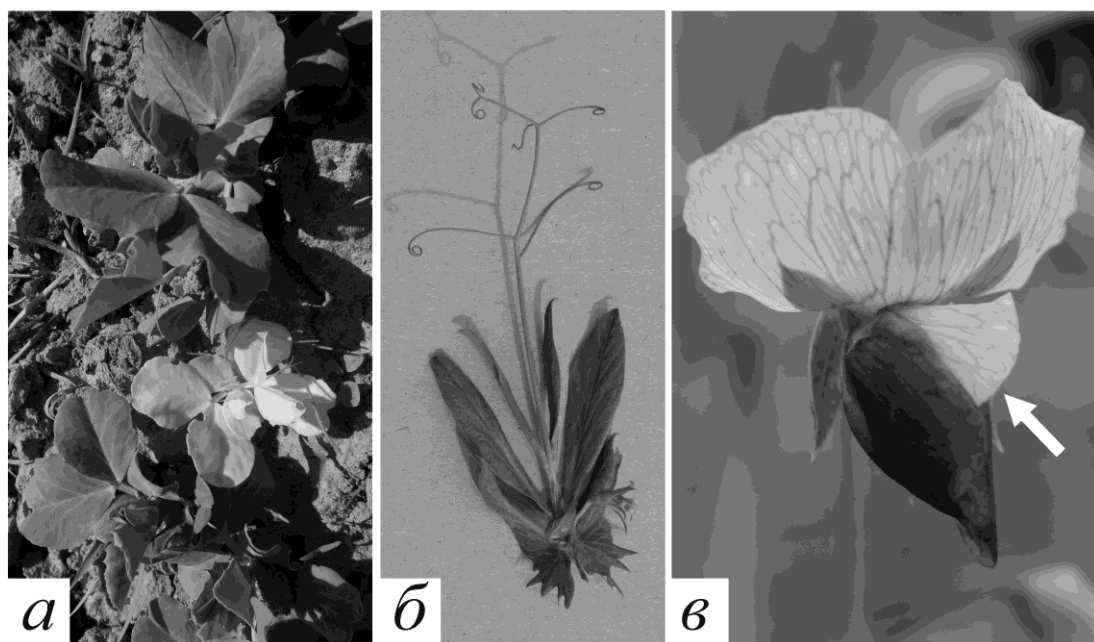


Рис. 1. Фенотипы некоторых оригинальных мутантов гороха из коллекции кафедры генетики МГУ

а – хлорофилл-дефицитное гомозиготное растение (летальный мутант), выщепляющееся в линии «Хлорофилл-18»; б – нарушения в строении листа в линии R-94; в – появление лишних лепестков (показаны стрелкой) у гибридного растения, полученного от скрещивания с линией «Чебурашка»

Fig. 1. Phenotypes of some original pea mutants from the described germplasm collection

а – chlorophyll-deficient homozygous plant (lethal mutant) from the line “Chlorophyll-18”; б – leaf anomalies in line R-94; в – supernumerary petals (arrow) in a hybrid plant obtained from the cross with the line “Cheburashka”

Заключение

Приведенный краткий обзор показывает разнообразие направлений, по которым осуществлялась и продолжает осуществляться исследовательская деятельность с использованием генетической коллекции гороха кафедры генетики МГУ. В настоящее время образцы коллекции сохраняются во всхожем состоянии путем регулярных пересевов, происходит непрерывное пополнение

фонда. Накопленный коллекционный и теоретический материал может быть использован для дальнейших исследований в области цитогенетики, филогенетики, идентификации новых генов, молекулярного картирования, оценки изменчивости разнообразия в культуре, биологии развития, физиологической генетики – в том числе и в рамках проектов, реализуемых совместно со специалистами из других учреждений.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (проект № 15-04-06374).

Выражаем признательность авторам фотографий – Ф. А. Коновалову, О. В. Аверчевой, А. С. Беляковой.

References/Литература

1. Avercheva O. V., Sinjushin A. A., Zelenov A. N. A spontaneous mutation in a semi-leafless pea cultivar restores leaflet formation and improves photosynthetic function // VI International Conference on Legumes Genetics and Genomics. Program and abstract book. Hyderabad: ICRIASAT, 2012, p. 391.
2. Bozhok G. V., Karpilova I. F., Gostimsky S. A. Photochemical, physiological and biochemical characteristics of yellow-green pea mutants with inactive photosystems I and II // *Fiziologiya rastenii*, 1982, vol. 29, pp. 705–712 [in Russian] (Божок Г. В., Карпилова И. Ф., Гостимский С. А. Фото-химическая и физиолого-биохимическая характеристика желто-зеленых мутантов гороха с неактивными фотосистемами I и II // *Физиология растений*. 1982. Т. 29. С. 705–712).
3. Cheghamirza K., Koveza O. V., Konovalov F. A., Gostimsky S. A. Identification and mapping of *chl115* gene and DNA markers linked to it in pea (*Pisum sativum* L.) // *Rus. J. Genet.*, 2004, vol. 40, pp. 737–742 (Чегамирза К., Ковеза О. В., Коновалов Ф. А., Гостимский С. А. Идентификация и локализация гена *chl115* и сцепленных с ним ДНК-маркеров у гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // *Генетика*. 2004. Т. 40. С. 909–915).
4. Couzigou J. M., Zhukov V., Mondy S. et al. *NODULE ROOT* and *COCHLEATA* maintain nodule development and are legume orthologs of *Arabidopsis BLADE-ON-PETIOLE* genes // *Plant Cell*, 2012, vol. 24, pp. 4498–4510.
5. Ellis T. H. N., Turner L., Hellens R. P. et al. Linkage maps in pea // *Genetics*, 1992, vol. 130, pp. 649–663.
6. Ellis T. H. N., Hofer J. M. I., Timmerman-Vaughan G. M. et al. Mendel, 150 years on // *Trends Plant Sci.*, 2011, vol. 16, pp. 590–596.
7. Ezhova T. A., Gostimskii S. A. Analysis of karyotypes of chlorophyll mutants and initial cultivars of pea // *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1976, no. 9, pp. 101–106 [in Russian] (Ежова Т. А., Гостимский С. А. Анализ кариотипов хлорофильных мутантов и исходных сортов гороха // *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки*. 1976. № 9. С. 101–106).
8. Ezhova T. A., Gostimsky S. A. Genetic analysis of pea chlorophyll mutants // *Genetika*, 1979, vol. 15, pp. 691–700 [in Russian] (Ежова Т. А., Гостимский С. А. Генетический анализ хлорофильных мутантов гороха // *Генетика*. 1979. Т. 15. С. 691–700).
9. Gostimsky S. A. A case of simultaneous origin of chlorophyll mutation and reciprocal translocation caused by gamma-rays in pea // *Genetika*, 1970, vol. 6, pp. 51–54 [in Russian] (Гостимский С. А. Случай одновременного возникновения хлорофильной мутации и реципрокной транслокации при облучении семян гороха гамма-лучами // *Генетика*. 1970. Т. 6. С. 51–54).
10. Gostimsky S. A. Pleiotropic effect of chlorophyll mutation in pea // *Genetika*, 1972, vol. 8, pp. 31–36 [in Russian] (Гостимский С. А. Плеiotропный эффект хлорофильной мутации у гороха // *Генетика*. 1972. Т. 8. С. 31–36).
11. Gostimsky S. A. Genetic control of photosynthesis in higher plants: doctoral thesis. Moscow: MGU, 1981. 314 p. [in Russian] (Гостимский С. А. Генетический контроль фотосинтеза у высших растений. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1981. 314 с.).
12. Gostimsky S. A., Ezhova T. A., Matorin D. N. Genetic control of photosynthesis in *Pisum sativum* L. // *Fiziologiya rastenii*, 1981, vol. 28, pp. 269–279 [in Russian] (Гостимский С. А., Ежова Т. А., Маторин Д. Н. Генетический контроль фотосинтеза у *Pisum sativum* L. // *Физиология растений*. 1981. Т. 28. С. 269–279).
13. Gostimsky S. A., Krendeleva T. E., Kukarskikh G. P. et al. Characteristics of photosynthetic system in viable chlorophyll mutants of pea // *Fiziologiya rastenii*, 1991, vol. 38, pp. 31–39 [in Russian] (Гостимский С. А., Кренделева Т. Е., Кукарских Г. П. и др. Характеристика фотосинтетического аппарата жизнеспособных хлорофильных мутантов гороха // *Физиология растений*. 1991. Т. 38. С. 31–39).
14. Gostimsky S. A., Kokaeva Z. G., Konovalov F. A. Studying plant genome variation using molecular markers // *Rus. J. Genet.*, vol. 41, pp. 378–388 (Гостимский С. А., Кокаева З. Г., Коновалов Ф. А. Изучение организации и изменчивости генома растений с помощью молекулярных маркеров // *Генетика*. 2005. Т. 41. С. 480–492).
15. Gostimsky S. A., Levinskikh M. A., Sychev V. N. et al. The study of the genetic effects in generation of pea plants cultivated during the whole cycle of ontogenesis on the board of RS ISS // *Rus. J. Genet.*, 2007, vol. 43, pp. 869–874 (Гостимский С. А., Левинских М. А., Сычев В. Н. и др. Исследование генетических эффектов в потомстве растений гороха, выращенных в течение полного цикла онтогенеза в космической оранжерее на борту РС МКС // *Генетика*. 2007. Т. 43. С. 1050–1057).

16. Inge-Vechtomov S. G. Retrospective of genetics (series of lectures). St. Petersburg, 2015, 336 p. [in Russian] (*Инге-Вечтомов С. Г. Ретроспектива генетики (курс лекций)*). СПб., 2015, 336с.).
17. Konovalov F., Toshchakova E., Gostimsky S. A. A CAPS marker set for mapping in linkage group III of pea (*Pisum sativum* L.) // Cell. Mol. Biol. Lett., 2005, vol. 10, pp. 163–171.
18. Kosterin O. E. Pea (*Pisum sativum* L.): the uneasy fate of the first genetical object // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii, 2015, vol. 19, pp. 13–26 [in Russian] (*Костерин О. Э. При царе горохе (Pisum sativum L.): непростая судьба первого генетического объекта // Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015. Т. 19. С. 13–26).
19. Kosterin O. E., Rozov S. M. Mapping of the new mutation *blb* and the problem of integrity of linkage group I // Pisum Genet., 1993, vol. 25, pp. 27–1.
20. Kovalenko O. V., Ezhova T. A. Two waxless mutants of somaclonal origin in pea // Pisum Genet., 1992, vol. 24, pp. 60–63.
21. Krusell L., Sato N., Fukuhara I. et al. The *Clavata2* genes of pea and *Lotus japonicus* affect autoregulation of nodulation // Plant J., 2011, vol. 65, pp. 861–871.
22. Kuznetsova O. I., Ash O. A., Gostimsky S. A. The effect of duration of callus culture on the accumulation of genetic alterations in pea *Pisum sativum* L. // Rus. J. Genet., 2006, vol. 42, pp. 555–562 (*Кузнецова О. И., Аш О. А., Гостимский С. А. Изучение влияния продолжительности культивирования каллусов на накопление генетических изменений у регенерантов гороха (Pisum sativum L.) // Генетика*. 2006. Т. 42. С. 684–692).
23. Lamm R., Miravalle R. J. A translocation tester set in *Pisum* // Hereditas, 1959, vol. 45, pp. 417–440.
24. Levenko B. A., Gostimsky S. A., Matornin D. N. Spectral features of light-green pea mutant with semidominant inheritance // Biologicheskie nauki, 1984, vol. 11, pp. 18–33 [in Russian] (*Левенко Б. А., Гостимский С. А., Маторнин Д. Н. Спектральные свойства светло-зеленого мутанта гороха с полудоминантным характером мутации // Биол. науки*. 1984. Т. 11. С. 18–33).
25. Mendel G. Versuche über Pflanzenhybriden // Verhandlungen der Naturforschungs Vereins. 1866, bd. 4, s. 3–47.
26. Mikic A., Mihailovic V., Cupina B. Genetic background and agronomic value of leaf types in pea (*Pisum sativum*) // Rat. Povrt., 2011, vol. 48, pp. 275–284.
27. PGene. Pisum Gene List. <http://data.jic.ac.uk/cgi-bin/pgene/default.asp>. Accessed 19.11.2015.
28. Rehmatulla A. Cytogenetic analysis of induced mutants in pea: Ph.D. thesis. Moscow, 1976. 122 p. [in Russian] (*Рехматулла А. Цитогенетический анализ индуцированных мутаций у гороха (Pisum sativum L.)*). Дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1976. 122 с.).
29. Rehmatulla A., Gostimskii S.A. Cytogenetic analysis in morphological mutants of pea // Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki, 1976, no. 5, pp. 107–112 [in Russian] (*Рехматулла А., Гостимский С. А. Цитогенетический анализ морфологических мутантов гороха // Научн. доклады высш. школы. Биол. науки*. 1976. № 5. С. 107–112).
30. Reid J. B., Ross J. J. Mendel's genes: towards a full molecular characterization // Genetics, 2011, vol. 189, pp. 3–10.
31. Samatadze T. E., Muravenko O. V., Bolsheva N. L. et al. Investigation of chromosomes in varieties and translocation lines of pea *Pisum sativum* L. by FISH, Ag-NOR, and differential DAPI staining // Rus. J. Genet., 2005, vol. 41, pp. 1381–1388 (*Саматадзе Т. Е., Муравенко О. В., Большеева Н. Л. и др. Изучение хромосом сортов и транслокационных линий гороха посевного (Pisum sativum L.) с использованием FISH, Ag-ЯОР- и DAPI-дифференциального окрашивания // Генетика*. 2005. Т. 41. С. 1665–1673).
32. Sidorova K. K., Glyanenko M. N., Mishchenko T. M. Symbiotic nitrogen fixation in legumes as a novel genetic and selection trait // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii, 2015, vol. 19, pp. 50–57 [in Russian] (*Сидорова К. К., Глянченко М. Н., Мищенко Т. М. и др. Симбиотическая фиксация атмосферного азота у бобовых растений как генетико-селекционный признак // Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015. Т. 19. С. 50–57).
33. Sinjushin A. On the role of genes *DETERMINATE*, *LATE FLOWERING* and *FASCIATA* in the morphogenesis of pea inflorescence // Ratar. Povrt., 2011, vol. 48, pp. 313–320.
34. Sinjushin A. A. Mutation genetics of pea (*Pisum sativum* L.): What is done and what is left to do // Ratarstvo i povrtarstvo, 2013, vol. 50, pp. 36–43.
35. Sinjushin A. A. Origin and variation of polymorous gynoecea in Fabaceae: evidence from floral mutants of pea (*Pisum sativum* L.) // Plant Syst. Evol., 2014, vol. 300, pp. 717–727.
36. Sinjushin A. A., Demidenko N. V. *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. (Fabaceae, Fabaceae) on Meyen's "panel with a multitude of lamps" // Wulfenia, 2010, vol. 17, pp. 45–56.
37. Sinjushin A. A., Gostimskii S. A. Relationship between different fasciated lines of pea // Pisum Genet., 2007, vol. 39, pp. 16–18.

38. Sinjushin A. A., Gostimskii S. A. Genetic control of fasciation in pea (*Pisum sativum* L.) // Rus. J. Genet., vol. 44, pp. 702-708 (Синюшин А. А., Гостимский С. А. Генетический контроль признака фасциации у гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2008. Т. 44. С. 807–814).
39. Sinjushin A. A., Kononov F. A., Gostimskii S. A. *Sym28*, a gene controlling stem architecture and nodule number, is localized on linkage group V // *Pisum Genetics*, 2008, vol. 40, pp. 15–18.
40. Sinjushin A. A., Khartina G. A., Gostimskii S. A. New allele of the *COCHLEATA* gene in pea (*Pisum sativum* L.) // Rus. J. Genet., 2011, vol. 47, pp. 1422–1427 (Синюшин А. А., Хартина Г. А., Гостимский С. А. Новый аллель гена *COCHLEATA* у гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2011. Т. 47. С. 1604–1610).
41. Smýkal P., Coyne C. J., Ambrose M. J. et al. Legume crops phylogeny and genetic diversity for science and breeding // *Crit. Rev. Plant Sci.*, 2015, vol. 34, pp. 43–104
42. Sokolskaya S. V., Sveshnikova N. V., Kochetova G. V. et al. Involvement of phytochrome in regulation of transpiration: red-/far red-induced responses in the chlorophyll-deficient mutant of pea // *Funct. Plant Biol.*, 2003, vol. 30, pp. 1249–1259.
43. Tageeva S. V., Gostimsky S. A., Bakeeva L. E. Chlorophyll mutants of pea with altering leaf pigmentation // *Izvestiya AN SSSR. Seriya biologicheskaya*, 1968, vol. 4, pp. 495–506 [in Russian] (Тажеева С. В., Гостимский С. А., Бакеева Л. Е. Хлорофильные мутанты гороха с меняющейся окраской листьев // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1968. Т. 4. С. 495–506).
44. Wang Z. et al. Genetic control of floral zygomorphy in pea (*Pisum sativum* L.) // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008, vol. 105, pp. 10414–10419.
45. Zelenov A. N., Naumkina T. S., Schetin V. Yu. et al. Value and perspectives of usage of multiple imparipinnate form of pea // *Zernobobovyye i Krupyanyie Kul'tury*, 2014, iss. 3, pp. 12–19 [in Russian] (Зеленов А. Н., Наумкина Т. С., Щетинин В. Ю. и др. Достоинства и перспективы использования многократно непарноперистой формы гороха // *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2014. № 3. С. 12–19).