

Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои с разным типом роста и характером ветвления

М.О. Бурляева¹✉, Н.С. Ростова²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru

Высокая урожайность семян, зеленой массы, зеленых бобов – основная цель селекции сои во многих странах. Оценка связей между признаками продуктивности и их влияние на урожайность полезны при разработке эффективных программ по возделыванию культуры. У сои тип роста стебля и характер ветвления взаимосвязаны с продуктивностью растения и в большинстве случаев определяют ее. Проведено изучение изменчивости уровня (силы) и структуры корреляций 92 морфологических, фенологических, биохимических, хозяйственных признаков у образцов сои с разным типом роста и различным характером ветвления в контрастных погодных условиях. 270 образцов сои разного эколого-географического происхождения из коллекции ВИР выращивали три года в Краснодарском крае. Изменчивость корреляционных матриц по силе и структуре связей анализировали с помощью корреляционного и факторного анализа (метода главных компонент) и по методу, разработанному Н.С. Ростовой. Сравнение уровня и структуры корреляций показало, что при ухудшении внешних условий увеличиваются сила связей между признаками и различие в структуре корреляционных матриц. Адаптация сои к меняющимся условиям происходит за счет перестроек систем связей, причем степень и направление этих изменений определяются условиями произрастания и спецификой реакции образцов. В благоприятных условиях структуры корреляций у сортов сои с разными типом роста и характером ветвления более сходны, чем в критических для развития. Самый высокий уровень связей (R^2) между признаками наблюдался в неблагоприятный для роста год у полукультурных образцов (с индетерминантным типом роста и большим числом ветвей первого и второго порядка). Продуктивность зеленой массы образцов с детерминантным типом роста и числом ветвей более 2 наиболее сильно связана со средней массой ветви; у образцов с индетерминантным типом роста и с 1–2 ветвями (или без них) она зависит от длины вегетационного периода, средней массы одного листа и числа листьев на растении. У полукультурных образцов с индетерминантным типом роста и множеством ветвей первого и второго порядка она коррелирует, кроме перечисленных признаков, с числом узлов, длиной междоузлия и диаметром главного стебля, массой листьев, морфометрическими параметрами семян и их качеством. Ключевые слова: соя; генетические ресурсы; тип роста; изменчивость; корреляции; многомерный анализ.

Для цитирования: Бурляева М.О., Ростова Н.С. Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои с разным типом роста и характером ветвления. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):708-716. DOI 10.18699/VJ19.544

Variability of the structure of correlations between the morphological and commercial traits of soybeans with different growth habit and branching characters

M.O. Burlyaeva¹✉, N.S. Rostova²

¹ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

² St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

✉ e-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru

High yields of seeds, green pods and green biomass is the main goal of soybean breeding in many countries. An assessment of relationships between the productivity traits and their effect on the yield may be useful in developing effective crop cultivation programs. In soybean, the stem growth habit and the branching character are interrelated with plant productivity and in most cases determine it. Therefore, the aim of the present work was to study the variability of the level (strength) and the structure of correlations between 92 morphological, phenological, biochemical, agronomic traits of soybean accessions with different growth habit, and branching characters in different weather conditions. 270 soybean accessions of different ecological and geographical origin from the VIR collection have been grown in the Krasnodar region within 3 years. Field studies of the traits and biochemical analysis were carried out according to VIR guidelines. The variability of correlation matrices as regards the strength and structure of relationships was analyzed using the correlation and factor analysis (the principal component method), as well as the method developed by N.S. Rostova. A comparison of the level (R^2 , coefficient of determination) and structure of correlations in different years has shown that the deterioration of external conditions is followed by an increase in the strength of relationships (R^2)

between the traits and in the difference between correlation matrices' structure. Soybean adaptation to the changing conditions occurs due to the rearrangements of relationship systems, whereas the degree and direction of these changes are determined by the growing conditions and specificity of the accessions response. Under favorable conditions, the structure of correlations in soybeans with different growth habits, and branching characters has more similarity than in the conditions critical for development. The highest level of relationships (R^2) between the traits was observed in the year that was unfavorable for the growth of the semi-cultivated accessions (with the indeterminate growth habit and a large number of branches of the 1st and 2nd order). The green biomass productivity of accessions with the determinate growth habit and more than two branches is most strongly associated with the branch weight, while in accessions with the indeterminate growth habit and with (or without) 1–2 branches it depends on the growing season duration, one leaf weight and the number of leaves per plant. In the semi-cultivated accessions (with the indeterminate growth habit and numerous branches of the 1st and 2nd order), it correlates, besides the listed traits, with the number of nodes, the internode length, the main stem diameter, the weight of leaves, seed morphometric parameters and their quality. Key words: soybean; genetic resources; growth habit; variability; correlations; multidimensional analysis.

For citation: Burlyayeva M.O., Rostova N.S. Variability of the structure of correlations between the morphological and commercial traits of soybeans with different growth habit and branching characters. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(6):708-716. DOI 10.18699/VJ19.544 (in Russian)

Введение

Соя – одна из наиболее экономически важных зернобобовых культур, занимающая среди них первое место в мире по площади возделывания (<http://www.fao.org/faostat>). К настоящему времени создано множество сортов, отличающихся огромным разнообразием форм и адаптированных к различным климатическим условиям. Наряду со специализированными сортами в производстве выращивают и полукультурные формы. Последние чаще используют на зеленый корм и сидераты, а также для разработки современных сортов. У сои выявлено несколько типов роста главного стебля, выделяют сорта с индетерминантным (незаконченным) и детерминантным (законченным) типами роста. Так как у дикорастущей сои детерминантный тип роста встречается очень редко, то этот тип роста связывают с окультуриванием вида (Liu et al., 2007; Tian et al., 2010). Предыдущие исследования показали, что тип роста стебля у сои в основном контролируется локусом *Dt1*, индетерминантный тип роста доминантен или не полностью доминантен по отношению к детерминантному *dt1* (Woodworth, 1932). Известен также второй локус, контролирующий рост стебля, обозначенный *Dt2*. Аллель *Dt2* является почти доминантным по отношению к *dt2*. На генетическом фоне *Dt1/Dt1* генотипы *Dt2/Dt2* обуславливают фенотипы с полудетерминантным типом роста, а генотипы *dt2/dt2* – с индетерминантным. Однако на генетических фонах *dt1/dt1* фенотип имеет детерминантный тип роста, поскольку *dt1* эпистатичен *Dt2* и *dt2* (Bernard, 1972). В литературе были сообщения об идентификации третьего аллеля в локусе *Dt1* (*dt1-t*), который обуславливает фенотип, обладающий некоторыми характеристиками как *dt1*, так и *Dt2* (Thompson et al., 1997). Ген *Dt1* (= *GmTfl1*) гомологичен гену арабидопсиса *TFL1* (terminal flower 1), регуляторному гену, кодирующему сигнальный белок верхушечной меристемы. Переход от индетерминантной формы к детерминантной осуществлялся путем четырех независимых однонуклеотидных замен, каждая из которых приводила к замене аминокислот (Tian et al., 2010).

Тип роста стебля у сои – агрономически важный признак, взаимосвязанный со многими хозяйственно ценными признаками. Однако в полевых условиях часто трудно различить индетерминантный и детерминантный типы

роста, так как на их проявление воздействуют длина дня и неблагоприятные условия развития (Bernard, 1972). Неменьшее влияние на зерновую и кормовую продуктивность растений оказывает характер ветвления. Полукультурные сорта отличаются большим числом ветвей, современные – не имеют ветвей второго порядка или формируют только главный стебель.

С учетом важности сои как пищевой и кормовой культуры высокая урожайность семян, зеленой массы, зеленых бобов – основная цель селекции сои во многих странах. Оценка связей между признаками компонентов продуктивности и их влияние на урожай полезны при разработке эффективных программ по возделыванию сои. В связи с этим многие исследования посвящены изучению корреляций между признаками растения и поиску признаков-индикаторов, по которым можно вести отбор образцов с необходимыми хозяйственно ценными характеристиками. В просмотренных нами публикациях продуктивность семян была связана с фенологическими и морфологическими признаками, такими как: дни до созревания и период налива семян (Ferrari et al., 2018); высота растения и количество ветвей (Aditya et al., 2011; Hakim, Suyamto, 2017); количество бобов на растении (Board et al., 2003; Nagarajan et al., 2015; Rodrigues et al., 2015; Machado et al., 2017); число узлов и бобов с 2–3 семенами (Machado et al., 2017), число семян на растении (Рожанская и др., 2016); число бобов на растении и узлов на главном стебле (Silva et al., 2015); количество семян на растении и масса тысячи семян (Vu et al., 2019). В ряде исследований отмечена тесная связь семенной продуктивности с продуктивностью зеленой массы (Лещенко и др., 1987) или с надземной массой растения (Huang et al., 2009).

Причина получения столь различных, подчас противоположных, результатов по связям между признаками структуры урожая семян и зеленой массы, полученных в работах разных авторов, по-видимому, имеет несколько причин. С одной стороны, это можно объяснить природой количественных признаков, которым свойственна непрерывная изменчивость, обусловленная влиянием большого числа генов или варьированием уровня экспрессии генов при смене лимитирующих факторов внешней среды. С другой стороны, многие исследователи изучали корреляции на ограниченном числе генотипов и оценивали

различное число признаков разными статистическими методами и вследствие этого получали неодинаковые результаты. Кроме того, при анализе не учитывали разнообразие изученных форм. Известно, что только за счет изменения масштаба выборки могут выявиться ранее незаметные связи (Ростова, 2002). Так, у сои одни результаты могут быть получены при совместном исследовании сенных, силосных и зеленокусных образцов и другие – при анализе их по отдельности (Бурляева, Ростова, 2014).

Таким образом, несмотря на огромное количество работ по сое, посвященных корреляциям, нет единой точки зрения на взаимосвязи между количественными признаками, определяющими продуктивность семян и зеленой массы. При очевидной разнице образцов с разным типом роста и характером ветвления по морфологическим и хозяйственно ценным признакам нами не обнаружены исследования, дифференцирующие сорта по этим показателям и анализирующие связи между элементами продуктивности с учетом морфотипа. Информация о корреляциях фрагментарна, ограничивается констатацией фактов, между тем анализ степени стабильности структуры связей позволяет судить о сопряженности признаков при наследственной изменчивости и помогает в выборе правильной селекционной стратегии.

Целью настоящей работы было изучение изменчивости уровня (силы) и структуры корреляций морфологических, фенологических, биохимических, хозяйственных признаков у образцов сои с различными типом роста и характером ветвления в разных погодных условиях.

Материалы и методы

Для анализа изменчивости структуры корреляций морфометрических, биохимических и хозяйственно ценных признаков сои из мировой коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) было отобрано 270 образцов отечественной и иностранной селекции различного эколого-географического происхождения. Сорта сои анализировали по 92 признакам, список их приведен в Приложении¹. Растения сои, включенные в опыты, существенно отличались друг от друга. По типу роста и характеру ветвления мы разделили их на три группы. В первую группу вошли образцы с детерминантным типом роста и большим числом ветвей (более двух), во вторую – полукультурные, с индетерминантным типом роста и множеством ветвей первого и второго порядка, в третью – с индетерминантным типом роста с 1–2 ветвями или без них.

Были отобраны данные полевых экспериментов, которые проводили в 1989, 1992, 1994 гг. на Кубанской опытной станции ВИР (КОС ВИР), расположенной в степной части Прикубанской равнины. Годы проведения опытов отличались контрастными метеорологическими условиями. В 1989 г. сумма активных температур выше 10 °С составила 3590 °С, в 1992 г. – 3156 °С, в 1994 г. – 3578 °С. Количество осадков, выпавших за вегетационный период, в 1989 г. составляло 394.7 мм, в 1992 г. – 334.3, в 1994 г. – 177.1 мм. В 1989, 1992 гг. осадки превышали среднепогодную норму, а в 1994 г. были значительно

меньше нормы. Высокая влагообеспеченность в 1992 г. отмечена только в первую половину вегетации, вторая половина лета характеризовалась незначительным количеством осадков.

Посев образцов осуществляли по схеме коллекционного питомника. Каждый сорт высевали на однорядковой четырехметровой делянке, с шириной междурядья 70 см, расстояние между растениями в рядке – 10 см. Фенологические наблюдения и ботанико-морфологическое описание образцов проводили в соответствии с Международным классификатором СЭВ рода *Glycine* Willd (1990). Урожайность зеленой массы оценивали в фазу укосной спелости (начала налива бобов). Массу ветвей, листьев и бобов определяли в это же время у 10 растений каждого образца. После созревания сои анализ проводили также на 10 растениях, отобранных из середины рядка.

Содержание сухого вещества, клетчатки, белка в зеленой массе, масла и белка в семенах определяли в лаборатории биохимии Кубанской опытной станции ВИР, содержание трипсина, химотрипсина в семенах – в отделе биохимии ВИР (Ермаков и др., 1987). Анализ биохимического состава зеленой массы выполняли во время измерения урожайности зеленой массы, в фазу укосной спелости.

Определение закономерностей изменчивости и коррелированности 92 хозяйственно-биологических признаков в разных условиях среды у сои с различными типом роста и характером ветвления, выяснение их информационной ценности, корректировку первоначального набора признаков за счет исключения избыточных и второстепенных показателей проводили с помощью статистической обработки данных, состоящей из корреляционного и факторного анализов системы корреляций по методу главных компонент. Группы признаков (плеяд), наиболее связанных между собой, определяли, анализируя системы корреляций при построении корреляционных колец (Терентьев, 1959). Изучали девять корреляционных матриц, рассчитанных для каждой выборки (для трех групп образцов, выделенных по типу роста и характеру ветвления, по трем годам исследования). Сравнение корреляций проводили по силе (уровню) связи (R^2) и по их структуре (перегруппировки признаков по корреляционным плеядам). Различия между матрицами по силе связей определяли, сравнивая средние показатели коэффициентов детерминации (R^2) (Wright, 1920). Для оценки сходства систем связей по структуре вычисляли коэффициент корреляции между z -преобразованными матрицами (Ростова, 2002). Для приближения распределения коэффициентов корреляции (r) к нормальному вводили z -преобразование Р. Фишера: $z = 0.5 \ln((1+r)/(1-r))$. После z -преобразования каждую из сравниваемых матриц (без диагональных элементов) перестраивали в вектор. Из полученных девяти векторов формировали новый массив данных, в нем каждая матрица рассматривалась как признак, а отдельные коэффициенты этой матрицы – как значения признака. Ординацию сравниваемых матриц проводили с помощью метода главных компонент. Первую главную компоненту рассматривали как фактор сходства матриц, соответствующую ей долю дисперсии (FD%) использовали как показатель степени сходства всех сравниваемых матриц. Вторую главную компоненту интерпретировали

¹ Приложение см. по адресу:
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2019-23/appx14.pdf>

как показатель различий в структуре матриц (Ростова, 2002). После группировки 9 матриц корреляций методом главных компонент и совмещения их с корреляционными кольцами устанавливали закономерности распределения матриц и изменений структуры связей в них, т.е. выявляли изменчивость системы корреляций у образцов сои с разным типом роста и характером ветвления в разных погодных условиях. Данные анализировали с помощью программ Statistica.7 и Excel 7.0. for Windows.

Результаты

На начальном этапе работы был изучен весь полученный набор признаков с целью оценки их относительной информативности. Факторный анализ всех характеристик образцов, выполненный по данным, объединенным за три года исследований и по каждому году в отдельности, показал, что изменчивость изученных признаков связана с десятью главными компонентами. Исследованные признаки были распределены по факторам: характера роста, массы и размеров семян, вегетационного периода, высоты растения, биохимического состава семян, размеров и формы листа, биохимического состава зеленой массы, окраски растения (содержания антоциана в органах), содержания антипитательных веществ в семенах, параметров соцветия и урожайности зеленой массы. Более подробно этот анализ описан в ранее опубликованной работе (Бурляева, Малышев, 2013). В результате определено 20 признаков, наиболее важных для изучения образцов по типу роста и показателям продуктивности зеленой массы, а также характеристики, связанные с согласованной изменчивостью растений в меняющихся условиях среды: масса растения, ветвей и листьев; число листьев, ветвей и узлов; средняя масса одного листа и ветви; диаметр стебля; длина растения; длина междоузлия; длина и ширина среднего листочка; процентное содержание листьев от общей массы растения; длина вегетационного периода; содержание белка, клетчатки и сухого вещества в зеленой массе; протеина и масла в семенах; масса 1000 семян; ширина рубчика семени.

Дальнейшее исследование изменчивости уровня и структуры корреляций осуществляли по откорректированному набору признаков. Оценку матриц по изменчивости структуры связей (по перегруппировке признаков в корреляционных плеядах) выполняли с помощью факторного анализа (главных компонент) по методике Н.С. Ростовой (2002), описанной в разделе «Материалы и методы». Первая главная компонента интерпретирована как фактор общности матриц, вторая компонента отражала различия в структуре связей матриц. Показателем степени сходства сравниваемых матриц являлась доля дисперсии главной компоненты.

Сравнение девяти z-преобразованных корреляционных матриц (три группы за три года изучения) выявило, что сходство структуры корреляций между образцами из разных групп ниже, чем внутри каждой из них (все группы – 52.2 %, первая – 70.9, вторая – 52.4, третья – 65.5 %). При изучении изменчивости матриц корреляций по годам самые большие различия между ними наблюдались в 1994 г. (сходство корреляций – 67.0 %), в 1989 и 1992 гг. варибельность структуры корреляций признаков

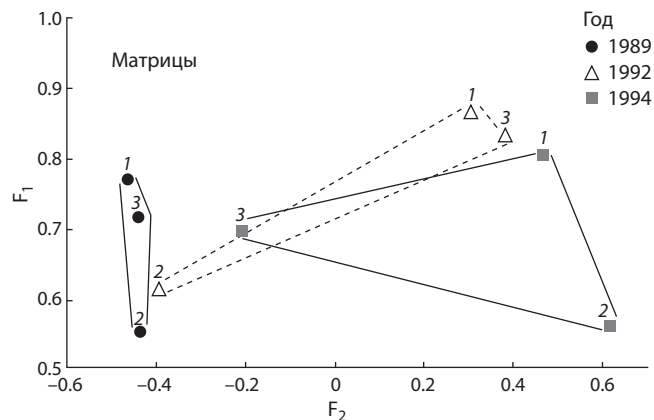


Рис. 1. Изменчивость структуры корреляций у сои с разным типом роста и характером ветвления по годам исследования.

F₁ – фактор сходства матриц; F₂ – фактор специфичности матриц. 1 – группа образцов с детерминантным типом роста и числом ветвей более двух; 2 – группа образцов с индетерминантным типом роста и множеством ветвей первого и второго порядка; 3 – группа образцов с индетерминантным типом роста с 1–2 ветвями или без них. Матрицы – матрицы корреляций.

Сила связей в матрицах корреляций у образцов с разным типом роста и характером ветвления в различные годы исследования (1989, 1992, 1994)

Группа использования	Год		
	1989	1992	1994
Первая Образцы с детерминантным типом роста и числом ветвей более 2	0.060	0.103	0.086
Вторая Образцы с индетерминантным типом роста и множеством ветвей первого и второго порядка	0.181	0.160	0.274
Третья Образцы с индетерминантным типом роста с 1–2 ветвями или без них	0.063	0.134	0.077

была примерно одинакова: соответственно 73.4 и 73.6 % (рис. 1).

Факториальная дисперсия матриц корреляций всех образцов по годам исследования составляла 83.4 % и превышала факториальную дисперсию матриц, рассчитанных по группам, – 69.7 %. Из этого следует, что на изменчивость структуры корреляций данных образцов в большей степени действуют генотипические свойства сорта. В 1994 г. отмечены наиболее сильные различия между структурой корреляций матриц, рассчитанных для всех групп. По-видимому, критические для роста условия вызвали серьезные и разнообразные изменения в строении корреляций разных образцов. Наибольшей варибельностью по структуре корреляций отличались полукультурные образцы (с индетерминантным типом роста и большим числом ветвей первого и второго порядка). При изменении условий выращивания в этой группе также выявлена неустойчивость структуры взаимосвязей признаков, причем детерминированность признаков (R² – сила связей) была самая сильная (таблица).

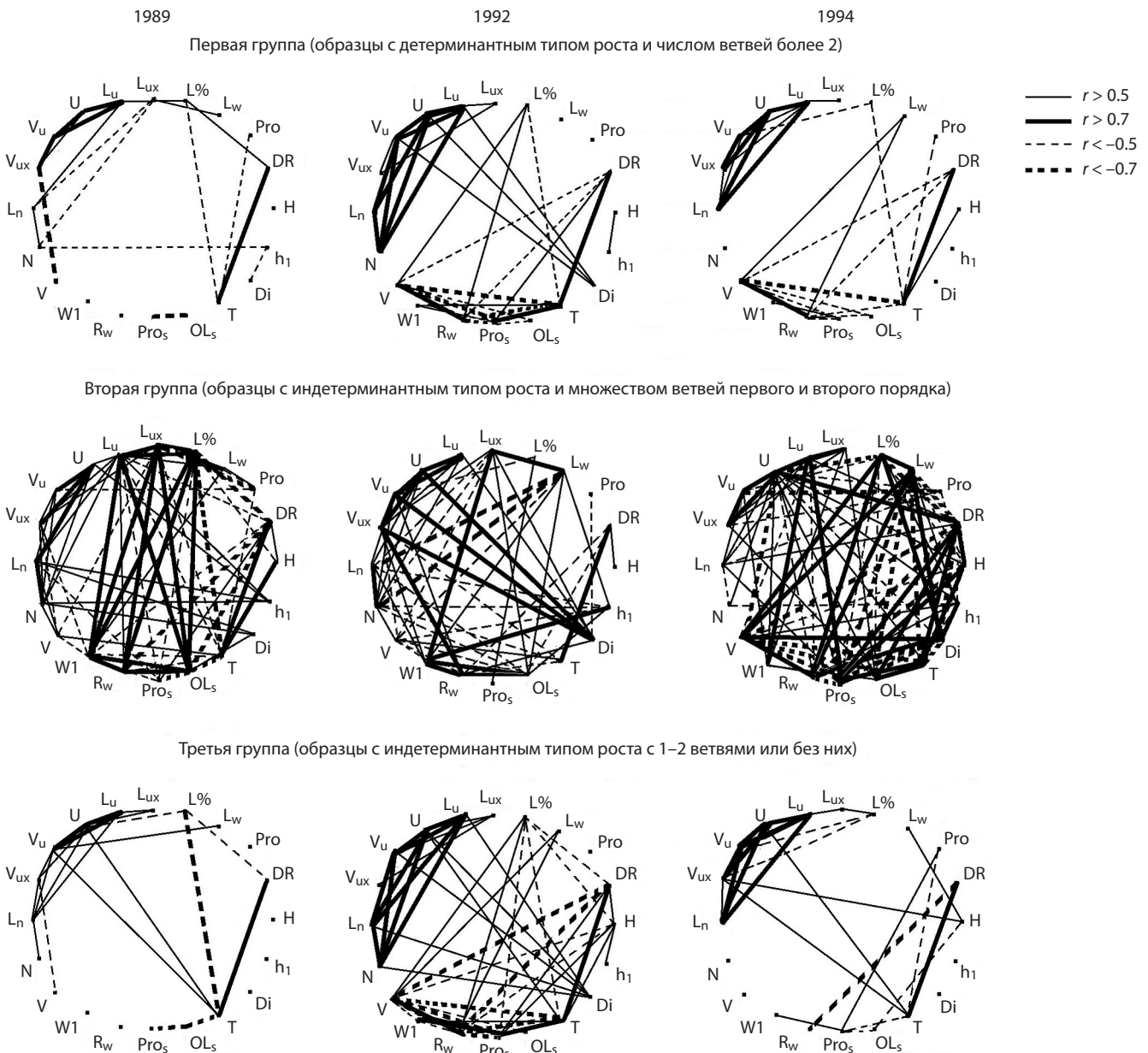


Рис. 2. Корреляционная структура варьирования признаков у образцов с разным типом роста и ветвления в разные годы исследования. U – вес растения в фазу налива бобов; L_u – вес листьев; L_{ux} – средняя масса 1 листа; L% – процентное содержание листьев от общей массы растения; L_w – ширина среднего листочка; L_n – число листьев на растении; V_u – вес ветвей; V_{ux} – средняя масса 1 ветви; V – число ветвей; H – длина растения; h₁ – длина среднего междоузлия; Di – диаметр стебля; N – число узлов на растении; W1 – масса 1000 семян; R_w – ширина рубчика семени; T – длина периода всходы–зрелость; DR – содержание сухого вещества в зеленой массе; Pro – содержание белка в зеленой массе; Pro_s – содержание белка в семенах; OL_s – содержание масла в семенах.

При сравнении уровня и структуры корреляций в разные годы можно заметить, что при ухудшении внешних условий увеличиваются сила связей между признаками и различие структур корреляционных матриц. В благоприятных условиях структуры корреляций у сортов с разным типом роста и характером ветвления более сходны, чем в критических для развития. Адаптация сои к меняющимся условиям в разных группах происходит за счет перестройки систем связей, специфичных для определенной группы.

Для выяснения более конкретных различий в структуре связей признаков у образцов из разных групп в 1989, 1992 и 1994 гг. были использованы изображения матриц в виде

сечений корреляционного цилиндра (рис. 2). Корреляционные связи в плеяде продуктивности зеленой массы у всех образцов были наиболее сильные и стабильные. Масса растения у образцов первой группы в благоприятный для роста год (1989 г.) была связана с массой листьев, ветвей и числом листьев. Сильная и постоянная корреляция установлена также между длиной вегетационного периода и содержанием сухого вещества в вегетативной массе. В условиях холодного и влажного года (1992 г.) происходило усиление связей в корреляционной плеяде продуктивности массы растения и примыкания к ней признака «диаметр стебля». Значительно увеличилось и

корреляции между признаками вегетационного периода, массы 1000 семян и содержания в них белка. В жестких условиях засухи (1994 г.) усилилось влияние на другие признаки периода вегетации. Длина растения определялась продолжительностью периода вегетации. Масса 1000 семян коррелировала с высоким содержанием белка в семенах, как в 1992, так и в 1994 гг.

Образцы из второй группы – полукультурные – выделялись сильной взаимосвязью практически всех признаков. Причем наиболее сильные связи между признаками наблюдались в критический для роста сои засушливый 1994 г. В отличие от образцов из первой группы в благоприятный для вегетации год (1989) продуктивность зеленой массы зависела не только от массы и числа листьев, но и от числа узлов и длины междоузлия. Также была отмечена очень сильная корреляция между массой 1000 семян и содержанием масла в семенах. Длина вегетационного периода коррелировала с длиной растения и количеством сухого вещества в зеленой массе. При пониженных температурах (1992 г.) значительно возросла роль в общей изменчивости признаков массы растения за счет увеличения уровня связей с массой листьев и диаметром стебля. Масса листа коррелировала с массой 1000 семян, диаметром стебля и содержанием масла в семенах. Масса 1000 семян сильно коррелировала с длиной междоузлия (в отличие от 1989 г.). Так же, как и у образцов с детерминантным типом роста, во все годы исследования оставалась стабильной связь между длиной вегетационного периода и сухим веществом. В условиях 1994 г. наряду с усилением всех корреляций происходило ослабление влияния числа узлов на изменчивость структур растения. Продуктивность зеленой массы, напротив, коррелировала с большинством изученных параметров. Диаметр стебля приобрел связи с признаками листа, процентным содержанием листьев и числом ветвей на растении. Интересно отметить, что в противоположность данным 1992 г., ширина листа связана отрицательной корреляцией с содержанием белка и масла в семенах.

У образцов третьей группы (с индетерминантным типом роста и 1–2 ветвями или без них) наиболее стабильными и сильными во все годы исследования были корреляционные связи между продуктивностью зеленой массы, массой листьев, числом листьев и продолжительностью периода вегетации. В 1989 и 1994 гг. процентное содержание листьев на растении было связано более сильной отрицательной связью с длиной периода вегетации, чем у образцов из первой и второй групп. Корреляции между признаками продуктивности зеленой массы были аналогичны взаимосвязям, определенным у образцов с детерминантным типом роста. Максимально сильные связи между признаками были в условиях 1992 г. В этот год значимую роль в общей изменчивости признаков играли диаметр стебля и число узлов на растении. Длина периода вегетации коррелировала с содержанием белка в семенах. Большее значение, чем у образцов из других групп, имел признак длины растения. Он был связан с длиной междоузлия и вегетационного периода, содержанием сухого вещества в зеленой массе и белка в семенах. Засуха 1994 г. повысила силу связей между признаками, но в меньшей степени, чем условия произрастания в 1992 г. Структу-

ра корреляций в 1994 г. была близка к структуре взаимосвязей признаков у образцов с детерминантным типом роста.

Обсуждение

При сопоставлении среднего уровня детерминированности (R^2) признаков (рис. 3) и стабильности структуры их связей (FD1%) как в разные годы, так и в разных группах обнаружено, что у признаков продуктивности вегетативной массы, длины периода вегетации, числа ветвей на растении наблюдаются наиболее сильный уровень связей и сходство структуры корреляций. При сравнении соотношений R^2 и FD1% по девяти матрицам корреляций (все годы и группы) заметно уменьшение сходства в структуре связей у признаков: длина вегетационного периода, ширина рубчика семени и число ветвей на растении.

Эти признаки являются основными в плеядах вегетационного периода (Т), параметров семян и боба (R_w), характеристик куста – типа роста и характера ветвления (V), имеют высокий уровень связей с другими признаками растений, не входящими в состав собственных плеяд, и отличаются сильной изменчивостью данных корреляций, которая зависит как от условий, так и от генотипа. То есть одни и те же признаки в разных группах при меняющихся условиях образуют связи с разными характеристиками. Лабильность корреляций описанных выше признаков, видимо, играет роль в приспособлении растений к различным условиям роста.

Анализ изменчивости коэффициентов детерминации выявил наибольший уровень (силу) связей у признаков плеяд продуктивности семян, вегетационного периода и признаков куста (типа роста и характера ветвления) (рис. 4). Меньший уровень детерминированности и относительная его стабильность обнаружены у признаков: диаметр стебля, длина листа, содержание белка в семенах и сухого вещества в зеленой массе. Признаки плеяды продуктивности зеленой массы, побега, ширины листа выделялись меньшей изменчивостью коэффициентов детерминации, т. е. стабильностью уровня взаимосвязей.

При детальном изучении изменчивости структуры корреляций установлено, что связи продуктивности зеленой массы с весом ветвей, листьев, числом листьев стабильны, имеют наиболее высокий уровень и характерны для всех образцов. На рост зеленой массы сортов с детерминантным типом роста и большим числом ветвей оказывает большее влияние средняя масса ветви, на образцы с индетерминантным типом роста и с 1–2 ветвями или без них – длина вегетационного периода, масса одного листа и число листьев на растении. Продуктивность зеленой массы полукультурных образцов (с индетерминантным типом роста и множеством ветвей первого и второго порядка) зависит, кроме вышеперечисленных признаков, от числа узлов и длины междоузлия главного стебля. При изменении условий среды происходят как общие перестройки структуры корреляционных связей, так и индивидуальные, специфичные для растений с определенным типом роста и ветвления.

В результате исследований корреляционных связей признаков у сортов сои с разным типом роста и характером ветвления выявлена закономерность в варьиро-

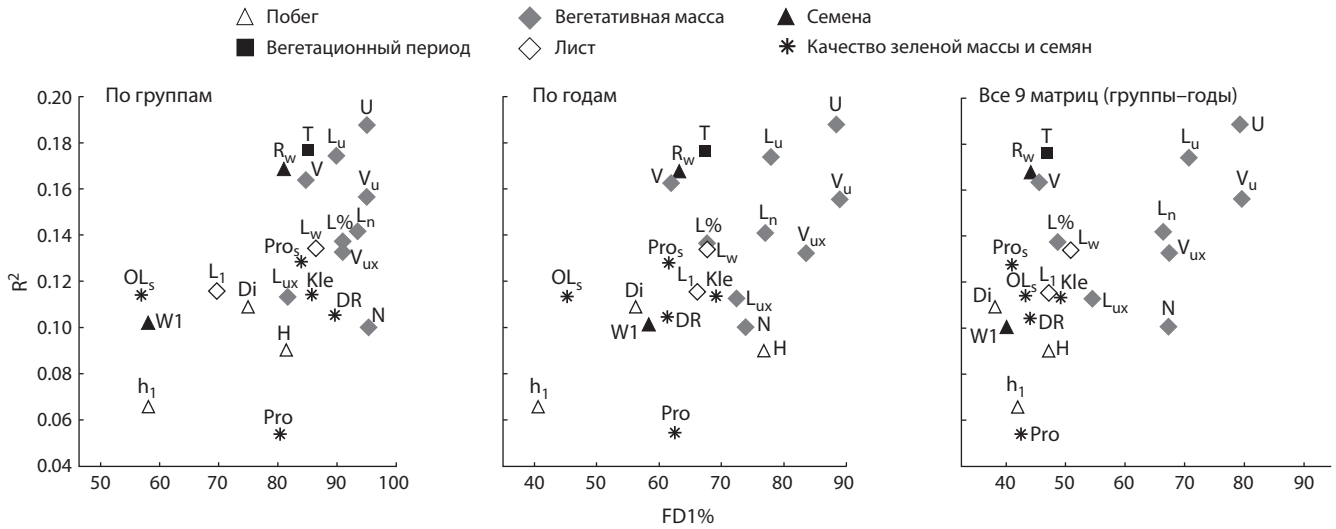


Рис. 3. Средний уровень детерминированности признаков (R^2) и стабильность структуры их связей (FD%).

Ось ординат – R^2_{ch} , средний коэффициент детерминации; ось абсцисс – FD1%, процент дисперсии фактора общности матриц по структуре связей. По группам – сравнивали матрицы корреляций по 3 группам образцов, усредненные по всем годам; по годам – матрицы корреляций по годам, усредненные по группам; все 9 матриц (группы – годы) – 9 матриц корреляций (три группы образцов, три года изучения для каждой группы). Обозначение признаков см. на рис. 2.

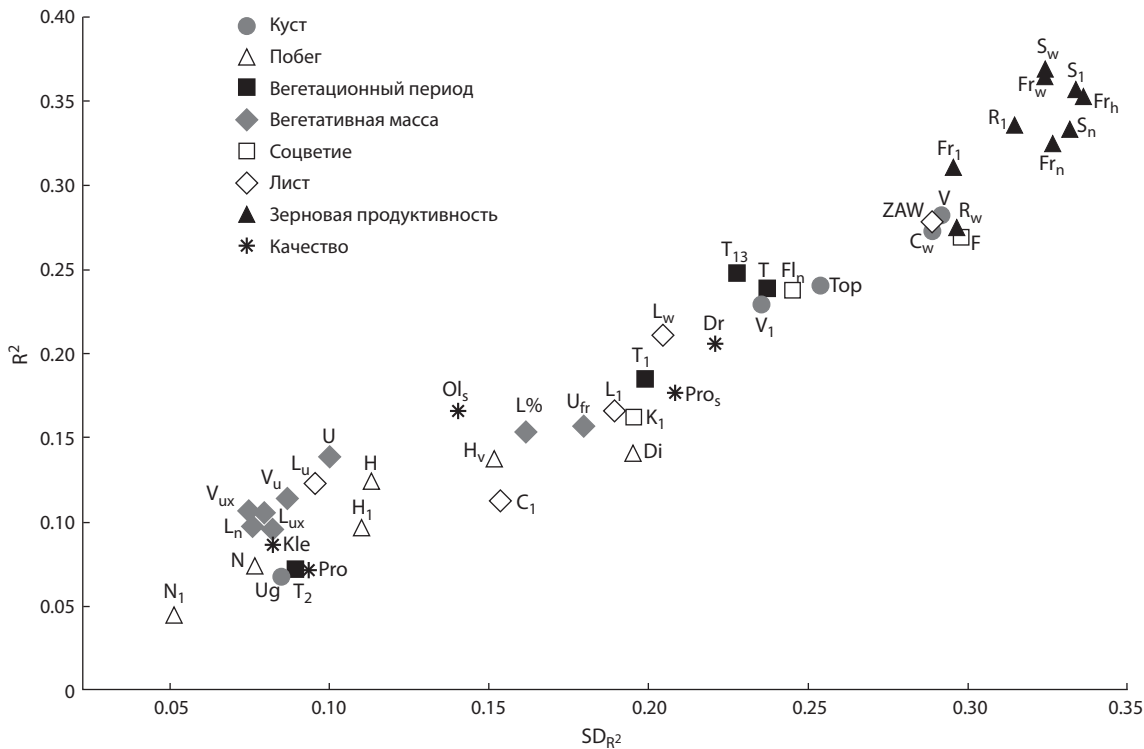


Рис. 4. Детерминированность признаков и изменчивость силы их связей.

Ось ординат – средняя детерминированность (R^2); ось абсцисс – среднее квадратичное отклонение среднего коэффициента детерминации (SD_{R^2}). Обозначение признаков см. в Приложении и на рис. 2.

вании этих характеристик в разных условиях среды. При незначительном ухудшении условий произрастания незначительно снижается скоррелированность всех признаков. В более жестких условиях изменяется поведение признаков генеративной и вегетативной сферы. Разделение этих признаков на две группы показано на рис. 4. Признаки вегетативных органов либо уменьшают, либо

увеличивают показатели R^2 . Признаки, связанные с семенной продуктивностью, резко увеличивают коэффициенты детерминации. Обособление признаков продуктивности зеленой массы и семян по степени коррелированности у сортов первой и второй групп (с большим числом ветвей) наблюдалось при их развитии во время засухи. У образцов третьей группы (с 1–2 ветвями или без них)

такое разграничение признаков отмечено при вегетации в год с избыточным увлажнением в начальные фазы роста, и недостаточным – во второй половине лета. Разница в критических периодах у сортов была связана с характером ветвления в этих группах. В засушливый год образцы, имеющие много ветвей, в большей степени испытывали дефицит влаги с первых фаз вегетации (с периода ветвления). Слабоветвистые сорта не подвергались в это время столь жесткому влиянию засухи. Для них самым неблагоприятным был год с затяжным периодом роста вегетативных органов (фаза до начала цветения) и недостаточным количеством влаги в периоды массового цветения и образования бобов.

Таким образом, продуктивность семян и зеленой массы не всегда связана прямой и сильной корреляцией. На взаимосвязь между этими признаками влияют как условия года, так и особенности сорта. Варьирование R^2 у признаков продуктивности зеленой массы и семян имеет свои особенности в каждой группе, их необходимо учитывать при селекции по основным хозяйственным характеристикам.

Заключение

При сравнении значений коэффициентов корреляций, рассчитанных по всем образцам, группам, выделенным по типу роста и характеру ветвления, по годам исследования, можно наблюдать существенные различия в полученных результатах. Данные, вычисленные для всех образцов без учета типа роста и ветвления, выявляют только видовую специфичность согласованной изменчивости признаков сои, не отражают особенностей, важных для понимания поведения сортов в меняющихся условиях среды. В большинстве работ, в которых рассчитывали корреляции между признаками и определяли косвенные признаки для отбора по хозяйственно ценным характеристикам, это не учитывалось. Поэтому нередко отбор по установленным признакам-индикаторам не приносил должного результата.

Список литературы / References

Бурляева М.О., Малышев Л.Л. Применение факторного и дискриминантного анализа для оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и дифференциации сортов по направлениям использования. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2013;173:55-67.
[Burlyaeva M.O., Malyshev L.L. Application of factor and discriminant analysis for evaluation of the source material of soybean for green mature yield and differentiation of varieties by direction of utilization. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2013;173:55-67. (in Russian)]

Бурляева М.О., Ростова Н.С. Изменчивость и детерминированность морфологических, фенологических, биохимических и хозяйственных признаков кормовой сои разных направлений использования в условиях Краснодарского края. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2014;175(2):42-52.
[Burlyaeva M.O., Rostova N.S. Variability and determinancy of morphological, biochemical and agronomic characteristics in forage soybeans of various uses under the conditions of Krasnodar region. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2014;175(2):42-52. (in Russian)]

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987.
[Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Jarosh N.P., Peruanskii Yu.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. Methods of Biochemical Studies of Plants. Leningrad, 1987. (in Russian)]

Лещенко А.К., Сичкарь В.И., Михайлов В.Г., Марьюшкин В.Ф. Соя. Киев: Наук. Думка, 1987.
[Leschenko A.K., Sichkar V.I., Mikhaylov V.G., Maryushkin V.F. Soybean. Kiev: Nauk. Dumka Publ., 1987.]

Международный классификатор СЭФ рода *Glycine* Willd. Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В., Пастуха Л., Синский Т., Гофирек П., Бареш И., Сегналова Я. (Сост.). Л., 1990.
[Shchelko L., Sedova T., Korneychuk V., Pastucha L., Sinskiy T., Hofirek P., Bares I., Segnalova Ja. (Compilers). The International Comecon List of Descriptors for the Genus *Glycine* Willd. Leningrad, 1990. (in Russian)]

Рожанская О.А., Ломова Т.Г., Шилова Т.В., Горшкова Е.М. Новые соматональные линии сои для селекции в Сибири. Сиб. вестн. с.-х. науки. 2016;2(249):35-42.
[Rozhanskaya O.A., Lomova T.G., Shilova T.V., Gorshkova E.M. New somaclonal lines of soybean to be bred in Siberia. Sibirskiy Vestnik Selskohozyajstvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Science. 2016;(2):35-42. (in Russian)]

Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002.
[Rostova N.S. Correlations: Structure and Variability. St. Petersburg: St. Petersburg State University Publ., 2002. (in Russian)]

Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ. Сер. Биол. 1959;2(9):137-141.
[Terentiev P.V. Method of correlation pleiades. Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Bulletin of the Leningrad State University. Ser. Biol. 1959;2(9):35-42. (in Russian)]

Aditya J.P., Bhartiya P., Bhartiya A. Genetic variability, heritability and character association for yield and component characters in soybean (*G. max* (L.) Merrill). J. Central Eur. Agric. 2011;12:27-34. DOI 10.5513/JCEA01/12.1.877.

Bernard R.L. Two genes affecting stem termination in soybeans. Crop Sci. (1972);12:235-239. DOI 10.2135/cropsci1972.0011183X001200020028x.

Board J.E., Kang M.S., Bodrero M.L. Yield components as indirect selection criteria for late-planted soybean cultivars. Agron. J. 2003;95:420-429.

Ferrari M., Carvalho I.R., Pelegrin A.J., Nardino M., Szarecki V.J., Nardino M., Szarecki V.J., Olivoto T., Rosa T.C., Follmann D.N., Pegoraro C., Maia L.C., Souza V.Q. Path analysis and phenotypic correlation among yield components of soybean using environmental stratification methods. Aust. J. Crop Sci. 2018;12:193-202. DOI 10.21475/ajcs.18.12.02.pne488.

Hakim L., Suyanto S. Gene action and heritability estimates of quantitative characters among lines derived from varietal crosses of soybean. Indones. J. Agric. Sci. 2017;18:25-32. DOI 10.21082/ijas.v18n1.2017.p25-32.

Huang Z.W., Zhao T.J., Gai J.Y. dynamic analysis of biomass accumulation and partition in different yield level soybeans. Acta Agron. Sin. 2009;35(8):1483-1490. [https://doi.org/10.1016/S1875-2780\(08\)60096-6](https://doi.org/10.1016/S1875-2780(08)60096-6).

Liu B., Fujita T., Yan Z.H., Sakamoto S., Xu D., Abe J. qtl mapping of domestication-related traits in soybean (*Glycine max*). Ann. Bot. 2007;100(5):1027-1038. DOI 10.1093/aob/mcm149.

Machado B.Q.V., Nogueira A.P.O., Hamawaki O.T., Rezende G.F., Jorge G.L., Silveira I.C., Medeiros L.A., Hamawaki R.L., Hamawaki C.D.L. Phenotypic and genotypic correlations between soybean agronomic traits and path analysis. Genet. Mol. Res. 2017;16(2). DOI 10.4238/gmr16029696.

Nagarajan D., Kalaimagal T., Murugan E. Correlation and path coefficient analysis for yield and yield attributes in soybean, *Glycine max* L. (Merr). Int. J. Farm Sci. 2015;5:28-34.

- Rodrigues B., Serafim F., Nogueira A.P.O., Hamawaki O.T., Sousa L.B., Hamawaki R.L. Correlations between traits in soybean (*Glycine max* L.) naturally infected with Asian rust (*Phakopsora pachyrhizi*). Genet. Mol. Res. 2015;14(4):17718-17729. <https://doi.org/10.4238/2015.December.21.45>.
- Silva A.F., Sediyaama T., Silva F.C.S., Bezerra A.R.G., Ferreira L.V. Correlation and path analysis of soybean components. Int. J. Plant Anim. Environ. Sci. 2015;5(1):177-179.
- Tian Z., Wang X., Lee R., Li Y., Specht J.E., Nelson R.L., McClean P.E., Qiub L., Ma J. Artificial selection for determinate growth habit in soybean. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010;107(19):8563-8568. DOI 10.1073/pnas.1000088107.
- Thompson J.A., Bernard R.L., Nelson R.L. A third allele at the soybean dt1 locus. Crop Sci. 1997;37:757-762. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030011x>.
- Vu T.T.H., Le T.T.C., Vu D.H., Nguyen T.T., Ngoc T. Correlations and path coefficients for yield related traits in soybean progenies. Asian J. Crop Sci. 2019;11:32-39. DOI 10.3923/ajcs.2019.32.39.
- Woodworth C.M. Genetics and breeding in the improvement of the soybean. Illinois Agr. Exp. Stn. Bull. 1932;384:297-404.
- Wright S. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea-pigs. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1920;6(6):320-332.

ORCID ID

M.O. Burlyayeva orcid.org/0000-0002-3708-2594

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР, номер государственной регистрации 0662-2019-0002.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.05.2019. После доработки 17.07.2019. Принята к публикации 22.07.2019.