

УДК 633.16+58.01/.07:57.044:+57.033:575.2.084+57.087.23

Р. І. Кедік, асп., **В. А. Топтіков**, канд. біол. наук, ст. наук. співроб.,**Л. Ф. Дьяченко**, канд. біол. наук, пров. наук. співроб.,**В. М. Тоцький**, д-р біол. наук, проф., зав. каф.

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,

кафедра генетики та молекулярної біології,

вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна; e-mail: caphgen@ukr.net

ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК В РІЗНИХ ПОПУЛЯЦІЯХ РОСЛИН ЯЧМЕНЮ ПІСЛЯ ОБРОБКИ НАСІНИН КОЛХІЦИНОМ

Проведено аналіз варіювання кількісних ознак у популяціях ячменю різних генотипів після обробки насінин колхіцином. Встановлено, що кореляційні зв'язки між досліджуваними ознаками не є постійними і змінюються в залежності від зовнішніх умов. Після обробки насінин колхіцином у отриманих рослин кількість достовірних кореляцій між досліджуваними ознаками суттєво збільшується. За допомогою дисперсійного аналізу розраховано внесок обробки насінин колхіцином у формування мінливості досліджуваних кількісних ознак: значний вплив колхіцин чинить на розвиток генеративних структур рослини по таких ознаках, як фертильність продуктивних пагонів, загальна маса колосу, маса і кількість сформованих насінин на кущі та у колосі.

Ключові слова: кількісні ознаки, мінливість, ячмінь, колхіцин.

Вивчення кількісних ознак сільськогосподарських рослин є важливим для генетики і селекції, оскільки саме ці ознаки визначають продуктивність та інші практично важливі якості рослин. Зазначена проблема включає в себе дослідження механізмів успадковування кількісних ознак, вивчення закономірностей їх варіювання в популяціях, з'ясування впливу чинників середовища на прояв зазначених ознак, а також визначення внеску паратипової і генотипової складових у загальну фенотипову мінливість [1–6]. Багато аспектів зазначеної проблеми потребують подальшого дослідження і уточнення. Серед таких актуальних питань дуже важливим є вивчення змін кількісних параметрів рослин за впливу на них несприятливих чинників середовища, зокрема такої отрути, як колхіцин.

У попередній роботі показано, що обробка насінин ячменю колхіцином призводила до зниження життєздатності рослин, погіршення багатьох показників продуктивності, а також до збільшення коефіцієнтів варіювання кількісних ознак у першому поколінні отриманих рослин, причому ступінь змін залежав від генотипу досліджуваного матеріалу [7]. Мета даної роботи полягала у з'ясуванні ступеня поліморфізму кількісних ознак у різних популяціях рослин ячменю за обробки насінин колхіцином та визначення внеску цього чинника у мінливість досліджуваних параметрів.

Матеріали і методи

Аналізували популяції рослин ярого ячменю: сорту Чудовий та дигаплоїдної лінії ячменю [(94-97-21 × Чудовий) × *Hordeum bulbosum*]. Дослідні популяції складали рослини першого покоління, отримані після обробки насінин колхіцином. Об'єм дослідних популяцій – 36 особин (17 рослин сорту та 19 лінійних рослин). Групи рослин, одержаних з необроблених насінин, слугували контрольними популяціями, в яких було проаналізовано 14 рослин сорту та

10 лінійних рослин. Походження рослинного матеріалу, спосіб обробки насінин колхіцином, вирощування рослин, досліджувані кількісні ознаки та їх визначення наведено у попередній роботі [7]. Плоїдність рослин визначали за аналізу метафазних пластинок у меристемі корінців [8].

Побудову полігонів розподілу кількісних ознак у популяції рослин, кореляційний аналіз, а також статистичний аналіз дат здійснювали за загальноприйнятими методиками [9, 10]. Двофакторний дисперсійний аналіз і розрахунок впливу окремих факторів у становлення кількісних ознак здійснювали відповідно існуючим рекомендаціям [11]. Розрахунки провадили за допомогою пакету програм Microsoft Excel.

Результати досліджень та їх аналіз

У популяціях рослин, отриманих із насінин, оброблених колхіцином, спостерігаються зміни у полігонах розподілу досліджуваних кількісних ознак у порівнянні з контрольними рослинами (рис. 1, табл. 1). Ступінь спостережених змін неоднаковий для різних ознак та генотипів (сортів або ліній). Для більшості ознак рослин популяції сорту колхіцин викликає зростання частки мінімальних дат. При цьому у популяції рослин, оброблених колхіцином, може відбуватися повний зсув головного піку у бік найменших дат (рис. 1, D, I, J, K, L, M, N, O) та поява мінімальних значень, яких не було у контролі (рис. 1, G, H, I, L, N). У групі рослин лінії після обробки колхіцином зміни у розподілах значень кількісних ознак менш суттєві. Зміни в популяції лінійних рослин, аналогічні змінам у популяції рослин сорту, спостерігалися для таких ознак, як фертильність продуктивних пагонів, кількість та маса сформованих насінин у колосі, загальна маса колоса. Незважаючи на деякі розбіжності у кількісних параметрах досліджуваних генотипів, зміни у розподілах ознак мають одну загальну рису: збільшення коефіцієнту асиметрії (табл. 1).

Даний коефіцієнт характеризує ступінь несиметричності розподілу відносно його середньоарифметичного значення. У популяції рослин сорту, не оброблених колхіцином, розподіл досліджуваних кількісних ознак має негативне значення асиметрії ($-0,52$), тобто у полігоні спостерігається «хвіст» у бік мінімальних варіантів та концентрування більшості дат у зоні максимальних значень. Обробка насінин сорту колхіцином призводить до формування популяції рослин із симетричним розподілом дат (коефіцієнт асиметрії $0,00$). При цьому крива розподілу стає більш плосковершинною, у розподілі збільшується частка крайніх значень ознак, про що свідчить зміна коефіцієнту експесу до негативних значень (табл. 1). Дія колхіцину на рослини лінії спричиняє збільшення асиметричності розподілів кількісних ознак у позитивний бік (від $-0,01$ у контролі до $0,70$ у популяції оброблених рослин), що означає розтягування полігону у бік дат, які мають значення більші, ніж середні. При цьому середні значення досліджуваних ознак у рослин лінії як у контролі, так і в досліді мають рівень, значно менший, ніж у сорту (табл. 1). Враховуючи те, що обробка колхіцином призводить у цілому до зменшення середньоарифметичних значень кількісних ознак у популяціях рослин і, одночасно, до зсуву у позитивний бік асиметрії розподілу, можна зробити наступний висновок. За дії несприятливого чинника (у даному випадку — обробки колхіцином) у популяціях рослин реалізуються процеси, в результаті яких «зберігаються» організми з максимально можливими значеннями ознак, незважаючи на існуючий знижений середньопопуляційний рівень прояву цих ознак. Отже, можна припустити дієвість у популяціях механізмів, які забезпечують «гомеостаз» прояву кількісних параметрів рослин популяцій.

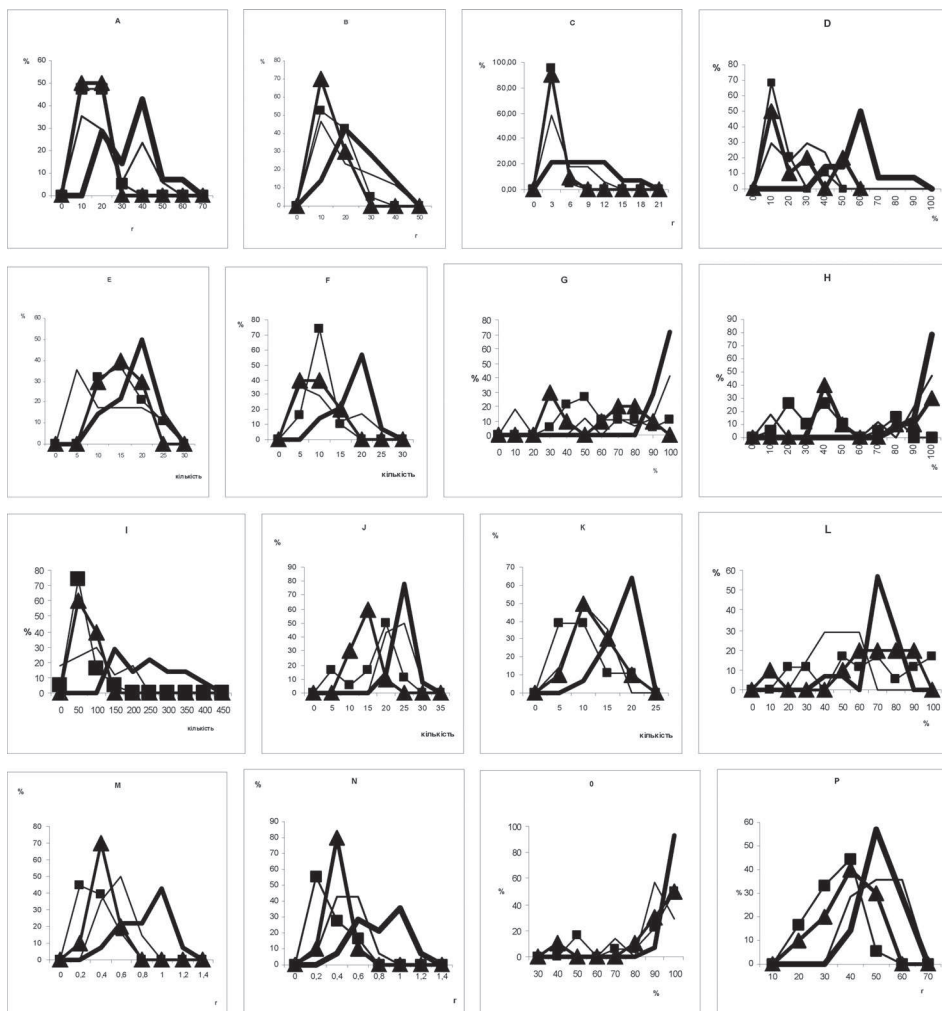


Рис. 1. Полігони розподілів досліджуваних кількісних ознак: А — загальна маса куща (г), В — маса вегетативної частини куща (г), С — маса сформованих насінин на кущі (г), D — відношення маси сформованих насінин до вегетативної маси (%), Е — загальна кущистість, F — продуктивна кущистість, G — відношення продуктивної кущистості до загальної (%), H — фертильність продуктивних пагонів (%), I — кількість сформованих насінин на кущі, J — кількість колосків у колосі, K — кількість сформованих насінин у колосі, L — озерненість колосу (%), M — маса колосу (г), N — маса сформованих насінин у колосі (г), O — відношення маси сформованих насінин до загальної маси колосу (%), P — маса 1000 насінин; ось ординат — відносна частота класу дат (%), ось абсцис — інтервали дат; — — — — контроль, сорт; — — — — обробка колхіцином, сорт; ▲ — контроль, лінія; ■ — обробка колхіцином, лінія

Встановлення кореляційних зв'язків між ознаками є важливим для практики, оскільки це дозволяє визначити напрям добору за створення нових рослинних форм. Результати розрахунку коефіцієнтів кореляції між досліджуваними ознаками наведено у табл. 2 і 3. З представлених даних видно, що кількість коре-

Таблиця 1

Особливості розподілу кількісних ознак у досліджуваних груп рослин

Статистичні показники розподілів									
Кількісні ознаки	Популяції рослин	Для рослин сорту				Для рослин лінії			У цілому
		Середнє значення ознаки	Асиметрія	Експес	Середнє значення ознаки	Асиметрія	Експес	Середнє значення ознаки	
Загальна маса куша	Контрольна	29,3±3,0	0,32	-0,54	10,3±1,2	-0,01	-0,95	21,4±2,7	
	Дослідна	16,9±3,6** ↓	0,40	-1,28	11,1±1,1 =	0,40	0,26	13,8±1,8* ↓	
Маса вегетативної частини куша, Мв	Контрольна	18,6±1,9	0,45	-0,48	8,8±1,1	0,55	0,22	14,5±1,5	
	Дослідна	13,4±2,8 =	0,36	1,29	10,3±1,0 =	0,72	0,58	11,8±1,4 =	
Маса сформованих насінин на куші, Мн	Контрольна	10,3±1,2	0,30	0,82	1,4±0,4	0,50	-1,73	6,6±1,2	
	Дослідна	3,1±0,8*** ↓	0,85	-0,58	0,7±0,2* ↓	1,81	2,43	1,8±0,4*** ↓	
Мн / Мв, %	Контрольна	55,6±3,5	0,68	0,95	17,0±5,0	0,85	-0,59	39,5±4,9	
	Дослідна	19,0±3,0*** ↓	-0,36	-1,14	7,6±2,3* ↓	1,66	1,92	13,0±2,1*** ↓	
Загальна кушистість, Кзаг	Контрольна	15,8±1,3	-0,62	0,34	10,8±1,2	0,05	-1,04	13,7±1,0	
	Дослідна	9,4±1,7** ↓	0,14	-1,51	12,2±1,2 =	0,56	-0,02	10,9±1,9 =	
Продуктивна кушистість, Кпр	Контрольна	14,9±1,3	-0,21	0,02	5,6±0,9	0,84	-0,84	11,0±1,3	
	Дослідна	7,7±1,6** ↓	0,46	1,04	6,3±0,5 =	0,99	1,46	7,0±0,8** ↓	
Кпр / Кзаг, %	Контрольна	94,1±1,7	-0,66	-1,14	54,2±7,1	-0,14	-1,91	77,5±5,1	
	Дослідна	68,5±8,9** ↓	-1,12	0,07	57,2±4,9 =	0,76	-0,28	62,6±5,0* ↓	
Фертильність продуктивних пагонів, %	Контрольна	93,8±2,2	-1,92	4,58	66,0±9,6	0,04	-2,24	82,2±5,0	
	Дослідна	73,1±8,8* ↓	-1,53	0,91	36,8±5,2* ↓	0,42	-0,75	53,9±5,8*** ↓	
Кількість насінин на куші	Контрольна	219,1±22,2	-0,11	-1,38	39,7±10,5	0,44	-1,41	144,4±22,8	
	Дослідна	69,4±16,3*** ↓	0,68	-0,95	24,2±7,0 =	1,52	1,52	46,8±9,4*** ↓	
Кількість колосків у колосі	Контрольна	22,4±0,6	-0,66	0,37	15,7±0,7	1,17	2,38	19,8±0,8	
	Дослідна	20,4±0,7* ↓	0,36	-0,34	13,7±1,3 =	-1,10	0,17	16,7±1,0* ↓	

Закінчення таблиці 1

Кількісні ознаки	Популяції рослин	Статистичні показники розподілів						
		Для рослин сорту			Для рослин лінії			
		Середнє значення ознаки	Асиметрія	Експес	Середнє значення ознаки	Асиметрія	Експес	У цілому
Кількість сформованих насінин у колосі	Контрольна	14,9±0,9	-1,21	1,15	9,6±1,3	-0,37	1,93	12,7±0,9
	Дослідна	8,7±0,7*** ↓	0,26	0,33	7,6±1,2 =	0,49	-0,94	8,1±0,7*** ↓
Озерненість колосу, %	Контрольна	65,7±3,0	-1,54	2,55	60,7±7,3	-1,45	2,76	63,6±3,5
	Дослідна	42,1±2,9*** ↓	-0,38	-0,55	58,6±6,9 =	-0,16	-0,96	51,4±4,3* ↓
Маса колосу, Мк	Контрольна	0,73±0,05	-0,56	0,19	0,33±0,04	0,35	0,84	0,56±0,05
	Дослідна	0,47±0,04*** ↓	0,56	0,54	0,24±0,03* ↓	0,68	-0,32	0,34±0,03*** ↓
Маса сформованих насінин у колосі, Мсф	Контрольна	0,70±0,05	-0,57	-0,12	0,30±0,04	0,19	1,84	0,53±0,06
	Дослідна	0,40±0,04*** ↓	0,48	0,46	0,21±0,04 =	0,73	-0,50	0,30±0,03*** ↓
Мсф / Мк, %	Контрольна	96,0±0,7	-1,97	4,60	85,4±6,4	-2,51	6,63	91,6±2,8
	Дослідна	84,9±2,1*** ↓	-1,29	1,07	83,6±4,4 =	1,25	0,28	84,2±2,7* ↓
Маса 1000 насінин	Контрольна	46,44±1,42	0,01	-1,24	34,20±2,86	-0,66	-0,46	41,34±1,89
	Дослідна	44,25±1,93 =	0,09	-1,30	29,44±2,1 =	0,44	1,51	35,92±1,95 =
Середнє арифметичне	Контрольна	-0,52 ±0,20	-0,52 ±0,20	0,64 ±0,46		-0,01 ±0,23	0,34 ±0,58	
	Дослідна	0,00 ±0,18*** ↑	0,00 ±0,18*** ↑	-0,29 ±0,23 ↓		0,70 ±0,18* ↑	0,40 ±0,27 ±0,2	

Примітка: середні арифметичні значення наведені із їх стандартними похибками; *, **, *** – достовірність різниці між контрольними і дослідними рослинами при рівні значущості <0,05, <0,01, <0,001 відповідно; ↓, =, ↑ – напрямки достовірних змін при порівнянні значень арифметичних кількісних ознак у групі дослідних рослин у порівнянні з контрольними (зменшення, без змін, або збільшення відповідно)

Таблиця 2

Коефіцієнти кореляції між досліджуваними ознаками у популяціях рослин сорту

Ознаки	$M_{\text{заг}}$	$M_{\text{рег}}$	$M_{\text{сф}}$	$M_{\text{сф}}/M_{\text{рег}}$	$K_{\text{заг}}$	$K_{\text{пр}}$	$K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$	$\Phi_{\text{пр}}$	$H_{\text{заг}}$	$K_{\text{кол}}$	$H_{\text{кол}}$	O_3	$M_{\text{кол}}$	$M_{\text{н}}$	$M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$
$M_{\text{рег}}$	0,98 1,00														
$M_{\text{сф}}$	0,94 0,93	0,85 0,89													
$M_{\text{сф}}/M_{\text{рег}}$	=	=	0,50 0,61												
$K_{\text{заг}}$	0,75 0,98	0,74 0,97	0,68 0,93	= 0,49											
$K_{\text{пр}}$	0,67 0,96	0,63 0,93	0,63 0,96	= 0,56	0,98 0,96										
$K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$	= 0,53	= 0,52	= 0,53	= 0,74	= 0,52	= 0,62									
$\Phi_{\text{пр}}$	=	=	=	0,60 0,77	=	=	= 0,90								
$H_{\text{заг}}$	0,88 0,92	0,77 0,88	0,97 0,99	0,56 0,62	0,75 0,92	0,73 0,98	= 0,58	=							
$K_{\text{кол}}$	= 0,51	= 0,51	0,65 0,48	0,72 0,85	= 0,52	= 0,53	= 0,86	0,61 0,94	0,68 0,50						
$H_{\text{кол}}$	=	=	0,57 0,55	0,73 0,95	=	=	=	0,88 0,82	= 0,56	0,79 0,90					
O_3	= 0,55	= 0,53	=	0,57 0,91	=	=	= 0,81	0,88 0,85	= 0,60	= 0,89	0,93 0,98				

Закінчення таблиці 2

Ознаки	$M_{\text{заг}}$	$M_{\text{вет}}$	$M_{\text{сф}}$	$M_{\text{сф}}/M_{\text{вет}}$	$K_{\text{заг}}$	$K_{\text{пр}}$	$K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$	$\Phi_{\text{пр}}$	$H_{\text{заг}}$	$K_{\text{кол}}$	$H_{\text{кол}}$	Оз	$M_{\text{кол}}$	$M_{\text{н}}$	$M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$
$M_{\text{кол}}$	0,57 =	=	0,68 0,49	0,56 0,89	=	=	= 0,74	0,79 0,83	0,55 =	0,69 0,91	0,92 0,94	0,87 0,92			
$M_{\text{н}}$	0,56 =	=	0,67 0,52	0,57 0,91	=	=	= 0,70	0,79 0,78	0,55 0,48	0,69 0,87	0,92 0,95	0,88 0,92	1,00 0,99		
$M_{\text{нас}}/M_{\text{кол}}$	=	=	=	0,58 0,84	=	=	= 0,88	0,88 0,94	=	0,58 0,98	0,90 0,91	0,93 0,94	0,80 0,90	0,82 0,87	
M_{1000}	0,61 0,55	0,63 0,55	0,55 0,50	= 0,77	= 0,56	= 0,50	= 0,75	= 0,87	= 0,47	= 0,94	= 0,84	0,60 0,86	0,80 0,93	0,79 0,89	= 0,95

Примітка: $M_{\text{заг}}$ — загальна маса рослини (г); $M_{\text{вет}}$ — маса вегетативної частини куша (г); $M_{\text{сф}}$ — маса сформованих насінин на куші (г); $M_{\text{сф}}/M_{\text{вет}}$ — відношення маси сформованих насінин до вегетативної маси, %; $K_{\text{заг}}$ — загальна кушистість; $K_{\text{пр}}$ — продуктивна кушистість; $K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$ — відношення продуктивної кушисті до загальної (%); $\Phi_{\text{пр}}$ — фертильність продуктивних насінин у колосі; $H_{\text{заг}}$ — загальна кількість сформованих насінин на куші; $K_{\text{кол}}$ — кількість колосків у колосі; $H_{\text{кол}}$ — кількість сформованих насінин у колосі; Oz — озерненість колосу (%); $M_{\text{кол}}$ — загальна маса колосу (г); $M_{\text{н}}$ — маса сформованих насінин у колосі (г); $M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$ — відношення маси сформованих насінин до загальної маси колосу, %; M_{1000} — маса 1000 насінин; звичайним шрифтом зазначено значення коефіцієнтів кореляції у популяції контролю рослин; жирним курсивом зазначено значення коефіцієнтів кореляції у популяції дослідних рослин; « $\Rightarrow$ » — достовірна кореляція відсутня (абсолютне значення коефіцієнту кореляції не наведено)

Таблиця 3

Коефіцієнти кореляції між досліджуваними ознаками у популяціях рослин лінії

Ознаки	$M_{\text{заг}}$	$M_{\text{рег}}$	$M_{\text{сф}}$	$M_{\text{сф}}/M_{\text{рег}}$	$K_{\text{заг}}$	$K_{\text{пр}}$	$K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$	$\Phi_{\text{пр}}$	$H_{\text{заг}}$	$K_{\text{кол}}$	$H_{\text{кол}}$	O_3	$M_{\text{кол}}$	$M_{\text{н}}$	$M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$
$M_{\text{рег}}$	0,93 0,98														
$M_{\text{сф}}$	=	=													
$M_{\text{сф}}/M_{\text{рег}}$	=	=	0,93 0,97												
$K_{\text{заг}}$	0,79	0,87	=	=											
$K_{\text{пр}}$	0,73	=	0,88	0,66	=										
$K_{\text{пр}}/K_{\text{заг}}$	=	=	0,80	0,77	=	0,72									
$\Phi_{\text{пр}}$	=	=	0,82	0,81	=	0,67	0,82								
$H_{\text{заг}}$	=	=	=	=	=	=	0,67	=							
$K_{\text{кол}}$	=	=	=	=	=	=	=	0,58	=						
$H_{\text{кол}}$	=	=	=	=	=	=	=	0,69	0,77	=					
O_3	=	=	=	=	=	=	=	=	=	0,68					
$M_{\text{кол}}$	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	0,91 0,58				
$M_{\text{н}}$	=	=	=	=	=	=	=	0,83	0,87	0,73	0,62 0,86	0,65			
$M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$	=	=	=	=	=	=	=	0,82	0,89	0,65	0,71 0,88	0,76 0,47	0,97 0,99		
$M_{\text{н}}/M_{\text{кол}}$	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	0,80	0,88	=	0,72	
M_{1000}	=	=	=	=	=	=	0,64	0,46	=	0,53	=	=	=	=	=

Примітка: див. табл. 2

ляційних зв'язків між досліджуваними ознаками варіює в залежності від генотипу та умов вирощування рослин. У популяціях сорту спостерігається значно більше кореляцій, ніж у популяціях лінії: у контрольної групи рослин сорту їх є 59, тоді як у відповідної групи лінії – тільки 25. Обробка колхіцином призводить до збільшення наявних кореляційних зв'язків у обох генотипів: у дослідній популяції сорту їх стає 102, у лінії – 34. Можна припустити, що за дії несприятливого чинника середовища у популяціях добираються ті рослини, які мають підвищений ступень інтеграції між органами та функціями організму. Можливо, що зазначений механізм добору є одним із процесів, що забезпечує вище зазначений гомеостаз популяційного виразу кількісних ознак.

Змінюється не тільки кількість кореляційних зв'язків, але й їх специфічність. Деякі кореляції, що спостерігалися у контрольних популяціях, у групах дослідних рослин зникали та з'являлися нові. Так, у дослідній популяції рослин сорту зберігається 56 кореляційних зв'язків із 59, що спостерігалися у контрольній популяції. У групі лінійних рослин, оброблених колхіцином, виявляється лише десять кореляцій, спільних із контролем. Серед найбільш стійких кореляцій значну вагу мають асоціації з ознаками, що характеризують насінневу продуктивність рослин (табл. 4). Відомо, що взаємозв'язки між кількісними ознаками обумовлені як генетичним зчепленням, так і фізіологічними взаємодіями [12]. Визначність фізіологічної компоненти призводить за певних умов до так званої «екологічної переорієнтації генетичної формули ознаки» (за В. П. Драгавцевим) [4]. Нестабільність кореляційних зв'язків, вірогідно, є загальною закономірністю розвитку рослинного організму. Зміна кореляційних взаємовідношень в залежності від умов вирощування, стадії онтогенезу та інших чинників виявлена за дослідження продуктивності рослин пшениці [3].

Слід звернути увагу на те, що збільшення кількості кореляцій між ознаками після дії колхіцину відбувається одночасно зі зростанням варіювання цих ознак [7]. Існує декілька тлумачень явищу посилення кореляційних зв'язків при підвищенні рівня мінливості кількісних ознак. Це може бути обумовлено перерозподілом ресурсів в органи рослин, функціонування яких обмежується даним типом стресу [13], або різною реакцією рослини на одно- та поліфакторні стресорні впливи [14]. Оскільки обробка колхіцином найбільш впливає на розвиток генеративних структур та насінневу продуктивність рослин [7], то правомірність першого пояснення добре узгоджується з тим, що найбільш стабільні кореляційні взаємовідношення виявляються саме для цих ознак.

На підставі власних і літературних даних, можна зробити висновок про значну залежність прояву досліджуваних кількісних ознак рослин від зовнішніх чинників. В зв'язку з цим важливо визначити, який внесок належить колхіцину у формуванні мінливості кількісних ознак у рослин популяції. Оцінка зазначеного внеску, який розраховували на засаді двофакторного дисперсійного аналізу за звичайною схемою [11], наведена у табл. 5. Слід зазначити, що експерименти з рослинами сорту та лінії провадили у різні роки (2004 і 2007 відповідно), які відрізнялися кліматичними умовами: 2007 рік був жорстким за температурою та рівнем вологості. В зв'язку з цим можна вважати, що розраховані значення внеску генотипу у формування мінливості досліджуваних ознак, вірогідно, є завищеними.

З отриманих даних видно, що найбільш значний вплив колхіцин виявляє на розвиток генеративних структур рослин по таких ознаках, як фертильність продуктивних пагонів, загальна маса колосу, маса і кількість сформованих насінин

на куші та у колосі. Саме у формування мінливості цих ознак колхіцину належить найбільший внесок (у табл. 5 ці значення відмічено жирним шрифтом). Це узгоджується з відомим механізмом дії колхіцину, пов'язаним із порушенням розходження хромосом при поділах клітин, зокрема за гаметогенезу [15], що призводить до зниження кількості життєздатних гамет.

Таблиця 4

Найбільш стабільні кореляційні взаємозв'язки між досліджуваними кількісними ознаками

Досліджувані популяції	Наявні кореляції між ознаками
А. Контрольні та дослідні популяції обох генотипів	А. 1) $M_{\text{заг}} : M_{\text{вег}}$; 2) $M_{\text{сф}} : (M_{\text{сф}}/M_{\text{вег}})$; 3) $H_{\text{кол}} : O_3$; 4) $H_{\text{кол}} : M_{\text{кол}}$; 5) $H_{\text{кол}} : M_{\text{н}}$; 6) $H_{\text{кол}} : (M_{\text{н}}/M_{\text{кол}})$; 7) $M_{\text{н}} : O_3$; 8) $M_{\text{н}} : M_{\text{кол}}$; 9) $M_{\text{н}} : (M_{\text{н}}/M_{\text{кол}})$; 10) $O_3 : (M_{\text{н}}/M_{\text{кол}})$
Б. Контрольні популяції обох генотипів	Б. Крім зазначених у графі А, спостерігаються наступні кореляції: 11) $M_{\text{заг}} : K_{\text{заг}}$; 12) $M_{\text{заг}} : K_{\text{пр}}$; 13) $M_{\text{вег}} : K_{\text{заг}}$; 14) $M_{\text{н}} : K_{\text{пр}}$; 15) $O_3 : M_{\text{кол}}$
В. Дослідні популяції обох генотипів	В. Крім зазначених у графі А, спостерігаються наступні кореляції: 11) $K_{\text{заг}} : K_{\text{пр}}$; 12) $\Phi_{\text{пр}} : K_{\text{кол}}$; 13) $\Phi_{\text{пр}} : H_{\text{кол}}$; 14) $\Phi_{\text{пр}} : M_{\text{кол}}$; 15) $\Phi_{\text{пр}} : M_{\text{н}}$; 16) $H_{\text{заг}} : K_{\text{пр}}$; 17) $H_{\text{заг}} : H_{\text{кол}}$; 18) $H_{\text{заг}} : M_{\text{кол}}$; 19) $H_{\text{заг}} : M_{\text{н}}$; 20) $K_{\text{кол}} : H_{\text{кол}}$; 21) $K_{\text{кол}} : M_{\text{кол}}$; 22) $K_{\text{кол}} : M_{\text{н}}$; 23) $K_{\text{кол}} : M_{\text{кол}}^{1000}$; 24) $M_{\text{кол}}^{1000} : M_{\text{сф}}$; 25) $M_{\text{кол}}^{1000} : M_{\text{кол}}$; 26) $M_{\text{кол}}^{1000} : M_{\text{н}}$; 27) $M_{\text{кол}}^{1000} : (M_{\text{н}}/M_{\text{кол}})$; 28) $M_{\text{кол}} : (M_{\text{н}}/M_{\text{кол}})$

Примітка: аббревіатури див. табл. 2

Таблиця 5

Вплив різних факторів на формування мінливості кількісних ознак

Кількісна ознака		Вплив фактору, %			
		Обробка колхіцином	Генотип	Випадкові фактори	Взаємодія
Загальна маса куша	М	11,7	31,5	48,3	8,5
Маса вегетативної частини куша	М	0	20,4	74,4	5,2
Маса сформованих насінин на куші	М _{сф}	28,8	38,2	21,4	11,6
М _{сф} /М _{вег} , %		40,4	36,2	18,9	4,5
Загальна кушистість	К _{заг}	0	0	71,5	28,5
Продуктивна кушистість	К _{пр}	14,6	22,8	43,3	19,3
К _{пр} /К _{заг} , %		8,1	24,9	59,1	7,9
Фертильність продуктивних пагонів, %		21,5	36,2	42,3	0
Кількість сформованих насінин на куші	Н _{заг}	28,4	49,6	22,0	0

Закінчення таблиці 5

Кількісна ознака		Вплив фактору, %			
		Обробка колхіцином	Генотип	Випадкові фактори	Взаємодія
Кількість колосків у колосі	$K_{\text{кол}}$	9,1	57,8	33,1	0
Кількість сформованих насінин у колосі	$H_{\text{кол}}$	31,5	18,1	50,4	0
Озерненість колоса, %		10,0	0	72,2	17,8
Маса колоса	$M_{\text{к}}$	24,1	52,5	23,4	0
Маса сформованих насінин у колосі	$M_{\text{сф}}$	27,1	47,7	25,2	0
$M_{\text{сф}}/M_{\text{к}}, \%$		9,2	0	90,8	0
Маса 1000 насінин	M_{1000}	7,2	58,0	34,8	0

На основі проведених цитологічних досліджень можна зазначити, що обробка насінин ячменю колхіцином не призводила в наших умовах до отримання поліплоїдних рослин¹. Перевірка рівня плідності виявила, що геноми всіх дослідних рослин мали нормальний диплоїдний набір хромосом: $2n = 14$ (рис. 2).

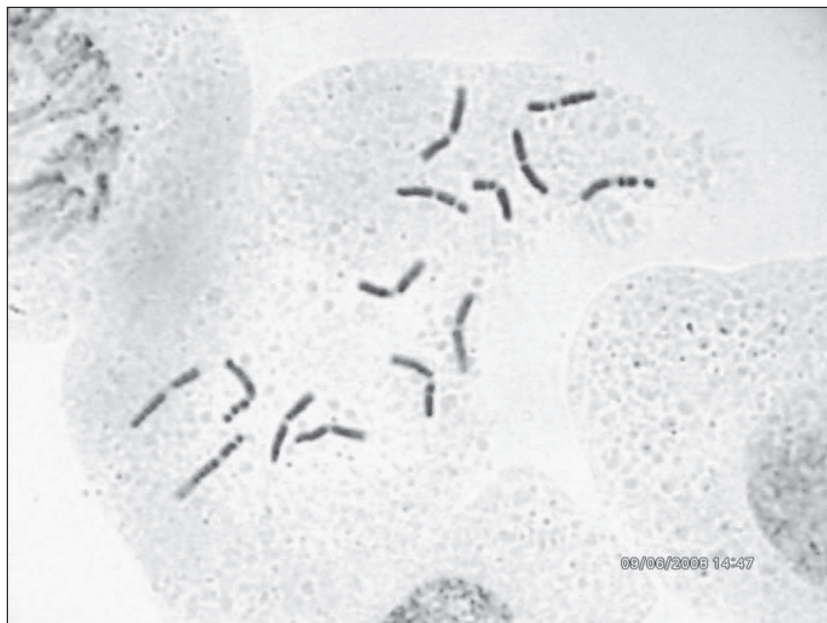


Рис. 2. Метафазна пластинка з меристеми корінців паростків дослідних рослин, об. 100х, ок. 10х

¹ Автори вдячні співробітнику лабораторії культури тканин Південного біотехнологічного центру в рослинництві УААН О. Л. Шестопал за допомогу в проведенні цитологічних досліджень.

Отже, наведені в даній роботі дані свідчать про те, що вплив колхіцину на варіабільність та асоціації кількісних ознак у популяціях рослин не є наслідком поліплоїдизації геномів, а пов'язаний з дією цієї речовини на інші ланки життєдіяльності рослин.

Висновки

1) У популяціях рослин ячменю, отриманих після обробки насінин колхіцином, розподіли значень досліджуваних кількісних ознак відрізняються від розподілів у контрольних популяціях. Головною рисою змін у розподілах є збільшення коефіцієнту асиметрії.

2) Кореляційні взаємовідношення між досліджуваними кількісними ознаками є нестабільними. Кількість і специфічність кореляційних зв'язків між досліджуваними ознаками варіює в залежності від генотипу та умов вирощування рослин.

3) У популяціях рослин, оброблених колхіцином, кількість достовірних кореляцій між досліджуваними ознаками суттєво збільшується у порівнянні з контролем.

4) Колхіцин виявляє найбільший вплив на формування мінливості ознак, що відзеркалюють розвиток генеративних структур рослини: фертильність продуктивних пагонів, загальна маса колоса, маса і кількість сформованих насінин на кущі та у колосі. Вплив колхіцину на варіабельність та асоціації кількісних ознак у популяціях рослин не пов'язаний із поліплоїдизацією клітин.

Література

1. Гужов Ю. Л. Пути использования в селекции растений закономерностей модификационной изменчивости количественных признаков // Изв. АН СССР, Сер. биол. — 1978. — № 3. — С. 418–429.
2. Гужов Ю. Л., Гнейм А. Р. Закономерности варьирования количественных признаков у гороха, обусловленного модификациями и генотипическими различиями // Генетика. — 1982. — Т. 18, № 2. — С. 283–292.
3. Драгавцев В. А., Цильке Р. А., Рейтер Б. Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. — Новосибирск : Наука, 1984. — 230 с.
4. Драгавцев В. А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. — СПб. : ВИР, 2003. — 34 с.
5. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. — Кишинев: Штиинца, 1980. — 587 с.
6. Лыкова Н. А. Изменчивость генетико-статистических признаков *Triticum aestivum* и *Hordeum vulgare* в онтогенезе // Научный журнал КубГАУ. — 2006. — № 24 (8). — [Электронный ресурс] Режим доступа до журн.: <http://www.ej.kubagro.ru/2006/08/pdf/24.pdf>.
7. Вплив колхіцину на ранні стадії розвитку та продуктивність рослин ячменю С1-покоління / Р. І. Кедік, В. А. Топтіков, Л. Ф. Дьяченко, В. М. Тоцький // Вісник ОНУ. — 2008. — Т. 13, № 4. — С. 142–150.
8. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. — [4-е изд.]. — М. : Агропромиздат, 1988. — 271 с.
9. Атраментова Л. О., Утєвська О. М. Статистичні методи в біології : Підручник — Харків : ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2007. — 288 с.
10. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск : Вышэйш. школа, 1973. — 326 с.
11. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск : Вышэйш. школа, 1978. — 448 с.
12. Grafius J. K. Multiple characters and correlated response // Crop. Sci. — 1978. — Vol. 18, N 6. — P. 931–934.
13. de Kroon H., Huber H., Stuefer F., van Groenendaal J. M. A modular concept of phenotypic plasticity in plant // New Phytologist. — 2005. — Vol. 166, N 1. — P. 73–82.

14. Горбань А. Р., Смирнова Е. В., Чеусова Е. П. Групповой стресс: динамика корреляций при адаптации и организация систем экологических факторов. — Рукопис депон. ВИНТИ, 1997. — № 2434И97. — 54 с.
15. Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. — М. : Изд-во Академии наук СССР, 1963. — 363 с.

Р. И. Кедик, В. А. Топтиков, Л. Ф. Дьяченко, В. Н. Тощий

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина,
e-mail: caphgen@ukr.net

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ ПОСЛЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН КОЛХИЦИНОМ

Резюме

Проведен анализ варьирования количественных признаков в популяциях ячменя разных генотипов после обработки семян колхицином. Установлено, что корреляционные связи между исследуемыми признаками не являются постоянными и изменяются в зависимости от внешних условий. После действия колхицина количество достоверных корреляций между исследуемыми признаками существенно увеличивается. С помощью дисперсионного анализа рассчитан вклад обработки семян колхицином в формирование изменчивости исследуемых количественных признаков: наиболее значительное влияние колхицин оказывает на развитие генеративных структур, определяемое по таким признакам как фертильность продуктивных побегов, общая масса колоса, масса и количество сформировавшихся семян на кусте и в колосе.

Ключевые слова: количественные признаки, изменчивость, ячмень, колхицин.

R. I. Kedick, V. A. Toptikov, L. F. Diachenko, V. N. Totsky

Odessa Mechnikov National University,
Department of Genetic and Molecular Biology,
Dvoryanskaya str., 2, Odessa, 65082, Ukraine,
e-mail: caphgen@ukr.net

QUANTITATIVE CHARACTERISTICS VARIABILITY IN BARLEY PLANTS POPULATION ON COLCHICINES ACTION

Summary

The quantitative characteristics distributing changes observed in population of different barley genotypes after colchicines treatment have been analysed. It is found out that cross-correlation connections between the tested characteristics were not permanent and have been changed depending on external terms. Under the action of unfavourable factor (colchicine treatment) the amount of reliable correlations have substantially increased. The significance of colchicine treatment for variability forming has been measured. Colchicine treatment has influenced on development of generative structures, determined according such characteristics as fertility of productive lines, general mass of an ear, mass and amount of the formed seed on a bush and in an ear.

Key words: quantitative characteristics, variability, barley, colchicine.