

УДК 631.523.4:581.1

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ЛИНИЙ ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ С РАЗНОЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИЕЙ

И.Г. ТАРАКАНОВ, Е.Е. КРАСТИНА, Л.А. ГРИЦЕНКО

(Кафедра физиологии растений)

Изучалась изменчивость 12 инбредных линий горчицы сарептской — *Brassica juncea* (L.) Coss. — сорта Краснолиственная на 4 различных фотопериодах по 7 признакам морфологии развития и репродукции с помощью применения схем одно- и двухфакторного дисперсионного анализа и оценки компонент фенотипической дисперсии. Обнаружена существенная межлинейная генотипическая изменчивость признаков, величина которой, как правило, отрицательно коррелирует с длиной светового дня.

В общую фенотипическую изменчивость наибольший вклад (28—86% по разным признакам) вносит фотопериод, меньший, но тоже значительный — генотипические различия линий (5—17%) и взаимодействие генотип — среда, т.е. генетическая гетерогенность особей популяций по реакциям на изменения фотопериода (6—18%).

Полученные данные свидетельствуют о высокой фенотипической пластичности горчицы сарептской и значительной эколого-генетической гетерогенности ее сортовых популяций.

Изменчивость большинства адаптивно важных и хозяйственно ценных признаков растений имеет количественный, недискретный характер. Количественная изменчивость в значительной

мере определяется, как правило, и генетическими, и экологическими (средовыми) факторами. Соответственно одним из основных вопросов ее изучения является оценка соотносительного

вклада этих факторов и их взаимодействия в общую фенотипическую изменчивость. Для решения данной задачи используются разнообразные методы планирования экспериментов и статистической обработки результатов, разработанные в биометрической генетике [4, 11]. Одним из наиболее адекватных для данной проблемы методов может служить последовательное применение различных схем одно- и двухфакторного дисперсионного анализа, обеспечивающего в итоге разложение общей дисперсии признака на компоненты (генотипическую, средовую и взаимодействия генотип — среда) и точную оценку вклада каждой из них [1, 2]. Полученные таким образом оценки отражают потенциал генетической гетерогенности и экологической пластичности популяций и видов растений, а также служат характеристикой степени генотипической и средовой детерминации в изменчивости различных признаков.

Значительный интерес представляет проведение эколого-генетического анализа в отношении такого важного в физиологии растений явления, как фотопериодическая реакция. Длина светового дня — сильнодействующий экологический фактор, обычно вызывающий у фотопериодически чувствительных растений значительные модификационные реакции по разнообразным количественным признакам. В то же время в популяциях растений отмечается существенное разнообразие наследственно обусловленных форм с разной фотопериодической ре-

акцией [3, 5, 6]. Выявление и оценка вклада этих источников изменчивости у горчицы сарептской — основная цель данной работы.

Этот вид — весьма подходящий объект для проведения эколого-генетического анализа вследствие высокой отзывчивости на изменение длины светового дня, легкости получения самоопыляемых (инбредных) линий и экологической пластичности [7—10].

Методика

Материалом данной работы послужили 12 инбредных относительно генетически однородных и контрастно различающихся между собой по фотопериодической реакции линий горчицы сарептской (*Brassica juncea* (L.) Coss.), полученных ранее на анализирующем фоне (субкритическом фотопериоде) с помощью самоопыления и отбора [8].

Опыты проводились в 1991—1992 г. в лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии в условиях, близких к факторостатным. Температура воздуха в световой период 22...23°C, в темновой — 18...19°C. Источник освещения — лампы ДРИ-2000-6, освещенность на уровне растений 17—18 клк, приход ФАР — 200-215 мкмоль/м² · с. Растения выращивали в песчаной культуре на питательной смеси Кюппа при влажности субстрата 70—80% ПВ. Длина фотопериода — 14, 16, 18 и 24 ч. Регистрировался суточный ход температуры и влажности воздуха.

Определяли сроки появления очередных листьев, наступление

фаз бутонизации и цветения (главный побег и побеги 2-го порядка), число листьев в розетке и на побегах 1-го и 2-го порядков, высоту главного побега. При статистической обработке полученных данных использовали дисперсионный анализ — однофакторный и двухфакторный — с разложением дисперсии на компоненты [12].

Результаты и обсуждение

Выращивание растений 12 инбредных линий горчицы сарептской, представляющих полный феноспектр популяции по фотопериодической реакции, на разных фотопериодах позволило установить, что все они, за исключением линии 6, обладают качественной длиннодневной реакцией. Ранее было установлено, что критическая длина дня для большинства линий составляет 12 ч [8]. Фотопериод 14 ч является относительно неблагоприятным (субкритическим), приводящим к сильной задержке наступления бутонизации и цветения. В этих условиях обнаруживаются значительные различия в скорости развития отдельных линий, о чем свидетельствует достаточно высокое значение коэффициента вариации — 15,0% (табл.1). В условиях благоприятной длины дня (фотопериоды 16 и 18 ч) растения всех линий развиваются примерно с одинаковой, достаточно высокой скоростью и довольно быстро переходят к репродуктивному развитию, образуя при этом небольшое число листьев. Коэффициенты вариации по срокам бутонизации и цветения в этом

случае значительно ниже, чем в условиях анализирующего фона.

Различия в скорости развития растений с разным уровнем фотопериодической чувствительности отражались и на их габитусе, количестве формирующихся метамеров и других сторонах структурной организации.

Для первичной характеристики изменчивости признаков в линиях горчицы сарептской проведены однофакторные дисперсионные анализы, отдельно по каждому фотопериоду. В них общая фенотипическая дисперсия разлагается на следующие компонен-

ты: $\sigma_{ph}^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$. Компонента дисперсии σ_a^2 оценивает изменчивость, обусловленную межлинейными различиями, и отражает проявление генотипической изменчивости на каждом отдельно взятом фотопериоде. Компонента σ_e^2 обусловлена внутрилинейной вариацией особей и в основном отражает негенетические различия, вызванные лабильностью (гибкостью) морфогенеза особей, случайными его отклонениями, «шумами» морфогенеза и, возможно, микрогетерогенностью среды в опыте.

Оценка внутриклассового коэффициента корреляции

$$r_w = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2}$$

отражает вклад генотипических различий в общую изменчивость и в данной схеме опыта соответствует нижнему уровню оценки наследуемости (h^2) в широком смысле.

Данные табл.2 свидетельствуют

Т а б л и ц а 1

**Скорость развития растений и значения коэффициентов
вариации (CV, %)**

Номер линии	Длина фотопериода, ч			
	14 ч	16	18	24
	<i>Число дней от всходов до бутонизации</i>			
1	39,1±0,5	27,8 ±0,9	23,0 ±0,6	17,8 ±0,2
2	39,8 ±0,6	26,5 ±0,6	22,2 ±0,2	16,2 ±0,2
3	49,0 ±0,8	30,0 ±0,7	27,5 ±0,3	16,5 ±0,3
4	47,0 ±1,9	29,8 ±0,6	24,0 ±0,4	17,8 ±0,2
5	50,1 ±0,9	30,3 ±0,8	28,2 ±0,8	18,8 ±0,2
6	35,1 ±0,6	23,0 ±0,4	21,2 ±0,2	17,0 ±0,9
7	38,6 ±0,2	26,0 ±1,0	26,0 ±0,7	18,5 ±0,3
8	55,1 ±1,4	29,8 ±1,0	28,5 ±1,8	17,0 ±0,4
9	49,4 ±0,9	31,8 ±0,8	28,5 ±1,4	17,0 ±0,0
10	39,3 ±0,3	25,8 ±0,5	24,8 ±0,8	17,2 ±0,5
11	41,0 ±1,1	22,3 ±0,8	22,5 ±0,3	17,5 ±0,3
12	39,3 ±0,6	27,8 ±1,0	27,5 ±0,3	18,2 ±0,2
\bar{x}	43,5	27,5	25,3	17,4
CV, %	15,0	11,5	11,8	5,8
	<i>Число дней до цветения</i>			
1	46,6 ±0,6	35,0 ±0,4	31,2 ±0,2	25,0 ±0,6
2	46,6 ±0,8	34,5 ±1,0	30,2 ±0,2	24,0 ±0,0
3	58,0 ±1,1	37,8 ±0,6	35,0 ±0,4	24,5 ±0,3
4	56,4 ±2,3	36,5 ±0,6	33,0 ±0,4	25,2 ±0,2
5	59,1 ±1,3	38,5 ±0,9	35,8 ±0,8	27,0 ±0,0
6	43,2 ±0,4	31,8 ±0,5	29,2 ±1,0	25,2 ±1,1
7	45,4 ±0,4	34,0 ±0,4	33,0 ±0,8	27,8 ±0,5
8	63,4 ±1,6	37,8 ±1,4	36,0 ±1,5	24,5 ±0,3
9	56,9 ±1,0	39,8 ±0,8	35,5 ±1,2	25,0 ±0,0
10	47,3 ±1,3	33,5 ±0,3	32,5 ±0,5	25,0 ±0,6
11	48,0 ±1,3	31,8 ±0,5	30,8 ±0,5	24,5 ±0,3
12	44,6 ±1,1	34,0 ±0,6	34,5 ±0,3	26,8 ±0,2
\bar{x}	51,3	35,1	33,0	25,3
CV, %	14,3	8,0	7,9	5,4

о значительных межлинейных различиях, уровень которых, однако, весьма сильно варьирует в

условиях разных фотопериодов и неодинаков для разных признаков. Межлинейные различия вы-

сокодостоверны в большинстве случаев (для 5 из 7 признаков) и практически по всем фотопериодам. Наиболее высокая оценка r_w (до уровня 80—90%) отмечается для двух пар взаимосвязанных признаков: мощности растений (число листьев в розетке и общее) и скорости репродукции (число дней до начала бутонизации и цветения). Умеренный уро-

вень генотипических межлинейных различий (до 50%) проявляется по высоте растений. По двум признакам, связанным с ветвлением растений, — числу побегов 2-го порядка и числу листьев на них — межлинейные различия недостоверны, что указывает, по-видимому, на высокую негенетическую лабильность развития этих признаков.

Т а б л и ц а 2

Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости признаков растений горчицы сарептской. Значения коэффициентов внутриклассовой корреляции (r_w , %)

Признак	Длина фотопериода, ч			
	14	16	18	24
Число листьев в розетке	90,3 ±4,4	85,0 ±6,5	54,9 ±14,7	37,0 ±16,4
Общее число листьев	89,6 ±4,7	29,5 ±16,3	51,1 ±15,2	22,7 ±16,0
Высота главного побега, см	45,7 ±16,6	28,1 ±17,1	49,5 ±15,4	17,9 ±15,5
Число побегов 2-го порядка	15,9 ±15,3	17,8 ±15,5	18,8 ±15,6	7,2 ±13,9
Число листьев на побегах 2-го порядка	7,9 ±14,0	20,3 ±15,8	17,8 ±15,5	35,7 ±16,4
Число дней до бутонизации	85,6 ±6,3	76,7 ±9,5	71,3 ±11,1	43,0 ±16,1
Число дней до цветения	84,8 ±6,6	76,8 ±9,4	67,0 ±12,2	57,7 ±14,2

Сравнение оценок r_w на разных фотопериодах обнаруживает явную тенденцию к их снижению с увеличением фотопериода. Эта тенденция проявляется по всем 5 признакам, где r_w статистически значимы. По большинству признаков на 24-часовом фотопериоде отмечается примерно 2—4-кратное падение r_w по сравнению с его значением на 14-часовом фотопериоде. В целом можно утверждать, что у горчицы сареп-

тской генотипические межлинейные различия наиболее резко проявляются на 14-часовом (субкритическом) фотопериоде. Сравнение компонент дисперсии показывает, что это происходит не путем минимизации внутрилинейного разнообразия (σ_c^2), а именно за счет резкого, почти скачкообразного возрастания межлинейной дисперсии (σ_a^2).

Более полную оценку изменчивости дает двухфакторный дис-

персионный анализ всего комплекса данных, позволяющий выделить следующие компоненты дисперсии:

$$\sigma_{\text{общ}}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_E^2,$$

где σ_A^2 — компонента средовой изменчивости, индуцируемая в данном случае изменениями фотопериода; σ_B^2 — генотипическая межлинейная изменчивость; σ_{AB}^2 — компонента взаимодействия, соответствующая взаимодействию генотип — среда и отражающая разнообразие генотипов (линий) по их реакциям на изменение фотопериода; σ_E^2 — внутрилинейная изменчивость.

Результаты анализа (табл.3) показывают, что для большинства признаков, за исключением двух признаков побегов 2-го порядка, главным фактором, определяющим изменчивость данного комплекса, является прямое влияние условий фотопериода. Эта средовая изменчивость у 5 признаков составляет 60—85% всего наблюдаемого фенотипического разнообразия. Значительно меньшими, но достоверными оказываются генотипические эффекты линий, очень однородные среди 6 из 7 признаков (в пределах 5—10%), несколько больше — по числу листьев в розетке.

Т а б л и ц а 3

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (r_w , %)

Признак	Фактор			
	фотопериод А	линии В	взаимодейст- вие А×В	ошибка (внутрилиней- ная компонен- та) Е
Число листьев в розетке	59,72	16,67	17,48	6,13
Общее число листьев	79,17	6,34	8,34	6,15
Высота главного побе- га, см	63,20	5,22	7,63	23,94
Число побегов 2-го по- рядка	30,00	6,03	6,51	57,46
Число листьев на побе- гах 2-го порядка	28,29	9,12	5,94	56,65
Число дней до бутониза- ции	86,61	5,58	5,58	2,23
Число дней до цветения	84,88	5,91	6,72	2,49

Особый интерес представляет достоверность во всех случаях генетико-средовых взаимодействий (А×В), не уступающих по величине собственно генотипическим эффектам.

Таким образом, различия изучаемых линий горчицы сарептской проявляются как в виде стабильных, сохраняющихся в однородных условиях эффектах, так в не меньшей мере и в виде раз-

нообразия пластических ответов линий на изменения фотопериода. Линии могут различаться как по интенсивности ответов (чувствительные и нечувствительные к изменениям фотопериода), так и по направлениям ответов (структура реакций), когда у разных линий пики наибольшей реакции выражены на разных фотопериодах. Выявление этих различий требует дальнейшего анализа.

Значения ошибки (E) показывают, что при достаточно контрастных грациях фотопериода удастся минимизировать внутрилинейное разнообразие до 2—6% общей изменчивости — для 4 из 7 признаков. В двухфакторном дисперсионном анализе также подтверждается большее сходство структуры изменчивости тесно взаимосвязанных признаков — число дней до бутонизации и до цветения, число побегов 2-го порядка и число листьев на них, несколько меньшее — у признаков число листьев в розетке и общее.

Заключение

Эколого-генетический анализ количественной изменчивости горчицы сарептской продемонстрировал ее высокую фенотипическую пластичность по отношению к фотопериоду, существенную генотипическую гетерогенность, наиболее отчетливо проявляющуюся в критических условиях, и значительные генетико-средовые взаимодействия, отражающие разнообразие фотопериодических реакций в ее сортовых

популяциях. Эти результаты указывают на перспективность селекции данной культуры по фотопериодизму.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Глов Н.В.* Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки. — *Экология*, 1983, № 1, с.3—10. — 2. *Глов Н.В., Тараканов В.В., Гриценко Л.А., Рахман М.И.* Анализ структуры внутрипопуляционной изменчивости количественных признаков. — *Экология*, 1986, № 3, с.13—18. — 3. *Мошков Б.С.* Фотопериодизм растений. М.-Л.: Сельхозиздат, 1961. — 4. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйша школа, 1974. — 5. *Скрипчинский В.В.* Генетика фотопериодизма покрытосеменных. — *Генетика*, 1971, т. 7, № 10, с. 140—152. — 6. *Скрипчинский В.В.* Фотопериодизм — его происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1975. — 7. *Тараканов И.Г.* Влияние температуры на фотопериодическую реакцию горчицы сарептской. — *Изв. ТСХА*, 1982, вып.2, с.26—32. — 8. *Тараканов И.Г.* Использование методики анализирующих фонов в селекции (на примере фотопериодической реакции растений). — В кн.: *Разработка методов селекции в плодовоовощеводстве*. М.: МСХА, 1986, с.126—130. — 9. *Тараканов И.Г., Крастина Е.Е.* Особенности фотопериодической реакции разных экотипов огурца и горчицы сарептской. — *Изв. ТСХА*, 1982, вып.3, с.17—23. — 10. *Тараканов И.Г., Крастина Е.Е.* Кинетика разви-

тия двух экотипов горчицы сарептской при разных фотопериодических режимах. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1, с. 112—117. — 11. Фолкнер Д.С. Введение в ге-

нетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. — 12. Хикс Ч. Основные принципы планирования эксперимента. М.: Мир, 1967.

*Статья поступила 5 мая
1994 г.*

SUMMARY

Variability of 12 inbred lines of Indian mustard — *Brassica juncea* (L.) Coss., — Krasnolistnaya variety, was studied in 4 different photoperiods by 7 parameters of development and reproduction morphology using schemes of one- and two-factor dispersion analysis and estimation of phenotypic dispersion components. A substantial interline genotypic variability in characters has been found, its value, as a rule being in negative correlation with the length of day.

The effect of photoperiod makes the greatest contribution in general phenotypic variability (28—86% according to different indications), while the lesser, but also a considerable contribution (6—18%) is made by genotypic line distinctions (5—17%) and genotype-environment interaction, that is by genotypic heterogeneity in individuals within populations in their response to changes within photoperiod.

The data obtained show high phenotypic plasticity of Indian mustard and considerable ecological-genetic heterogeneity of its varietal populations.