

УДК 631.523:633.39:581.4

АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ АМАРАНТА (*AMARANTHUS L.*) ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

© 2013 г. С. В. Лиманская, Т. И. Гопций

*Харьковский национальный аграрный университет имени В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

Изучена внутривидовая и межвидовая изменчивость коллекции амаранта по 18 морфологическим признакам. Проведена оценка уровня разнообразия изучаемых образцов с использованием индекса разнообразия Шеннона и индекса выравненности Pielou. Значение индекса Шеннона варьировало от 0 по типу соцветия до 1,17 по типу пигментации листьев. Показатель выравненности признаков в популяции изменялся от 0 по типу соцветия до 0,89 по признаку масса семян с одной метелки. Рассчитаны генетические расстояния Nei, значения которых варьировали в диапазоне 0,0362-1,0504. Проведен кластерный анализ коллекционных образцов амаранта. Основными факторами группирования были видовая принадлежность, особенности соцветия (окраска, густота, плотность, положение) и семян (тип, окраска, тип эндосперма). Указана недостаточная дифференцирующая способность морфологических признаков. Подтверждена генетическая близость представленных в работе видов амаранта. Отмечена справедливость монофилетической теории происхождения зерновых видов *Amaranthus L.* Выделен ценный для селекции амаранта исходный материал.

Ключевые слова: *Amaranthus*, морфологическая изменчивость, генетическое разнообразие, дивергенция

Успех селекции амаранта во многом зависит от вовлечения в селекционный процесс разнообразного разнокачественного генетического материала, использование которого способствует созданию сортов разного целевого назначения и расширению производства культуры (Kauffman, Weber 1990).

Традиционным методом оценки генетического разнообразия растений является изучение комплекса морфологических признаков, которое позволяет косвенно определить генетический потенциал исследуемых популяций, выбрать направление и методы работы селекционера, повысить эффективность использования генетических ресурсов, вовлекаемых в селекционный процесс. Доступность и простота оценки морфологических признаков делает их выгодным и удобным методом в изучении генетического многообразия, структуры популяций, для уточнения таксономии и филогенетики растений, в том числе амаранта.

Так, по результатам исследований морфологических особенностей и географии амарантов, Sauer (1967; 1976) предложил две альтернативные гипотезы происхождения зерновых видов культуры. Согласно полифилетической теории, образование видов *A. cruentus L.*, *A. caudatus L.* и *A. hypochondriacus L.* происходило независимо друг от друга из разных предковых форм (соответственно, *A. hybridus L.*, *A. quitensis L.* и *A. powellii S.*) в разных географических регионах Американского континента. Монофилетическая гипотеза постулирует образование *A. cruentus L.* от *A. hybridus L.* в Центральной Америке. Появление *A. caudatus L.* и *A. hypochondriacus L.* автор связывает с многократным переопылением, соответственно, *A. cruentus L.* и *A. quitensis L.* на юге, а также *A. cruentus L.* и *A. powellii S.* на севере. То есть *A. hybridus L.*, вероятно, является предшественником всех трех зерновых видов амаранта.

С.Л. Мосякин (Мосякин 1995), основываясь на морфологии женских цветков (размер, форма), типе листьев и соцветий, разработал ключ для идентификации видов амаранта, распространённых на территории Украины.

АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Таблица 1. Характеристика коллекции амаранта по происхождению

№ п/п	№ каталога НЦГРРУ	Вид	Название образца	Страна происхождения
1	-	<i>A. hypochondriacus L.</i>	К-61	США
2	UJ 5200066	<i>A. hybridus L.</i>	00110	
3	UJ 5200055	<i>A. hybridus L.</i>	00038	
4	-	<i>A. caudatus L.</i>	К-146	Германия
5	UJ 5200071	<i>A. hybridus L.</i>	00039	
6	UJ 5200096	<i>A. hypochondriacus L.</i>	00050	Россия
7	UJ 5200001	<i>A. cruentus L.</i>	Багряный	
8	UJ 5200062	<i>A. caudatus L.</i>	00087	Индия
9	-	<i>A. hypochondriacus L.</i>	К-22	
10	UJ 5200043	<i>A. hybridus L.</i>	00079	
11	UJ 5200069	<i>A. hybridus L.</i>	00097	Украина
12	UJ 5200122	<i>A. cruentus L.</i>	Кармен	
13	-	<i>A. hypochondriacus L.</i>	Студенческий	
14	-	<i>A. mantegazzianus P.</i>	Вогняна кулька	
15	-	<i>A. hybridus L.</i>	Ультра	
16	-	<i>A. caudatus L.</i>	Роганский	
17	-	<i>A. hypochondriacus L.</i>	Лера	
18	-	<i>A. hypochondriacus L.</i>	Харковский-1	

Costea и Demason (2001) при исследовании морфологических и анатомических особенностей строения стеблей выявили отличия изучаемых признаков у зерновых видов амаранта (*A. caudatus L.*, *A. cruentus L.* и *A. hypochondriacus L.*) и их предполагаемых предков (*A. quitensis L.*, *A. hybridus L.* и *A. powellii S.*).

Группой российских ученых (Ефимов и др., 2009) при помощи многомерного анализа морфологических, химических и хозяйственно-ценных признаков подтверждено разделение видов амаранта на зерновой и кормовой типы. По мнению авторов, такое разделение сложилось в ходе филогенетического развития культуры и обусловлено генетически.

Однако, несмотря на заметные достижения в изучении амаранта, ряд аспектов систематики, филогенетики и генетики культуры требуют дальнейшей разработки и уточнения. В частности, открытым остается вопрос происхождения зерновых видов амаранта. Разные группы ученых, занимающиеся данной проблемой, при использовании различных методов получали противоречивые результаты (Hauptli et al., 1984; Kulakow et al., 1985; Greizerstein et al., 1994; Lanoue et al., 1996; Chan et al., 1997; Mallory et al., 2008), подтверждающие одну из двух гипотез, предложенных Sauer. Также актуальным остается дальнейшее изучение и оценка генетического разнообразия амарантов с целью выделения ценных форм, поскольку это не только способствует оптимизации селекционного процесса и облегчению выбора исход-

ного материала при создании коммерческих сортов и гибридов культуры, но и является залогом эффективного сохранения генофонда данного растения.

Цель нашей работы – изучить внутривидовую и межвидовую изменчивость коллекционных образцов амаранта по 18 морфологическим признакам; дать оценку генетической дивергенции изучаемого растительного материала; на основании полученных результатов сделать заключение о филогенетических взаимоотношениях между вовлеченными в настоящее исследование видами амаранта.

МЕТОДИКА

Растительный материал представлен коллекцией амаранта, включающей 18 образцов разного эколого-географического происхождения, отнесенных к зерновым видам (*A. caudatus L.*, *A. cruentus L.*, *A. hybridus L.*, *A. hypochondriacus L.*, *A. mantegazzianus Passer.*) (табл. 1). Коллекционные номера К-61, К-146 и К-22 получены из Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова. Образцы 00038, 00039, 00050, 00079, 00087, 00097, 00110, Багряный и Кармен предоставлены Устимовской опытной станцией Института растениеводства им. В.Я. Юрьева. Сорта Лера, Студенческий, Харьковский-1, Роганский, Вогняна кулька, Ультра созданы на кафедре генетики, селекции и семеноводства ХНАУ им. В.В. Докучаева. В данной коллекции образцы различаются не только по хозяйственно-ценным характеристикам (масса 1000 семян, длитель-

ность вегетационного периода, высота растений, содержание масла в семенах и др.), но и характеризуются разными градациями морфологических признаков (окраска семян, форма и окраска соцветия, а также листьев и др.). Используемая в настоящем исследовании коллекция вовлечена в селекционный процесс по созданию адаптивных и высокоурожайных сортов амаранта.

Полевые исследования проводили на опытном поле ХНАУ им. В.В. Докучаева в 2009-2011 гг. Посев, уход за посевами, замеры, уборку урожая проводили согласно общепринятым методикам. Образцы при посеве размещали рандомизированно в четырехкратной повторности. За стандарт принимали сорт Ультра для образцов вида *A. hybridus* L., сорт Роганский для *A. caudatus* L., сорт Кармен для *A. cruertus* L. и сорт Лера для *A. hypochondriacus* L.

Для оценки внутривидовой и межвидовой изменчивости амаранта ежегодно анализировали по 30 растений каждой изучаемой популяции. Таким образом, за три года проанализировано по 90 растений каждого образца амаранта, а общая выборка составила 1620 растений.

Изучали следующие морфологические признаки: высота растений, особенности листьев (основная окраска, тип пигментации, длина, ширина, листовой индекс), соцветия (цвет, плотность, густота, тип, положение, длина) и семян (цвет, тип семян, тип эндосперма, масса 1000 семян, масса с одной метелки, масса с 1 м²) (табл. 2). Оценку морфологических признаков проводили согласно «Методике проведения экспертизы сортов амаранта (*Amaranthus* L.) на отличимость, однородность и стабильность». Массу семян определяли на весах ТБЕ-03-001 «Техноваги» (Украина). Значения количественных показателей ранжировали для удобства обработки и сопоставления результатов по количественным и качественным признакам. Полученные данные кодировали и заносили в матрицу для дальнейшей обработки результатов.

Для оценки внутривидового и межвидового разнообразия амаранта использовали индекс Шеннона, позволяющий оценить гетерогенность популяций (Hill, 1973):

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

где H' - индекс разнообразия Шеннона;

S – количество всех градаций конкретного признака в общей выборке коллекционных образцов амаранта;

p_i – частота проявления признака в выборке конкретного образца амаранта.

Индекс Шеннона является информационным показателем, нашедшим широкое применение при изучении видового богатства биоценозов (Frosini, 2006) и генетического разнообразия растительных организмов (Митрофанова и др., 2012; Dong et al., 2001; Sherwin et al., 2010).

Максимально возможное значение индекса Шеннона для каждого признака рассчитывали по формуле:

$$H'_{\max} = \ln S$$

Для элиминации влияния количества градаций признака на значение H' вычисляли индекс выравненности Pielou (1966):

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Значение E изменяется в пределах от 0 до 1, причем $E=1$ при равномерном распределении градаций признака в популяции.

Дивергенцию между образцами амаранта оценивали посредством вычисления генетических дистанций (D) Nei (1978) на основе матрицы частот проявлений признаков. Кластеризацию проводили методом присоединения ближайших соседей (Neighbor-joining, NJ) с последующим построением неукорененной дендрограммы.

Частоту проявления морфологических признаков рассчитывали в программе CONVERT 1.31. Индекс разнообразия Шеннона, показатель выравненности Pielou и стандартное отклонение рассчитывали в программе Microsoft Excel. Вычисление генетических расстояний Nei и построение филогенетического дерева осуществляли при помощи пакета программ Phylip-3.69. Достоверность полученного дерева филогенетических взаимоотношений проверяли с помощью bootstrap-анализа в 1000-кратной повторности.

АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Таблица 2. Индекс разнообразия Шеннона (H_г) и показатель выравненности Pielou (E) по морфологическим признакам коллекционных образцов амаранта

Признак	Наблюдаемые градации признака	H _г	H _г max	E
Основная окраска листьев	светло-зеленая, зеленая, темно-зеленая, красная	0,77	1,39	0,56
Тип пигментации листьев	отсутствует, края и жилки, центральное пятно, V-образное пятно, 1/2 листа, пятно у основания	1,17	1,79	0,66
Окраска соцветия	зеленая, желтая, оранжевая, розовая, двуцветная, коричневая, красная, пурпурная	0,20	2,08	0,09
Плотность соцветия	рыхлое, среднее, плотное	0,34	1,10	0,31
Густота соцветия	густое, среднее, редкое	0,33	1,10	0,30
Тип соцветия	амарантовое, клубочковидное	0,00	0,69	0,00
Положение соцветия	вертикальное, наклоненное, сильно наклоненное	0,04	1,10	0,03
Цвет семян	белые, розовые, желтые, светло-коричневые, кофейные, коричневые, темно-коричневые, черные	0,53	2,08	0,25
Тип эндосперма	стекловидный, мучнистый	0,11	0,69	0,16
Тип семян	матовые, блестящие	0,19	0,69	0,27
Длина листовой пластинки (D), см	короткая (до 8,0), средняя (8,1 - 13,0), длинная (от 13,1)	0,73	1,10	0,66
Ширина листовой пластинки (b), см	узкая (до 5,0), средняя (5,1 - 8,0), широкая (от 8,1)	0,75	1,10	0,68
Листовой индекс (D/b)	низкий (до 1,9), средний (2,0 - 2,7), высокий (от 2,8)	0,66	1,10	0,60
Масса семян с одной метелки, г	мало (до 5,5), среднее количество (5,6 - 15,0), много (от 15,1)	0,98	1,10	0,89
Масса 1000 семян, г	мало (до 0,50), среднее количество (0,51 - 0,70), много (от 0,71)	0,21	1,10	0,19
Масса семян с 1 м, г	мало (до 150,00), среднее количество (150,01 - 250,00), много (от 250,01)	0,61	1,10	0,55
Высота растений, см	низкорослые (до 105), средние (106 - 155), высокорослые (от 156)	0,70	1,10	0,64
Длина метелки, см	короткая (до 35), средняя (36 - 65), длинная (от 66)	0,72	1,10	0,65

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ фенотипической изменчивости коллекционных образцов амаранта показал наличие полиморфизма всех изучаемых признаков (табл. 2). Количество градаций на признак варьировало от двух (тип соцветия, тип эндосперма и тип семян) до восьми (окраска метелки и цвет семян).

Наиболее изменчивым в общей выборке коллекционных образцов амаранта был признак масса семян с одной метелки ($H'_g=0,98$, $H'_{max}=1,10$, $E=0,89$). Также высокий уровень разнообразия отмечен по типу пигментации листьев ($H'_g=1,17$, $H'_{max}=1,79$, $E=0,66$), длине и ширине листовой пластинки (соответственно, $H'_g=0,73$ и $0,75$, $H'_{max}=0,73$ и $1,10$, $E=0,66$ и $0,68$).

Минимальный уровень полиморфизма выявлен по признаку положение метелки ($H'_g=0,04$, $H'_{max}=1,10$, $E=0,03$). По типу соцветия изучаемые образцы амаранта были гомогенными ($H'_g=0,00$, $H'_{max}=0,69$, $E=0,00$). При этом ко-

мочкообразный тип соцветия отмечен только у сорта Вогняна кулька. Остальным образцам присущ амарантовый тип метелки (табл. 2).

Среди представленных в данной работе видов амаранта наибольшим разнообразием характеризовался *A. hypochondriacus* L. (среднее значение $H'_g=0,54$, $E=0,45$). Наименьший уровень изменчивости в изучаемой коллекции отмечен для образцов вида *A. hybridus* L. (среднее значение $H'_g=0,48$, $E=0,40$). Вид *A. mantegazzianus* Passer., для которого определены минимальные значения индексов разнообразия Шеннона и выравненности Pielou (табл. 2), в нашей работе представлен только одним образцом, что не отображает полиморфности вида в целом.

Оценка индивидуальной изменчивости коллекционных образцов амаранта позволила установить, что изучаемые сорта были менее гетерогенны, чем представленные в работе коллекционные номера (табл. 3). Среди изучаемых сортов максимальный уровень разнообразия выявлен для образцов Багряный и Кармен

ЛИМАНСКАЯ, ГОПЦИЙ

Таблица 3. Значение индексов разнообразия Шеннона (H') и выравненности Pielou (E) для изучаемых образцов амаранта

Вид амаранта	<i>A. caudatus</i>			<i>A</i> ¹	<i>A. cruentus</i>		<i>A. hybridus</i>					<i>A. hypochondriacus</i>					Максимально возможное значение		
	Роганский	00087	К-146	Вогняна кулька	Багряный	Кармен	Ультра	00038	00039	00079	00097	00110	Лера	Студенческий	Харьковский-1	К-22		К-61	00050
Среднее значение H'	0,35	0,76	0,41	0,35	0,51	0,51	0,24	0,56	0,48	0,46	0,54	0,62	0,42	0,35	0,37	0,77	0,59	0,76	1,19
Стандартное отклонение	0,41	0,39	0,42	0,38	0,43	0,43	0,32	0,34	0,45	0,45	0,42	0,45	0,42	0,42	0,46	0,35	0,40	0,38	
Среднее значение E	0,30	0,63	0,34	0,30	0,42	0,43	0,22	0,47	0,38	0,37	0,45	0,51	0,35	0,29	0,31	0,65	0,48	0,63	1,00
Стандартное отклонение E	0,36	0,28	0,36	0,33	0,33	0,35	0,29	0,28	0,35	0,32	0,31	0,36	0,33	0,34	0,37	0,29	0,32	0,29	
H'	0,51			0,35	0,51		0,48					0,54					1,19		
E	0,42			0,30	0,43		0,40					0,45					1,00		

¹ *A. mantegazzianus* Passer.

Таблица 4. Генетические дистанции Nei между коллекционными образцами амаранта

Роганский	0,0000																	
00087	0,4638	0,0000																
К-146	0,3989	0,5417	0,0000															
Вогняна кулька	0,3971	0,5780	0,5751	0,0000														
Багряный	0,7045	0,1597	0,8092	0,7242	0,0000													
Кармен	0,7048	0,3111	0,8390	0,6698	0,3856	0,0000												
Ультра	0,5259	0,3634	0,6308	0,5011	0,5439	0,3121	0,0000											
00038	0,7420	0,2135	0,8489	0,7242	0,3587	0,4111	0,4418	0,0000										
00039	0,6282	0,1397	0,8163	0,8116	0,2062	0,5101	0,4820	0,1870	0,0000									
00079	0,9252	0,1699	1,0504	0,8580	0,2095	0,4125	0,5046	0,2866	0,2238	0,0000								
00097	0,6652	0,0935	0,8217	0,7905	0,2133	0,4073	0,4435	0,1834	0,0362	0,1823	0,0000							
00110	0,7268	0,0909	0,8670	0,7843	0,1101	0,3487	0,4947	0,2089	0,0804	0,1475	0,0474	0,0000						
Лера	0,6624	0,3563	0,6748	0,5676	0,3359	0,1522	0,5082	0,6056	0,6337	0,5440	0,5864	0,5167	0,0000					
Студенческий	0,6072	0,4557	0,6093	0,4351	0,5045	0,3803	0,5739	0,6832	0,8013	0,7615	0,7481	0,6192	0,1900	0,0000				
Харьковский-1	0,7578	0,4545	0,6863	0,6168	0,6540	0,2889	0,3488	0,4745	0,7129	0,7616	0,6709	0,5707	0,3379	0,2071	0,0000			
К-22	0,4292	0,2605	0,3818	0,4267	0,3135	0,2570	0,5425	0,5219	0,4488	0,4945	0,3603	0,3236	0,2344	0,3349	0,4778	0,0000		
К-61	0,5822	0,3283	0,6310	0,5853	0,3166	0,1853	0,3171	0,3945	0,4548	0,5974	0,5422	0,5737	0,4564	0,1276	0,1652	0,2063	0,0000	
00050	0,4560	0,0483	0,5432	0,4691	0,1900	0,2234	0,2098	0,2780	0,2368	0,1839	0,2096	0,1238	0,1196	0,2560	0,3102	0,3048	0,2386	0,0000

(соответственно, $H'_1=H'_2=0,51$; $E_1=0,42$, $E_2=0,43$). Минимальной изменчивостью в данной группе исследуемых образцов характеризовался сорт Ультра ($H'=0,24$; $E=0,22$).

Среди коллекционных номеров наиболее полиморфным был образец К-22 ($H'=0,77$; $E=0,65$). Минимальный уровень изменчивости по морфологическим признакам выявлен в популяции К-146 ($H'=0,41$; $E=0,34$).

Однако мы рассчитывали показатели изменчивости (H' , H'_{max} , E) только для градаций признаков, которые были выявлены при изучении вовлеченных в работу коллекционных образцов. Значительная часть коллекции представлена сортами, которые являются достаточно однородными структурами. Кроме того, изучаемая коллекция включает только зерновые виды амаранта, которые, как отмечают

многие авторы (Sauer, 1976; Hauptli, 1997; Xu et al., 2001), генетически близки, и, следовательно, их фенотипическая вариабельность ограничена высокой степенью генетического подобия. При вовлечении в анализ других видов амаранта, а также форм с другими, не выявленными нами, градациями изучаемых признаков значения H'_{max} могут увеличиваться, а H' для конкретных признаков и изучаемых образцов – уменьшаться. Увеличение выборки изучаемых образцов амаранта также может привести к некоторому изменению значений H' и E .

Отметим, что особую ценность для дальнейшей селекционной работы представляют образцы с высокой изменчивостью по всем изучаемым признакам (К-22, 00050, 00087, 00110, К-61) (табл. 3). Они характеризуются высоким уровнем внутривидовой гете-

АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

рогенности, что делает возможным отбор по любому из изученных признаков. Такие гетерогенные популяции отличаются активными формообразовательными процессами, которые могут быть использованы в селекции, и представляют хороший исходный материал для создания высокопродуктивных и адаптивных сортов амаранта (Криворученко и др., 2001, 2002).

Коллекционные образцы, характеризующиеся меньшим уровнем разнообразия, также могут быть использованы в качестве исходного материала при создании новых сортов амаранта. При этом, на наш взгляд, лучших результатов можно достичь, осуществляя отбор по наиболее полиморфным признакам (табл. 2).

Для оценки генетической дивергенции исследуемых образцов амаранта по результатам анализа изменчивости морфологических признаков были рассчитаны генетические расстояния N_{ei} (табл. 4). Наиболее генетически удаленными ($D=1,0504$) друг от друга оказались образцы К-146 (*A. caudatus* L.) и 00079 (*A. hybridus* L.). Минимальное значение дистанции N_{ei} ($D=0,0362$) установлено между образцами 00039 и 00097 (*A. hybridus* L.). Отметим, что генетически отдаленные образцы с контрастными градациями изучаемых морфологических признаков могут представлять интерес для создания отдаленных гибридов амаранта с целью достижения эффекта гетерозиса.

Кластерный анализ позволил распределить вовлеченные в настоящее исследование образцы амаранта в три группы (рисунок). Основными дифференцирующими факторами оказались видовая принадлежность, а также особенности соцветия (окраска, густота, плотность, положение) и семян (тип, цвет, тип эндосперма).

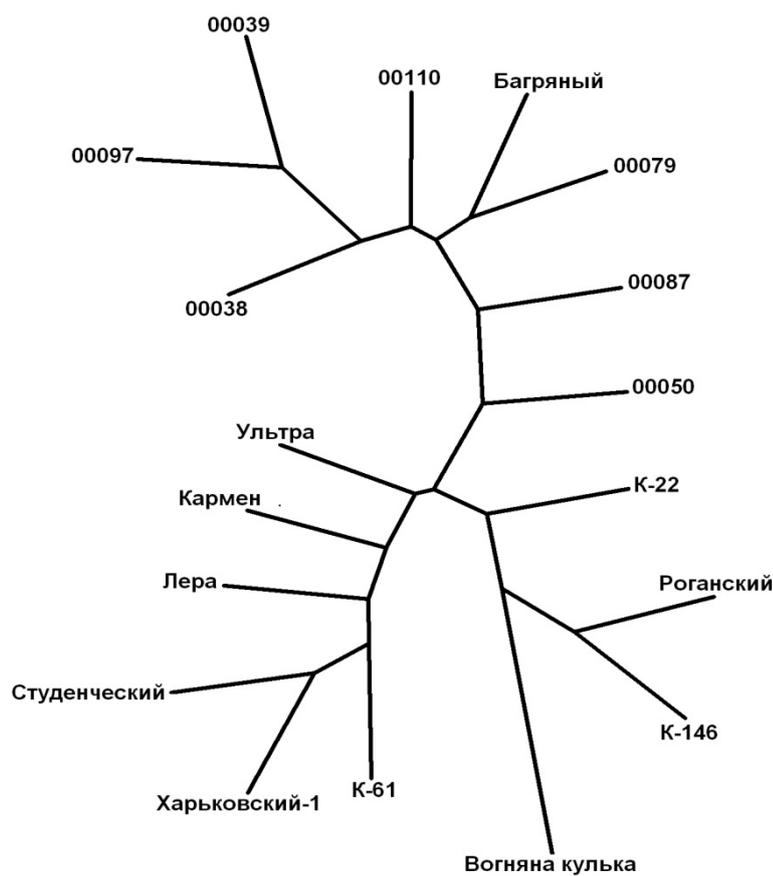
В первый кластер вошли почти все образцы, относящиеся к виду *A. hybridus* L. (00038, 00039, 00079, 00097, 00110), а также номера 00050 (*A. hypochondriacus* L.), 00087 (*A. caudatus* L.) и сорт Багряный (*A. cruentus* L.) (рисунок). Характерными фенотипическими особенностями образцов первого кластера были пурпурная вертикальная метелка средней густоты и черные или темно-коричневые непрозрачные блестящие семена. Однако в указанных популяциях встречались особи с другими градациями признаков. Коллекционные номера 00038, 00039 и 00097 характеризовались наибольшим подобием и в пределах данного кластера располагались на одной ветви филогенетического дерева (рисунок). Также общий

узел в данном блоке образовали образцы Багряный и 00079. Генетическое сходство этих популяций отмечалось нами ранее при изучении коллекции амаранта с использованием RAPD-маркеров (Лиманская, 2012а). Однако родословные образцов Багряный и 00079 неизвестны, поэтому объяснить их генетическую близость не представляется возможным.

Второй кластер включал образцы Лера, Студенческий, Харьковский-1, К-61 (*A. hypochondriacus* L.), а также сорта Ультра (*A. hybridus* L.) и Кармен (*A. cruentus* L.) (рисунок). Данная группа образцов характеризовалась вертикальной преимущественно плотной густой метелкой и белыми непрозрачными матовыми семенами. Наибольшее генетическое сходство в этом кластере отмечено для сортов Студенческий, Харьковский-1, Лера и номера К-61. При этом сорта Студенческий и Харьковский-1 на топологии дерева располагались на одной ветви. Далее к ним примыкали образцы К-61 и Лера, образуя общий узел. Подобные филогенетические отношения между указанными образцами отмечены нами ранее при использовании RAPD-технологии (Лиманская, 2012а). Несколько иное распределение мы получили с помощью ISSR-анализа коллекции амаранта. При этом указанные образцы в пределах общего узла образовывали пары Лера – Студенческий и К-61 – Харьковский-1 (Лиманская, 2012б). Данные популяции берут начало от форм, интродуцированных с американского континента (Гопцій, 1999; Goptsiy et al., 2008; Гопцій та ін., 2009), чем, вероятно, можно объяснить их генетическое сходство. Генетическая близость сорта Кармен, расположенного во втором кластере, к образцам вида *A. hypochondriacus* L. отмечалась нами при RAPD (Лиманская, 2012а), а также ISSR-оценке (Лиманская, 2012б) коллекции амаранта. Родословная этого сорта неизвестна, поэтому мы не можем судить о причинах данного факта. Сорт Ультра в пределах кластера 3 характеризовался максимальной генетической отдаленностью по отношению к другим образцам этого блока и на топологии дерева располагался обособленно. Сорт Ультра также максимально отличался от образцов данной группы фенотипически (отсутствие пигментации листьев, отсутствие длинных широких листьев, среднее значение массы 1000 семян, низкорослость).

Третий кластер представлен образцами Роганский, К-146 (*A. caudatus* L.), Вогняна кулька (*A. mantegazzianus* Passer.) и К-22 (*A. hypochondriacus* L.). Отличительной чертой пред-

ЛИМАНСКАЯ, ГОПЦІЙ



Дендрограмма филогенетических взаимоотношений между изучаемыми образцами амаранта по результатам анализа морфологических признаков

ставителей данной группы были светлые (белые или розовые) прозрачные матовые семена и светлые густые преимущественно наклоненные метелки. Однако отметим, что растения сорта Вогняна кулька имеют вертикальные соцветия, а в популяции К-22 помимо указанных градаций признаков встречались и другие фенотипы (вертикальное соцветие, черные, тенно-коричневые и коричневые непрозрачные блестящие семена). Сорт Роганский и коллекционный номер К-146 на топологии дерева размещались на одной ветви и среди популяций кластера 3 характеризовались наибольшим фенотипическим сходством (имеют наклоненные рыхлые густые светлые метелки, преимущественно светло-зеленые листья, прозрачные матовые семена). Сорт Вогняна кулька является спонтанным межвидовым гибридом (*A. mantegazzianus* Passer. Ч *A. caudatus* L.) с преобладанием морфологии вида *A. mantegazzianus* Passer. (Гопцій, неопубликованные данные). Вероятно, этим можно объяснить его распределение в данную группу образцов. Генетическая

близость сортов Роганский, Вогняна кулька и номера К-146 отмечалась нами при RAPD (Лиманская, 2012а) и ISSR-оценке (Лиманская, 2012б) коллекции амаранта. Полученные результаты могут быть подтверждением мнения некоторых авторов (Гопцій, 1999), что виды *A. mantegazzianus* Passer. и *A. caudatus* L. являются таксономическими синонимами. Нам не известна родословная образца К-22, поэтому объяснить его генетическое сходство с другими образцами данной группы на основании результатов проведенного исследования достаточно сложно. В настоящей работе распределение К-22 в кластер 3 обусловлено, вероятно, морфологией образца. В данной популяции преобладали растения с густой вертикальной или наклоненной метелкой и белыми прозрачными матовыми семенами.

Полученные нами на основании оценки изменчивости морфологических признаков результаты подтверждают генетическую близость вовлеченных в настоящее исследование видов

АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

амаранта (*A. caudatus* L., *A. cruentus* L., *A. hybridus* L., *A. hypochondriacus* L., *A. mantegazzianus* Passer.). Это может означать, что наиболее вероятным сценарием становления зерновых видов амаранта является наличие общего предка, положившего начало доместикации остальных форм.

В то же время распределение в каждый кластер популяций разных видов амаранта, фенотипически отличающихся от основной совокупности образцов конкретной группы, говорит о недостаточной дифференцирующей способности морфологических признаков. Данный недостаток может быть снивелирован посредством привлечения различных ДНК-технологий, что было нами продемонстрировано с использованием RAPD и ISSR-анализа коллекции амаранта.

Таким образом, нами проведена оценка разнообразия коллекционных образцов амаранта на межвидовом и внутривидовом уровне. Выделены гетерогенные образцы, являющиеся ценным исходным материалом для создания новых сортов амаранта. Установлена генетическая близость представленных в данной работе видов *Amaranthus* L. Подтверждена монофилетическая теория происхождения зерновых видов культуры. Отмечена необходимость комплексного подхода в исследованиях данного растения с привлечением различных методов (оценка морфологических признаков, ДНК-маркеры и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Гонций Т.И. Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція. – Х., 1999. – 273 с.
- Гонций Т.И., Воронков М.Ф., Загоруйко О.М., Журавель Д.В., Громенко С.В. Амарант білонасінний (*A. hypochondriacus*) як вихідний матеріал в селекції зернового амаранту // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Рослинництво, селекція і насінництво, овочівництво. – 2009. - № 7. – С. 75-80.
- Ефимов В.М., Железнова Н.Б., Железнов А.В. Многомерный анализ изменчивости морфологических, химических и хозяйственных признаков в роде Амарант (*Amaranthus* L.) // Вестн. Всерос. О-ва генетиков и селекционеров. - 2009. - Т. 13, № 4. - С. 811-818.
- Криворученко О.Н., Гонций Т.И. Изменчивость у амаранта // Тр. IV Междунар. симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», Москва, 20-24 июня 2001 г. – Москва, 2001. – Т. 1. – С. 66-68.
- Криворученко О.Н., Гонций Т.И., Воронков Н.Ф. Коллекция интродуцируемых видов амаранта как исходный материал в селекции // Материалы 1-ой Междунар. научно-практ. конф. «Растительные ресурсы для здоровья человека (возделывание, переработка, маркетинг)», Москва – Сергиев-Посад, 23-27 сентября, 2002 г. – Москва – Сергиев-Посад, 2002. – С. 34-37.
- Лиманская С.В. Оценка генетической изменчивости коллекции амаранта (*Amaranthus* L.) с использованием RAPD-анализа // Цитология и генетика. – 2012, а. – Т. 46, № 4. – С. 19-26.
- Лиманская С.В. ISSR-анализ коллекционных образцов амаранта (*Amaranthus* L.) // Вісн. Укр. Товрива генетиків і селекціонерів. – 2012б. – Т. 10, № 2. – С. 254-261.
- Митрофанова О.П., Стрельченко П.П., Зуев Е.В., Струм К., Конопка Я., Маккей М. О генетическом разнообразии местных сортов мягкой пшеницы, собранных научными экспедициями в Афганистане // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 3. – С. 579-591.
- Мосякін С.Л. Додаткові відомості про поширення видів роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. ботан. журнал. – 1995. – Т. 52, № 3. – С. 384-387.
- Chan K. F., Sun M. Genetic diversity and relationships detected by isozyme and RAPD analysis of crop and wild species of *Amaranthus* // Theor. Appl. Genet. – 1997. – V. 95. – P. 865-873.
- Costea M., DeMason D. Stem morphology and anatomy in *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) – Taxonomic significance // J. Torrey Botanical Society. – 2001. – V. 128, № 3. – P. 254-281.
- Dong Y.S., Zhuang B.C., Zhao L.M., Sun H., He M.Y. The genetic diversity of annual wild soybeans grown in China // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V. 103. – P. 98-103.
- Frosini B. V. Descriptive Measures Of Ecological Diversity // Encyclopedia of Life Support Systems. – 2006. – <http://www.eolss.net>
- Goptsiy T., Voroncov N., Popov V., Zhyravel D., Gromenko S. Grain varieties of amaranth developed by selection at Kharkiv national agrarian university and the perspectives of their use // Amaranth – Plant of the Future: 5th International Symposium of the Duporean Amaranth Association. – 2008. – P. 97-100.
- Greizerstein E.I., Poggio L. Karyological studies in grain amaranthus // Cytologia. – 1994. – V. 59, № 1. – P. 25-30.
- Hauptli H., Jain S.B. Genetic structure of landrace populations of the New World grain amaranths // Euphytica. – 1984. – V. 33, № 3. – P. 875-884.
- Hill M.O. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences // Ecology. – 1973. – V. 54, № 2. – P. 427-432.

- Kauffman C.S., Weber L.E.* Grain amaranth // Advances in new crops / J. Janic, J.E. Simon (eds.) – 1990. – P. 127-139.
- Kulakow P.A., Hauptli H., Jain S.K.* Genetics of grain amaranths I. Mendelian analysis of six color characteristics // J. Hered. – 1985. – V. 76, № 1. – P. 27-30.
- Lanoue K.Z., Wolf P.G., Browning S., Hood E.E.* Phylogenetic analysis of restriction-site variation in wild and cultivated *Amaranthus* species (Amaranthaceae) // Theor. Appl. Genet. – 1996. – V. 93. – P. 722-732.
- Mallory M. A., Hall R. V., McNabb A. R., Pratt D. B., Jellen E. N. and Maughan P. J.* Development and characterization of microsatellite markers for the grain amaranths // Crop Sci. – 2008. – V. 48, № 3. – P. 1098-1106.
- Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – № 89. – P. 583-590.
- Pielou E.C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theor. Biol. – 1966. – V. 13. – P. 131-144.
- Sauer I.D.* The grain Amaranths and its relatives: a revised taxonomic and geographic survey // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1967. – V. 52, № 2. – P. 103-137.
- Sauer J.D.* Grain amaranth // Evolution of crop plants. – London: Longman Group Ltd., 1976. – P. 4-7.
- Sherwin W.B.* Entropy and Information Approaches to Genetic Diversity and its Expression: Genomic Geography // Entropy. – 2010. – V. 12. – P. 1765-1798.
- Xu F., Sun M.* Comparative analysis of phylogenetic relationships of grain amaranths and their wild relatives (*Amaranthus*; Amaranthaceae) using Internal Transcribed Spacer, Amplified Fragment Length Polymorphism, and Double-Primer Fluorescent Intersimple Sequence Repeat Markers // Mol. Phylogenet. Evol. – 2001. – V. 21, № 3. – P. 372-387.

Поступила в редакцию
17.01.2013 г.

**ANALYSIS OF INTRASPECIFIC AND INTERSPECIFIC VARIATION
OF COLLECTION AMARANTH ACCESSIONS (*AMARANTHUS L.*)
ON MORPHOLOGICAL TRAITS**

S. V. Lymanska, T. I. Goptsiy

*V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

Intraspecific and interspecific variation of amaranth collection on 18 morphological traits was studied. The variability level estimation of studied accessions was carried out using Shannon's diversity index and Pielou's evenness index. The Shannon's index value was from 0 for inflorescence type to 1,17 for leaves pigmentation type. The evenness index of traits in population varied from 0 for inflorescence type to 0,89 for seeds weight from 1 inflorescence. The genetic distances of Nei were calculated. Their value varied from 0,0362 to 1,0504. Cluster analysis of amaranth accessions collection was carried out. The main grouping factors were species belonging, features of inflorescence (colour, density, compactness, state) and seeds (type, color, endosperm type). The insufficient differentiative capability of morphological traits was pointed out. The genetic similarity of amaranth species represented in this work was verified. The monophyletic hypothesis validity of *Amaranthus L.* grain species origin was pointed out. The initial material valuable for amaranth selection was parceled out.

Key words: *Amaranthus*, morphological variation, genetic diversity, divergence

АНАЛИЗ ВНУТРІВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

АНАЛІЗ ВНУТРІШНЬОВИДОВОЇ І МІЖВИДОВОЇ МІНЛИВОСТІ КОЛЕКЦІЙНИХ ЗРАЗКІВ АМАРАНТУ (*AMARANTHUS L.*) ЗА МОРФОЛОГІЧНИМИ ОЗНАКАМИ

С. В. Лиманська, Т. І. Гопцій

*Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

Вивчена внутрішньовидова і міжвидова мінливість колекції амаранту за 18 морфологічними ознаками. Проведена оцінка рівня різноманітності досліджуваних зразків, з використанням індексу різноманіття Шеннона та індексу рівномірності Pielou. Значення індексу Шеннона варіювало від 0 за типом суцвіття до 1,17 за типом плямистості листя. Показник рівномірності ознак в популяції змінювався від 0 за типом суцвіття до 0,89 за ознакою маса насіння з однієї волоті. Розраховані генетичні відстані Nei, значення яких варіювали в діапазоні 0,0362-1,0504. Проведено кластерний аналіз колекційних зразків амаранту. Головними факторами групування були видова приналежність, особливості суцвіття (забарвлення, густина, щільність, положення) і насіння (тип, забарвлення, тип ендосперму). Зазначена недостатня диференційна спроможність морфологічних ознак. Підтверджено генетичну близькість представлених в роботі видів амаранту. Відзначено справедливість монофілетичної теорії походження зернових видів *Amaranthus L.* Виділено цінний для селекції амаранту вихідний матеріал.

Ключові слова: *Amaranthus*, морфологічна мінливість, генетичне різноманіття, дивергенція