

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АМАРАНТА (*AMARANTHUS L.*)

А.И. Стасюк, Н.Б. Железнова, А.В. Железнов

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: zheleznov@bionet.nsc.ru

Определяли коэффициенты корреляции между всеми возможными сочетаниями 9 признаков у 12 видов и 3 форм амаранта. Показано, что каждый из изученных видов характеризуется своей специфической системой взаимосвязей признаков. Выявлены различия в структуре связей, которые, по существу, определяют структуру вида. Также показано, что степень дивергенции корреляционных структур у различных видов амаранта может различаться в зависимости от их филогенетического родства и соотношений внутри рода.

Ключевые слова: амарант, вид, корреляции, коэффициент дивергенции, корреляционная плеяда, изменчивость.

Введение

Амарант, несмотря на свое древнее происхождение, является новым для России культурным растением зернового, кормового, технического и декоративного направлений. Поэтому в отличие от многих традиционных сельскохозяйственных растений он недостаточно изучен с точки зрения генетики и селекции, физиологии и биохимии и других фундаментальных наук. Недостаток знаний о культуре является сдерживающим фактором для широкого внедрения ее в производство. Дальнейшее распространение амаранта связывают с созданием сортов, хорошо приспособленных к почвенно-климатическим условиям различных регионов страны и способных давать высокие и устойчивые урожаи зерна и зеленой массы (Pal, 1972; Железнова и др., 1989; Brenner *et al.*, 2000). При этом требования к сортам кормового и зернового направлений различны. Очевидно, в процессе селекции зерновых форм амаранта будут задействованы признаки: количество продуктивных соцветий на растении, количество зерен на соцветии, средний вес зерна с одного растения, масса 1000 семян и др. При создании сортов кормового направления приоритетное значение займут другие признаки (высота растений, облиственность, образование

боковых ветвей и т. д.). Таким образом, селекционеру придется иметь дело с различными признаками, которые находятся во взаимосвязи, определяемой коэффициентом корреляции.

К настоящему времени накопился достаточно большой, но далеко не полный материал по изучению корреляций различных признаков у амаранта. Так, выявлена высокая степень соответствия между урожайностью и массой 1000 семян ($r = 0,905$), а также между урожайностью и лабораторной всхожестью семян ($r = 0,727$) (Переpravо и др., 1977). Обнаружена высокая положительная зависимость между содержанием протеина и лизина ($r = 0,727$), средняя – между количеством протеина и крахмала ($r = 0,398$) и показано отсутствие корреляционной зависимости между содержанием лизина в протеине и крахмала в семенах амаранта ($r = 0,062$), а также лизина и жира ($r = 0,079$) (Бугайлов и др., 1977). Представлено 70 значений коэффициента генотипической корреляции между парами признаков растений амаранта разного возраста по фазам развития и приведены доказательства сохранения положительной корреляции между 64 парами признаков из 70 на протяжении всего периода вегетации (Абдул Кадер Амин Эль Хажж, 1999). В этом исследовании использовались популяции, специально созданные по

методу Ю.Л. Гужова (Гужов и др., 2003). В работе Н.Б. Железновой, Р.С. Юдиной и А.В. Железнова (2008) выполнен корреляционный анализ 10 признаков амаранта и установлены коэффициенты корреляции между всеми возможными сочетаниями изученных признаков у *A. hypochondriacus* L. Показана различная сила связей одних признаков по сравнению с другими. Так, наиболее сильную, почти функциональную, связь обнаружили признаки «высота растений»–«длина соцветий», «ширина листа»–«длина листа», «урожайность зеленой массы»–«ширина листа». Важным моментом этих исследований является установление того факта, что изученные признаки представляют собой скоррелированный блок – корреляционную плеяду (Терентьев, 1959). Установление этого факта позволило выполнить вторую часть корреляционного анализа – изучить дивергенцию корреляционных структур у различных систематических категорий амаранта (Железнов и др., 2009а).

Цель наших исследований – установить фенотипические корреляции между некоторыми признаками у растений различных видов амаранта, определить коэффициенты дивергенции корреляционных структур (КДК) и на основе КДК определить степень родства изученных видов.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили образцы амаранта, принадлежащие к разным видам рода *Amaranthus* L. В частности, в опыт были включены следующие виды: *A. hypochondriacus*, образец ИЦиГ 11010; *A. spinosus*, образец ИЦиГ 11013; форма, у которой вид не определен, *Epinard vert*, образец ИЦиГ 11021; вторая форма, у которой вид не определен, *Epinard brondfira*, ИЦиГ 11025; *A. graecizans*, образец ИЦиГ 11026; *A. mantegazzianus*, образец ИЦиГ 11028; *A. cruentus*, образец ИЦиГ 11031; форма с неопределенной видовой принадлежностью, *Local spinach*, образец ИЦиГ 11056; *A. leucospermus*, образец ИЦиГ 11058; *A. nobilis*, образец ИЦиГ 11062; *A. crispus*, образец ИЦиГ 11063; *A. mantegazzianus chachira*, образец ИЦиГ 11070; *A. hybridus*, образец ИЦиГ 11071; *A. lividus*, образец ИЦиГ 11036 и *A. edulis*, образец ИЦиГ 11072.

Морфобиологическое описание этих образцов дано в книге «Амарант: научные основы интродукции» (Железнов и др., 2009б). Изучали признаки, характеризующие вегетативно-функциональные свойства и продуктивность: высота растений (см), высота растений до основания соцветия (см), длина соцветия (см), длина листа (см), ширина листа (см), листовой индекс (длина/ширина), урожайность зеленой массы (кг/м²), масса 1000 семян (г), масса зерна с одного растения (г), соответственно признаки № 1–9.

Для оценки анализировали 30 растений каждого образца. Коэффициенты корреляции рассчитывали для всех признаков. Статистическую обработку данных проводили по Н.А. Плехинскому (1961).

Для установления межвидовой дивергенции были использованы все виды и формы амаранта, приведенные выше. Коэффициенты дивергенции корреляций рассчитывали по формуле, разработанной В.М. Шмидтом (1964):

$$\text{КДК} = \sum \Delta_r / n,$$

где Δ_r – сумма достоверных отклонений корреляций между двумя систематическими категориями (видами); n – общее число рассчитанных корреляций между парами признаков сравниваемых категорий; КДК – коэффициент дивергенции корреляций. Пример расчета КДК приведен в работе А.В. Железнова с соавт. (2009а).

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены корреляционные кольца 11 видов и 3 форм с неизвестной видовой принадлежностью, построенных на основе корреляционных матриц. Сравнение этих колец показывает сходство и различие корреляционных связей изучаемых признаков у видов и образцов амаранта. На этом рисунке показано, что высота растений тесно коррелирует с высотой растений до основания метелки у таких видов, как *A. hypochondriacus*, *A. leucospermus*, *A. edulis*, *A. spinosus*, *A. mantegazzianus* и образца *Epinard brondfira*; с длиной соцветия – у *A. mantegazzianus* и *A. lividus*; с шириной листа – у *A. hypochondriacus*, *A. edulis*, *A. hybridus*, *A. lividus*, *A. crispus*, *A. mantegazzianus*, *A. nobilis* и образцов *Local spinach* и *Epinard brondfira*. Тесная корреляция этого признака также видна с индексом листа у *A. nobilis*, *A. mantegazzianus*

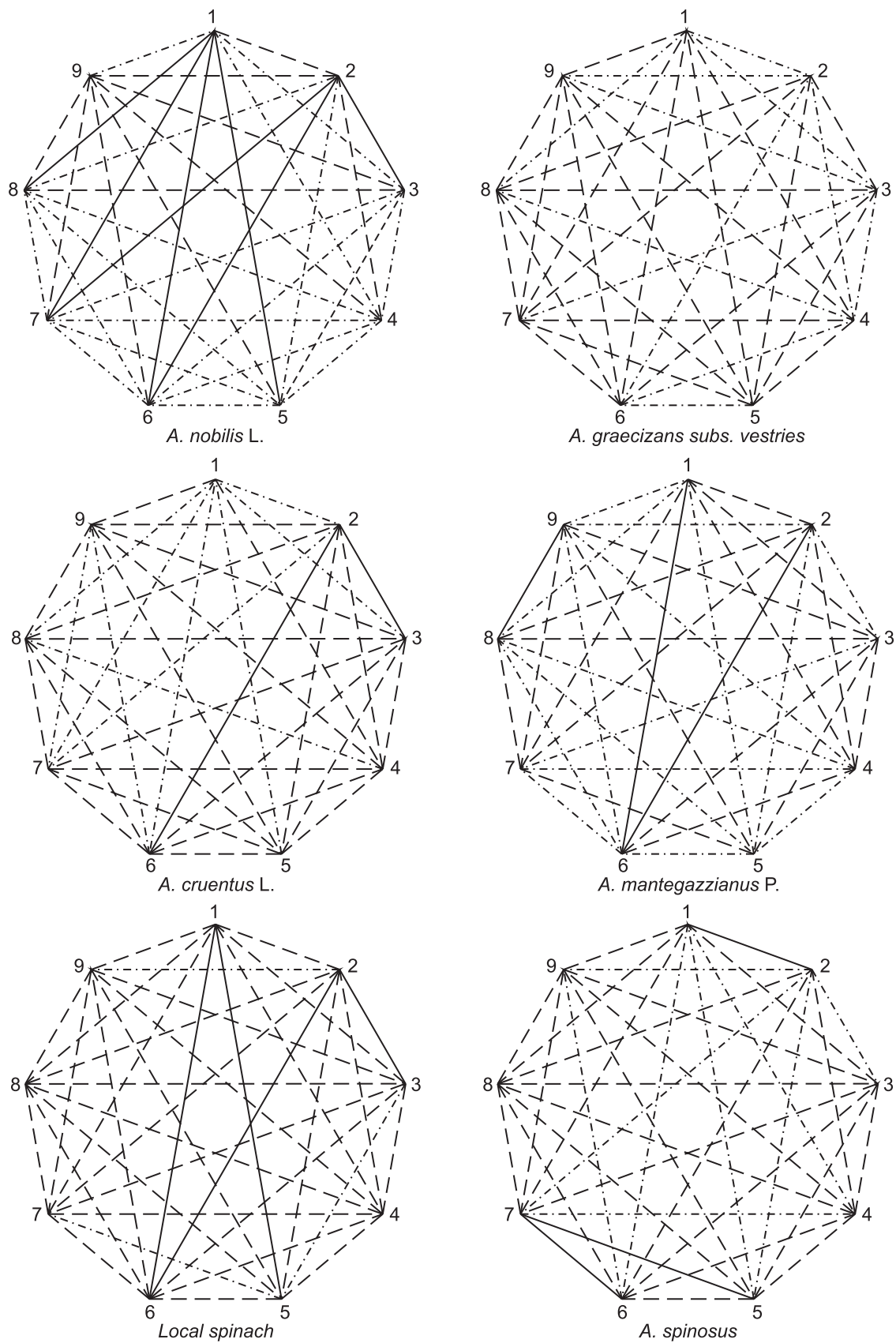


Рис. 1. Начало.

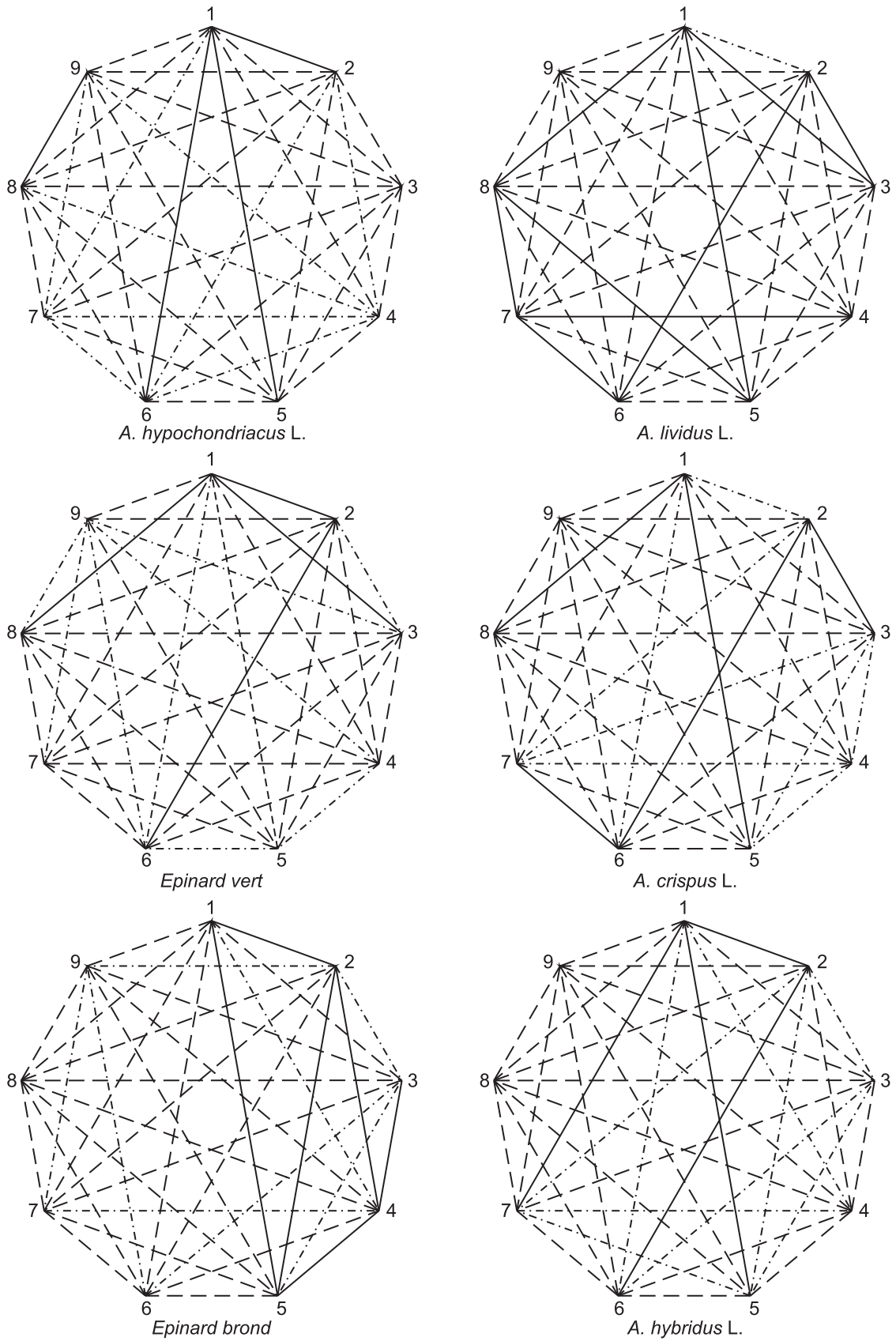


Рис. 1. Продолжение

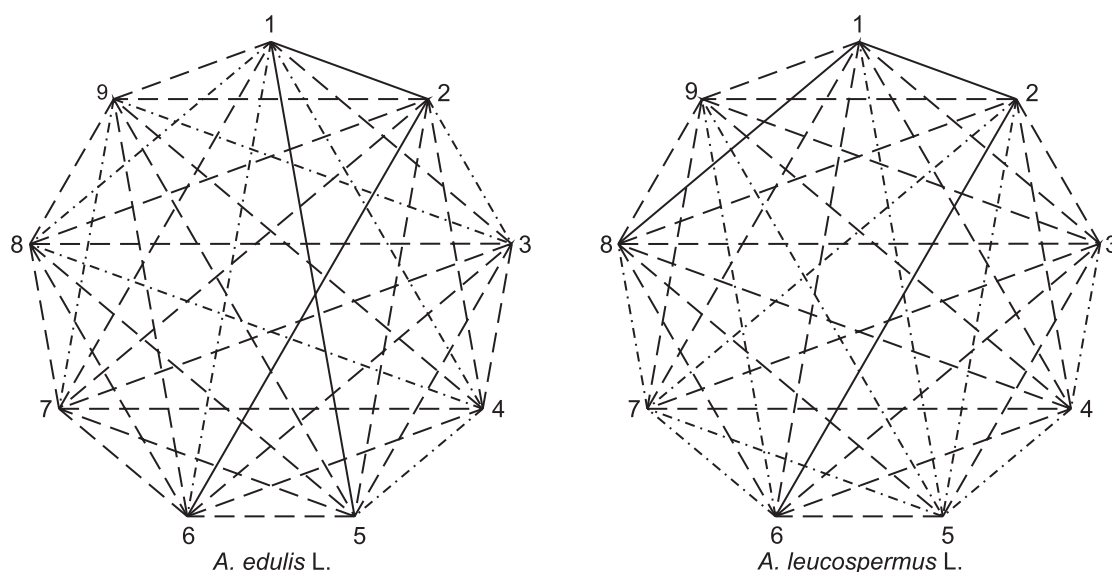


Рис. 1. Корреляционные кольца признаков 11 видов и 3 образцов, у которых вид не определен.

и *A. hypochondriacus*; с урожайностью зеленой массы – у *A. mantegazzianus* и *A. nobilis*; с массой 1000 семян – у *A. leucospermus*, *A. crispus* и *A. hybridus*. Достоверных корреляций между высотой растений и массой зерна с одного растения и высотой растений и шириной листа не обнаружено.

Высота растений до основания соцветия также неоднозначно коррелировала с другими признаками. Наиболее тесная связь этого признака с длиной соцветия наблюдалась у *A. nobilis* ($r = 0,98$), *A. crispus* ($r = 0,71$), *A. hybridus* ($r = 0,88$), *A. lividus* ($r = 0,92$) и образца *Local spinach* ($r = 0,76$).

Сравнение коэффициентов корреляции между высотой растений до основания соцветия и длиной листа выявило тесную связь только у образца *Epinard brondfira* ($r = 0,71$). У других видов и образцов такая связь не обнаружена.

Оценка различий по структуре связей между высотой растений до основания соцветий и шириной листа показала в основном связь средней силы у большинства изученных видов. У таких видов коэффициенты корреляции варьировали в пределах 0,4–0,6. У остальных видов, таких, как *A. cruentus*, *A. mantegazzianus*, *A. hypochondriacus*, *A. edulis*, *A. graecizans*, *A. hybridus*, сила связей определялась коэффициентами корреляции 0,1–0,3.

В отличие от длины и ширины листа листовая индекс показал тесную связь с высотой

растений до основания соцветия почти у всех изученных видов. Коэффициенты корреляции варьировали в пределах 0,75–0,95. Только у *A. spinosus* и *A. hypochondriacus* коэффициенты корреляции равнялись 0,60.

Сравнение корреляционных матриц различных видов показало, что связь высоты растений до основания соцветия с урожайностью зеленой массы не была сильной практически у всех изученных видов. Исключением является *A. lividus*. Коэффициент корреляции вышеуказанных признаков составляет 0,76.

Еще менее заметная связь тестируемого признака установлена с массой 1000 семян, хотя коэффициенты корреляции среди видов варьировали в широких пределах: от 0,0 до 0,55. Практически такое же варьирование коэффициентов корреляции наблюдалось при изучении признаков «высота растений до основания соцветий» и «масса зерна с одного растения».

Длина соцветия и длина листа имели слабую связь почти у всех видов и образцов за исключением образца *Epinard brondfira* ($r = 0,86$). То же можно сказать и о связи признаков «длина соцветия» и «ширина листа»: у всех видов без исключения она была незначительной. С индексом листа этот признак коррелировал очень слабо. Самый высокий коэффициент корреляции, $r = 0,67$, был установлен только у *A. nobilis*. Недостаточно сильные, но достоверные связи ($r = 0,40$ – $0,45$) для признаков «длина соцветий» и «уро-

жайность зеленой массы» были установлены у видов *A. nobilis*, *A. mantegazzianus* и *A. lividus*. У остальных видов коэффициенты корреляции были существенно ниже отмеченного уровня. Для признаков «длина соцветия» и «масса 1000 семян» коэффициенты корреляции не были существенными у всех изученных видов, за исключением *A. nobilis*, у которого $r = 0,59$ с достоверностью на 5 %-м уровне значимости. Не были они существенными для признаков «длина соцветия» и «масса зерна с одного растения» у большинства видов и образцов за исключением *A. mantegazzianus*, у которого существенный коэффициент корреляции составил 0,47.

Взаимосвязь признаков «длина листа» и «ширина листа» у большинства видов характеризуется не очень высокими, но вполне достоверными коэффициентами корреляции. Наиболее высокий коэффициент корреляции ($r = 0,91$) между этими признаками был установлен у образца *Epinard brondfira*. Таким образом, структура корреляционных связей двух рассматриваемых признаков свидетельствует об их относительной стабильности в пределах каждого вида.

Анализ взаимосвязей признаков «длина листа» и «индекс листа» показал широкий спектр коэффициентов корреляции среди изученных видов. Пять видов имели коэффициент корреляции меньше 0,2, три вида – 0,2–0,3, пять видов – 0,3–0,6 и один вид больше 0,63. Этим видом является *A. graecizans*.

«Урожайность зеленой массы» и «длина листа» связаны, в основном, низкими коэффициентами корреляции и только у *A. hybridus*, *A. crispus* и *A. nobilis* установлены коэффициенты корреляции – 0,5–0,7. Еще менее тесная связь признака «длина листа» установлена с признаком «масса 1000 семян». Единственный вид *A. nobilis* имел коэффициент корреляции между этими признаками 0,63. И уж совсем незаметная связь наблюдалась между «длиной листа» и «массой зерна с одного растения». Здесь установлены коэффициенты корреляции в пределах 0,03–0,3 для разных видов. Однако два образца *Epinard vert* и *A. mantegazzianus* показали коэффициенты корреляции 0,57 и 0,45 соответственно.

Между признаками «ширина листа» и «индекс листа», «урожайность зеленой массы»,

«масса 1000 семян», «масса зерна с одного растения» был установлен широкий спектр коэффициентов корреляции, отражающий низкий, средний и высокий уровни связей. Подавляющая часть видов имела низкий уровень связи. И только такие виды, как *A. spinosus* и *A. hybridus* имели коэффициенты корреляции 0,61, 0,85 соответственно.

У подавляющего большинства видов «индекс листа» и «урожайность зеленой массы» оказались слабосвязанными признаками ($r = 0,1–0,3$). Однако у *A. spinosus* и *Local spinach* был установлен коэффициент корреляции $r = 0,93$.

Сильная связь между признаками «индекс листа» и «масса 1000 семян» была установлена у *A. nobilis* ($r = 0,60$). У остальных видов наблюдалась либо средняя ($r = 0,35–0,55$), либо совсем слабая связь ($r = 0,03–0,3$). К числу последних относятся виды *A. spinosus*, *A. cruentus*, *A. lividus*, *A. leucospermus* и две формы – *Epinard vert* и *E. brondfira*.

«Индекс листа» очень слабо коррелировал с «массой зерна с одного растения» у всех изученных видов. Исключение составили *Epinard brondfira* и *A. leucospermus*, у которых соответственно $r = 0,51$ и 0,52. Не было обнаружено также тесной связи между «массой 1000 семян» и «урожайностью зеленой массы» у всех изученных видов за исключением *A. hybridus*, у которого $r = 0,87$. Только у трех видов «масса 1000 семян» хорошо скоррелирована с «массой зерна с одного растения». К таким видам относятся *A. mantegazzianus* ($r = 0,76$), *A. edulis* (0,65) и *A. hypochondriacus* ($r = 0,64$). У остальных видов коэффициенты корреляции ранжировались от 0,17 у *A. crispus* до 0,38 у *A. lividus*.

Таким образом, приведенные данные показали, что каждый из изученных видов характеризуется своей специфичной системой взаимосвязей признаков. Выявлены различия в структуре связей, которые, по существу, определяют структуру вида, обеспечивая ему возможность эволюционировать. Известно, что взаимозависимость признаков любого организма является неотъемлемым условием его существования и сама возникает в результате отбора наиболее устойчивых особей. Поэтому любая, самая незначительная связь признаков приобретает эволюционное значение, «ибо каждый ничтожный, казалось бы, признак об-

A. mantegazzianus (КДК = 0,27), затем следуют *A. nobilis*, *A. mantegazzianus chachiza* (КДК=0,33). Виды *A. spinosus*, *A. cruentus*, *A. leucospermus*, *A. crispus* и форма *Epinard verd* дивергировали с еще большей силой (КДК = 0,38). *A. graecizans* и форма *Local spinach* оказались совсем далекими от *A. hybridus* (КДК = 0,44). Таким образом, полученные нами данные в целом подтверждают сделанное ранее заключение о том, что степень дивергенции корреляционных структур у различных видов может различаться в зависимости от их филогенетического родства и соотношений внутри рода. Вместе с тем корреляционный анализ позволил выделить ключевой вид, который, по-видимому, сыграл решающую роль в происхождении рода *Amaranthus* L. в целом и происхождении зерновых амарантов в частности. Таким видом является *A. hybridus*. На исключительную роль в происхождении зерновых амарантов в свое время указывали многие авторы (Pal *et al.*, 1982; Железнов и др., 1991; Chan, Sun, 1997). Исследования этих авторов подтверждают монофилетическую гипотезу Сауера (Sauer, 1967), которая предполагает, что три зерновых вида (*A. cruentus*, *A. caudatus* и *A. hypochondriacus*) произошли от единственно-

го предка. Более вероятным общим предком, по его мнению, является *A. hybridus*.

Попарное сравнение КДК *A. hybridus* и других видов дало неоднозначные результаты. Одни из них имели высокое значение КДК, другие – низкое, третьи – среднее. И это закономерно, так как в процессе видообразования они могли пройти через бутылочное горлышко или подвергнуться давлению естественного или искусственного отбора в процессе доместикации и расселения в новые географические районы.

На основании табл. 1 был построен график методом многомерного шкалирования (MDS) пакетом XLSTAT (www.xlstat.com) (рис. 2), где более наглядно показана степень филогенетического родства между изучаемыми видами амаранта. При построении графика метрика учитывала только порядок (ord (2)).

Таким образом, анализ литературных данных и наши исследования показали, что корреляции и корреляционные плеяды позволяют ввести количественную меру в изучение процессов эволюции, селекции, систематики и филогении. На нашем материале был обнаружен комплекс согласованных признаков, которые представля-

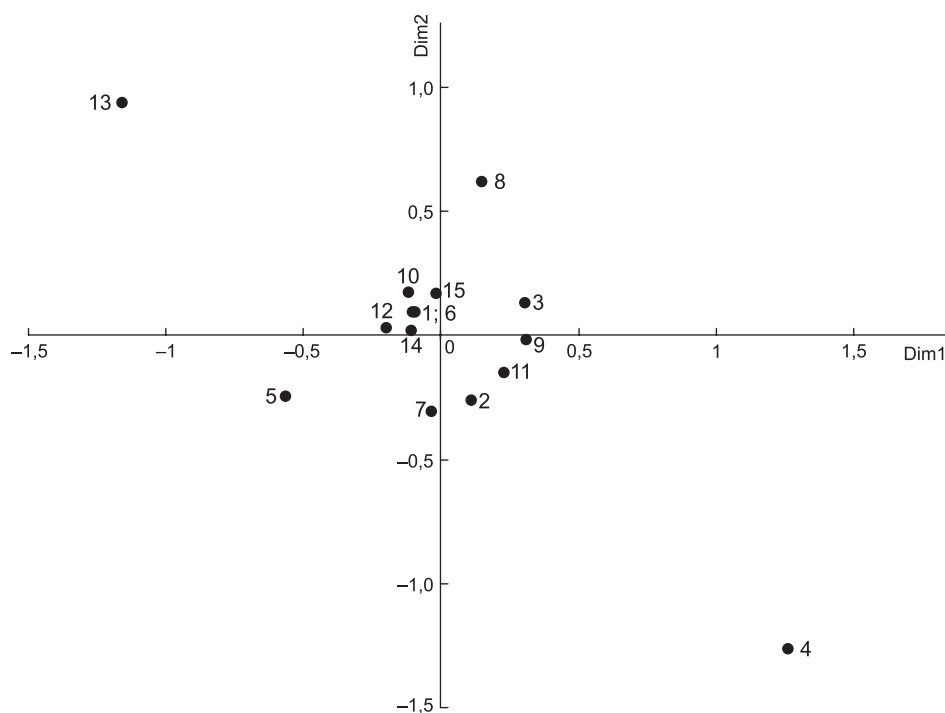


Рис. 2. График многомерного шкалирования.

ют функционально-морфологическую плеяду у амаранта. При установлении корреляции между признаками обнаруживается связь, определяющая влияние одного признака на другой, с одной стороны, с другой – создается база для прогноза результатов отбора и оптимизации селекционного процесса.

Авторы выражают благодарность В.Н. Бабенко за плодотворное обсуждение результатов работы.

Литература

- Абдул Кадер Амин Эль Хажж. Закономерности изменчивости хозяйственно важных признаков и их корреляций у амаранта и перспективы их использования в селекции: Автореф. дис. ... канд. М., 1999. 16 с.
- Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Т. 3. С. 23–60.
- Бугайлов В.Д., Бабич А.А., Прокопенко Л.С. и др. Оценка качества исходного материала для селекции амаранта зернового // Матер. 2-го Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». Пушино, 1977. С. 174–175.
- Гужов Ю.Л., Фукс Ф., Валичек П. Селекция и семеноводство культивируемых растений. М.: Мир, 2003. 535 с.
- Железнова Н.Б., Железнов А.В., Шумный В.К., Колосова Л.Д. Перспективы возделывания амаранта на кормовые цели и семена // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1989. № 4. С. 45–53.
- Железнов А.В., Железнова Н.Б., Бурмакина Н.В. Оценка степени дивергенции корреляционных структур различных систематических категорий на примере амаранта (*Amaranthus L.*) // С.-х. биология. 2009а. № 1. С. 50–53.
- Железнов А.В., Железнова Н.Б., Бурмакина Н.В., Юдина Р.С. Амарант: научные основы интродукции. Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2009б. 235 с.
- Железнов А.В., Солоненко Л.П., Железнова Н.Б. Белки семян дикорастущих и культурных видов амаранта (*Amaranthus L.*) // Генетика культурных видов растений: Сб. науч. статей. Новосибирск, 1991. С. 234–250.
- Железнова Н.Б., Юдина Р.С., Железнов А.В. Изменчивость и корреляционные связи некоторых признаков у амаранта печального *Amaranthus hypochondriacus L.* // С.-х. биология. 2008. № 1. С. 40–47.
- Переpravо Н.И., Рябов А.А., Карпин В.И. Особенности семеноводства амаранта и качественные показатели его семян в условиях Центрального района Нечерноземной зоны России // Матер. 2-го Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». Пушино, 1977. С. 79–81.
- Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1961. 363 с.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Вып. 9. № 2. С. 137–141.
- Шмидт В.М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 61–69.
- Brenner D.M., Baltensperger D.D., Kulakov P.A. *et al.* Genetic resources and breeding of *Amaranthus* // Plant Breed. Rev. 2000. V. 19. P. 227–285.
- Chan K.F., Sun M. Genetic diversity and relationship detected by isozyme and RAPD analysis of crop and wild species of *Amaranthus* // Theor. Appl. Genet. 1997. P. 865–873.
- Pal M. Evolution and improvement of cultivated *Amaranthus*. I. Breeding system and inflorescence structure // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. 1972. V. 38. P. 28–37.
- Pal M., Panday R.M., Khoshoo T.M. Evolution and improvement of cultivated *amaranthus*. IX. Cytogenetic relationships between the two basic chromosomes numbers // J. Heredity. 1982. V. 73. № 5. P. 353–356.
- Sauer Y.D. The grain *amaranthus* and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey // Ann. Missouri Bot. Garden. 1967. V. 54. № 2. P. 103–137.

CORRELATION ANALYSIS OF SOME AMARANTH SPECIES (*AMARANTHUS* L.)

A.I. Stasyuk, N.B. Zheleznova, A.V. Zheleznov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: zheleznov@bionet.nsc.ru

Summary

Correlation analysis of some characters was performed for 12 amaranth species and 3 forms. It was shown that every species had a specific set of correlated characters. Differences in the structure of associations, which in fact determine the structure of the species were revealed. The degree of divergence of correlation structures between different amaranth species depended on their phylogenetic relationship and relationships within the genus.

Key word: amaranth, species, coefficient of divergence, correlation pleiad, variability.