

УДК 631.523.575

Антонюк М. З., Онук Л. Л., Лісничук А. М., Мартиненко В. С., Пасічник Т. В.

## ПОПУЛЯЦІЙНА ДИНАМІКА ПОЛІМОРФІЗМУ ЗА МАРКЕРНИМИ ОЗНАКАМИ У ПОПУЛЯЦІЯХ ПИРІЮ СЕРЕДНЬОГО (*THINOPYRUM INTERMEDIUM*)

Оцінено рослини п'яти популяцій пирію середнього (*Thinopyrum intermedium*), що зростали у різних мікрогеографічних умовах, за якісними та кількісними ознаками морфології колоса та їхньої асоціативної мінливості за два роки. Встановлено різницю за середніми значеннями кількісних ознак колоса між усіма популяціями та роками, що вказує на вплив мікрогеографічних умов та клімату на формування морфотипу. Асоційований прояв остей і форми плеча, плеча й форми кіля, остей і форми кіля, деяких пар кількісних та якісних ознак реєструвався або упродовж обох років досліджень, або був характерний для кожного окремого року, й міг відігравати роль в адаптації рослини до абіотичних умов. Наявна динаміка змін морфотипу у популяціях між роками вказує на адаптивну роль ознак опушення та особливостей луски, які варіюють зі змінами умов довкілля.

**Ключові слова:** *Thinopyrum intermedium*, асоціативна мінливість, ознаки морфології колоса, кількісні ознаки колоса, поліморфізм, морфотип.

Дикорослий злак, однорічна, перехресно-запилна, трав'яниста рослина пирії середній (*Thinopyrum intermedium*, геном JJJ<sup>+</sup>J<sup>+</sup>SS, 2n = 42) належить до родини *Poaceae* (злакові), триба *Triticeae* [1–3]. Вид характеризується високим потенціалом стійкості до абіотичних та біотичних чинників довкілля, і тому його інтенсивно досліджують в останні роки для знаходження генів-кандидатів стійкості рослини до згаданих чинників [4–6]. Один із його двох підвидів, *ssp. intermedium*, давно використовують для гібридизації при створенні стійкої до хвороб пшениці. *Thinopyrum intermedium* має гени стійкості до вірусу пшеничної мозаїки (wheat streak mosaic virus, WSMV) та його переносника *Aceria tosichella*, а також до вірусу жовтої карликовості ячменю (barley yellow dwarf virus, BYDV, гени *Wsm1*, *Bdv2* та *Bdv3*). Крім того, пирій середній має стійкість до борошнистої роси (*Pm40* та *Pm43*), листової (*Lr38*) та стеблової (*Sr44*) іржі [3,7,8].

З підвидом *Thinopyrum intermedium ssp. trichoporum* створюють гібриди з пшеницею для появи більшої поліморфності запасних білків та, відповідно, вищої продуктивності [1,10,11].

Інтенсивні процеси гібридизації та інтрогресії відбуваються у природних умовах для забезпечення збільшення генетичного пулу генів, необхідних для пристосування *Thinopyrum intermedium* до мікрогеографічних змін. Дослідження поліморфності маркерних ознак *Thinopyrum intermedium* за різних умов дасть змогу оцінити механізм природного добору та сформулювати молекулярно-генетичну стратегію виживання дикорослого злака. Своєю чергою, ці дані можуть бути використані для створення стійких сортів пшениці [12–14].

У попередньому дослідженні на рослинах пирію тих самих популяцій було виявлено поліморфізм за ознаками морфології колоса та вегетативної частини у п'яти популяціях пирію середнього

та їхню асоціативну мінливість у певних межах [1]. Це може вказувати на адаптивне значення таких ознак для зростання рослин у певних мікрогеографічних умовах. У статті наведено результати подальшого дослідження п'яти популяцій пирію за два роки для пошуку взаємозв'язку між поліморфізмом різних маркерних ознак морфології та формулювання можливої стратегії пристосування популяцій *Thinopyrum intermedium* до абіотичних умов довкілля.

**Матеріали та методи.** Рослинний матеріал, по 100 зрілих рослин із кожної популяції, було відібрано у м. Кременець Тернопільської області на початку серпня у 2013 та 2014 рр. у п'яти популяціях *Thinopyrum intermedium*, підібраних таким чином, щоб відрізнялись мікрогеографічні умови зростання рослин. Між популяціями 1–3 і 4–5 була наявна просторова ізоляція, адже вони були відмежовані одна від одної значною відстанню, на горі Воловиця та Замкова гора (Бона). Ймовірно, між популяціями 1, 2 і 3, а також 4, 5 могли мати місце потік генів та перехресне запилення.

Два роки досліджень були показовими за змінами агрометеорологічних умов. Весною та влітку 2013 р. часто йшли дощі, через що виникала надмірна вологість повітря та ґрунту. Для Тернопільської області кількість опадів становила 150 % від норми, спостерігався дефіцит сонячного світла, низька температура повітря, що могло значно вплинути на якість врожаю злакових рослин. Природні умови 2014 р. значно відрізнялися від 2013 р. 2014-го на Тернопільщині був дефіцит опадів 30–60 % від норми та підвищення температури повітря на 1–3 °С [15,16].

Зібране колосся оцінювали за кількісними (кількість квіток і колосків, довжина колоса і колосків, відстань між колосками) та якісними ознаками, які є морфологічними маркерами через однозначну фенотипну диференціацію рослин за прийнятими градаціями ознак. Це колір колоса (зелений, жовтий, коричневий), наявність опушення колоса (на лусках, на стрижні), особливості луски (наявність зубця і остей, форма плеча, форма кілю).

Для оцінки отриманих даних за морфологічними ознаками застосовували параметричні та непараметричні критерії. Перед застосуванням параметричних критеріїв для аналізу кількісних ознак сукупність всіх варіант за кожною ознакою та для кожної популяції окремо перевіряли на відповідність їхнього розподілу закону Гауса, визначали показники ексцесу ( $E_x$ ) і асиметрії ( $A_s$ ) та встановлювали їхню статистичну значущість, розраховуючи відношення показника до власної

статистичної похибки та порівнюючи отримане значення  $t$  із табличним для кількості ступенів свободи  $n-1$ , де  $n$  – обсяг популяції [17].

Для перевірки однорідності всіх п'яти популяцій за кожною з кількісних ознак використовували однофакторний дисперсійний аналіз. За  $F > F_{st,0,01}$  констатували наявність розбіжності між популяціями та переходили до оцінки різниць між середніми значеннями за попарного їх порівняння з використанням методу Ньюмена–Кейлса за формулою:

$$q = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\frac{s_e^2}{2} \left( \frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}}$$

де  $\bar{X}_1$  та  $\bar{X}_2$  – середні значення, що порівнюють,  $n_1$  та  $n_2$  – обсяги вибірок, що порівнюють,  $s_e^2$  – залишкова дисперсія дисперсійного комплексу [17].

Перевірку незалежного комбінування градацій якісних ознак у популяціях перевіряли за допомогою непараметричного критерію  $\chi^2$ , а саме за допомогою таблиць спряженості. Прийняття нульової гіпотези означає, що ознаки успадковуються незалежно. Якщо  $\chi^2_{\text{факт.}} > \chi^2_{\text{табл.0,01}}$ , приймається альтернативна гіпотеза про асоційоване успадкування ознак [17].

Залежність між спадкуванням якісних і кількісних ознак перевіряли з використанням  $t$ -критерію. Прийняття нульової гіпотези свідчило про незалежне варіювання ознак. Коли  $t_{\text{факт.}} > t_{\text{табл.0,01}}$ , приймали альтернативну гіпотезу, що ознаки успадковуються асоційовано [17].

**Результати та обговорення.** Ознаки морфології колоса оцінювали у кожній із п'яти популяцій *Thinopyrum intermedium* за 2013 і 2014 рр. Оцінювали характерні особливості популяцій і тенденції у появі та прояві різних ознак, що можуть мати перспективне значення у пристосуванні дикорослого злака до різних умов довкілля.

Перевірка варіювання кожної з вивчених кількісних ознак показала його відповідність закону Гауса через оцінку значущості коефіцієнтів асиметрії та ексцесу. Тому для статистичної обробки результатів вимірів використовували параметричні критерії порівнянь, зокрема  $t$ -критерій для порівняння середніх значень. Результати оцінки рослин за кількісними ознаками колоса, такими як середнє значення та його похибка, наведено у табл. 1.

Аналізуючи мінливість ознак у популяціях за 2013 і 2014 рр., можна помітити, що кількісний вираз усіх ознак популяцій у 2014 дещо більший, аніж 2013 р. П'ята популяція за обидва роки характеризується найбільшим проявом за усіма

Таблиця 1. Характеристика популяцій рослин *Thinopyrum intermedium* 2013–2014 рр. за кількісними морфологічними ознаками колоса

Ознаки	Кількісний вираз ознак, $\bar{x} \pm S_x$									
	Популяція 1		Популяція 2		Популяція 3		Популяція 4		Популяція 5	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
Кількість квіток	4,8 ±0,95	5,2 ±1,36	3,94 ±1,31	4,3 ±1,08	4,84 ±1,14	5,3 ±1,29	5,7 ±1,31	5,4 ±1,39	5,88 ±1,06	5,6 ±1,23
Кількість колосків	13,78 ±2,11	14,3 ±2,56	10,48 ±3,21	11,3 ±3,06	13,39 ±2,12	15,0 ±2,62	13,88 ±3,14	15,6 ±2,97	12,99 ±2,27	14,7 ±2,93
Довжина колоса	119,75 ±27,79	121,8 ±30,32	73,94 ±22,96	82,2 ±25,83	106,53 ±22,94	107,3 ±20,70	123,18 ±35,32	128,6 ±29,05	116,14 ±24,57	124,1 ±34,87
Довжина колосків	12,91 ±1,56	14,1 ±2,39	10,59 ±1,83	11,3 ±1,41	12,98 ±1,71	12,9 ±1,58	13,39 ±1,72	13,6 ±1,56	13,79 ±2,06	13,5 ±1,85
Відстань між колосками	8,01 ±1,27	6,7 ±1,64	6,52 ±1,04	6,2 ±1,51	7,38 ±1,36	6,9 ±1,37	8,48 ±1,84	8,4 ±1,82	8,75 ±1,53	8,7 ±2,07

Таблиця 2. Перевірка на однорідність мінливості за ознаками морфології колоса п'яти популяцій *Thinopyrum intermedium* 2013–2014 рр. методом однофакторного дисперсійного аналізу

Ознаки	Кількість квіток	Кількість колосків	Довжина колоса	Довжина колосків	Відстань між колосками
Популяції 2013 р.					
Сумарне квадратичне відхилення					
Dx	244,85	783,93	159 695,67	624,55	322,63
De	670,64	3387,46	364 014,10	1572,89	1023,23
Dy	915,49	4171,39	523 709,77	2197,44	1345,86
Дисперсії					
Sx (факторіальна)	61,21	195,98	39 923,92	156,14	80,66
Se (остаточна)	1,35	6,84	735,38	3,18	2,07
Sy (загальна)	1,83	8,36	1049,52	4,40	2,70
Популяції 2014 р.					
Сумарне квадратичне відхилення					
Dx	98,29	1095,25	142 665,27	465,29	509,85
De	805,24	3985,99	403 558,56	1597,56	1439,65
Dy	903,53	5081,24	546 223,83	2062,85	1949,49
Дисперсії					
Sx (факторіальна)	24,57	273,81	35 666,32	116,32	127,46
Se (остаточна)	1,63	8,05	815,27	3,23	2,91
Sy (загальна)	1,81	10,18	1094,64	4,13	3,91
Кількість ступенів свободи					
Kx	4				
Ke	495				
Ky	499				
$F_{\text{факт. 2013}}$	45,18	28,64	54,29	49,14	39,02
$F_{\text{факт. 2014}}$	15,10	34,00	43,75	36,04	43,83
$F_{\text{табл.0,01}}$	3,321				

кількісними ознаками колоса, їй поступається кількісний вираз ознак у четвертій популяції, а у першій і третій популяціях – майже однакові показники. Друга популяція вирізняється найменшою кількістю квіток і колосків, довжиною колоса і колосків та відстанню між ними. Найменший вираз кількісних ознак другої популяції може бути пов'язаним із гіршими мікрогеографічними умовами: піщаним ґрунтом, недостатньою

кількістю вологи та надмірною кількістю сонячної радіації.

За допомогою однофакторного дисперсійного аналізу перевіряли, чи існують відмінності між кількісним виразом за кожною ознакою у різних популяціях. Фактор – належність до певної популяції, градації – популяції 1, 2, 3, 4, 5. Оскільки для всіх ознак, для 2013 і 2014 рр.,  $F_{\text{факт.}} > F_{\text{табл.0,01}}$  (табл.2), між деякими популяціями

Таблиця 3. Результати порівняння різних популяцій *Thinopyrum intermedium* 2013–2014 рр. за середніми значеннями вивчених кількісних ознак за критерієм Ньюмана–Кейлса ( $q$ )

Популяції, що порівнюють	Фактичне значення критерію $q$ за ознаками										I*	$q_{\text{табл.0,01}}$
	Кількість квіток		Кількість колосків		Довжина колоса		Довжина колосків		Відстань між колосками			
Роки	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014		
1 із 5	117,9	69,9	91,9	105,7	128,4	115,1	127,0	109,3	109,9	105,6	5	4,603
1 із 4	65,6	21,1	24,1	31,9	43,4	52,8	34,8	47,1	67,2	83,5	4	4,403
1 із 3	63,2	13,3	13,2	22,7	18,4	17,0	32,1	23,0	36,4	76,6	3	4,12
1 із 2	10,9	8,9	2,7	14,5	8,9	11,3	15,8	18,4	13,3	11,3	2	3,643
2 із 5	106,9	61,0	89,2	91,2	119,5	103,8	111,2	90,9	96,6	94,2	4	4,403
2 із 4	54,7	12,2	21,4	17,4	34,5	41,5	19,0	28,7	53,9	72,1	3	4,12
2 із 3	52,2	4,4	10,5	8,2	9,4	5,7	16,3	4,6	23,2	65,3	2	3,643
3 із 5	54,7	56,5	78,7	83,0	110,0	98,0	94,9	86,3	73,4	28,9	3	4,12
3 із 4	2,4	7,8	10,8	9,2	25,1	35,8	2,7	24,1	30,8	6,8	2	3,643
4 із 5	52,2	48,8	67,8	73,8	85,0	62,3	92,2	62,2	42,7	22,1	2	3,643

\* Інтервал порівнянь, кількість ступенів свободи 495.

за вивченими ознаками існує статистично достовірна різниця між середніми значеннями. За допомогою критерію Ньюмана–Кейлса для множинних порівнянь (табл. 3) визначали, між якими популяціями існує різниця за середніми значеннями досліджуваних ознак морфології колоса.

Виявили, що у популяціях пірню урожаю 2013 р. немає достовірної різниці за кількістю квіток і за довжиною колосків у третій і четвертій популяціях, а також за кількістю колосків у першій і другій популяціях. Також встановлено, що достовірна різниця між середніми значеннями існує для всіх популяцій та за всіма ознаками для популяцій пірню середнього за 2014 р.

З отриманих результатів видно, що мікрогеографічні умови зростання та зміни кліматичних умов за 2013–2014 рр. суттєво впливають на варіювання кількісного виразу морфологічних ознак колоса. Тому обрані популяції є важливим об'єктом для подальших досліджень.

Якісні та кількісні ознаки морфології перевірили на асоціативність їхньої мінливості. За допомогою непараметричного критерію  $\chi^2$ , а саме чотирьохпільних і багатопільних таблиць спряженості, виявили залежність у мінливості між певними якісними ознаками (табл. 4). Деякі ознаки у популяціях були монотипні, такі ознаки не залучали до вивчення асоціативної

Таблиця 4. Характер мінливості ознак морфології популяцій *Thinopyrum intermedium* за 2013–2014 рр.

Популяція	Ознаки																	
	Опушення луски-стрижня		Зубець-ості		Ості-плече		Ості-кіль		Плече-кіль		Колір-ості		Колір-плече		Колір-опушення луски		Колір-опушення стрижня	
Рік	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
Тип мінливості *																		
1	М	М	Н	Н	А	Н	Н	Н	А	А	Н	Н	А	А	Н	Н	М	М
2	М	М	А	М	А	А	А	А	А	А	Н	Н	Н	Н	А	М	М	М
3	М	М	Н	М	А	М	А	М	А	Н	Н	М	Н	Н	А	Н	М	М
4	М	М	М	М	А	А	А	Н	Н	А	Н	Н	Н	Н	М	М	М	М
5	М	М	М	М	А	А	А	Н	Н	А	Н	Н	Н	А	М	М	М	М

\* Н – пара ознак виявляє незалежну мінливість; А – пара ознак виявляє асоційовану мінливість; М – ознака монотипна.

мінливості. Мономорфними були перша, друга і третя популяції у 2013 р. за ознаками опушення стрижня (наявні зазубрини), четверта і пята популяції – за опушенням луски (немає), стрижня (наявні зазубрини), зубець (немає).

У популяціях за 2014 р. спостерігалась мономорфність ознак опушення стрижня (наявні зазубрини) у першій популяції, опушення луски (немає), стрижня (наявні зазубрини), зубець (немає) – другій, четвертій і п'ятій, опушення стрижня та ості (немає) – у третій.

У всіх популяціях 2013 р., а також у другій і четвертій популяції 2014 р. наявна залежність у появі остей від форми плеча. Виявили асоціативну мінливість форми кіля та наявність остей у другій, третій, четвертій і п'ятій популяціях 2013 р. та лише в другій популяції 2014 р. Крім

того, існує залежність форми плеча від форми кіля у першій, другій і третій популяціях 2013 р. та у першій, другій, четвертій і п'ятій популяціях 2014 р. Прослідковувалась залежність у прояві кольору колоса від форми плеча у першій популяції 2013 і 2014 рр., а також у п'ятій популяції 2014 р. Асоціативну мінливість кольору колоса та опушення луски спостерігали у другій і третій, а зубця від остей – лише в другій популяції 2013 р. Пара ознак колір колоса та прояв остей у всіх популяціях за обидва роки виявляли незалежну мінливість.

Можливу наявність асоціацій у мінливості якісних і кількісних морфологічних ознак *Thinopyrum intermedium* у різних популяціях визначали за *t*-критерієм (табл. 5). При цьому розраховували середні значення за кількісною ознакою

Таблиця 5. Встановлення залежності спадкування якісних і кількісних ознак у різних популяціях *Thinopyrum intermedium* 2013–2014 рр. за критерієм Стьюдента

Ознака якісна / ознака кількісна		Фактичне значення <i>t</i> -критерію за ознаками				
		Кількість квіток	Кількість колосків	Довжина колоса	Довжина колоска	Щільність колоса
<b>Популяція № 1–2013</b>						
Колір	тип 1 від 2	-1,55	2,52	1,87	1,94	-0,43
	тип 1 від 3	-0,28	1,57	-1,19	1,28	-0,39
	тип 2 від 3	1,18	-1,36	-0,84	-1,10	0,06
Опушення луски	тип 1 від 2	0,85	1,77	1,32	1,74	-0,90
	тип 1 від 3	-1,72	1,63	0,88	1,16	0,08
	тип 2 від 3	2,24	-0,97	-0,87	-1,06	0,90
Ості		0,34	-0,08	0,29	0,05	0,29
Форма плеча	тип 1 від 2	-1,30	0,21	0,07	0,70	-0,44
	тип 1 від 4	-0,52	-0,88	-1,19	-0,28	0,74
	тип 2 від 4	0,30	1,04	-1,23	-1,20	1,01
Кіль		0,29	3,23	2,76	2,83	-1,34
<b>Популяція № 1–2014</b>						
Колір	тип 1 від 2	-1,13	-2,12	-1,35	-0,70	-0,39
	тип 1 від 3	-1,84	-0,09	-0,64	-2,01	1,19
	тип 2 від 3	-1,02	0,84	0,31	-1,66	1,58
	тип 2 від 4	-1,65	0,71	-1,09	-1,56	4,97
	тип 1 від 4	2,14	0,47	1,75	1,78	-3,84
	тип 3 від 4	0,95	0,23	1,18	0,40	-1,73
Опушення луски	тип 1 від 2	-0,52	-1,36	-1,63	-1,94	1,37
	тип 1 від 3	-3,03	-2,74	-2,49	-2,80	0,93
	тип 2 від 3	0,42	-0,48	-0,91	-0,83	0,97
Форма плеча	тип 1 від 2	-0,23	1,46	1,07	0,40	-0,05
	тип 1 від 4	-2,57	0,16	-1,26	-2,62	2,49
	тип 2 від 4	-2,50	-0,96	-2,06	-2,73	2,38
	тип 2 від 3	1,30	2,97	2,09	1,33	0,26
	тип 3 від 4	1,48	-1,37	0,32	1,90	-2,62
	тип 1 від 3	-1,44	-1,77	-1,13	-1,10	-0,33
Кіль		2,53	2,38	2,15	2,68	-0,53

Продовження табл. 5

Ознака якісна / ознака кількісна		Фактичне значення <i>t</i> -критерію за ознаками				
		Кількість квіток	Кількість колосків	Довжина колоса	Довжина колоска	Щільність колоса
<b>Популяція № 2–2013</b>						
Колір	тип 1 від 2	-1,04	-3,66	-4,38	-4,71	0,50
	тип 1 від 3	-0,74	-3,00	-3,84	-2,73	1,96
	тип 2 від 3	-0,17	0,28	0,24	-0,13	0,33
	тип 2 від 4	-0,27	-1,43	-1,33	0,94	-0,21
	тип 1 від 4	-1,37	-6,28	-6,05	-3,14	0,33
	тип 3 від 4	0,02	1,64	1,53	-0,74	0,76
Опушення луски		-2,68	-6,88	-6,87	-5,29	-0,10
тип 1 від 3						
Ості		4,45	-3,70	-5,13	-5,49	2,07
Форма плеча	тип 1 від 2	-0,64	-1,24	-1,45	-1,27	0,29
	тип 1 від 4	-2,01	-7,26	-7,50	-5,07	0,19
	тип 2 від 4	-0,11	-0,96	-0,85	-0,41	-0,22
Зубець		6,52	-5,01	-6,31	-8,14	1,66
Кіль		3,90	-4,62	-6,22	-6,59	2,05
<b>Популяція № 2–2014</b>						
Колір	тип 1 від 2	-0,96	-3,51	-3,53	-3,25	0,47
	тип 2 від 4	-1,79	0,60	0,02	-1,11	0,70
	тип 1 від 4	-2,71	-2,51	-2,46	-3,93	1,11
Ості		1,30	2,51	0,85	1,64	2,73
Форма плеча	тип 1 від 2	-0,12	-3,70	-3,39	-2,57	0,25
	тип 1 від 4	-1,87	-3,19	-3,39	-5,07	0,70
	тип 2 від 4	-2,49	-0,34	-0,68	-3,39	1,17
Кіль		0,10	3,74	3,53	3,12	-0,27
<b>Популяція № 3–2013</b>						
Колір	тип 1 від 2	-0,83	0,52	2,03	1,66	-1,16
	тип 1 від 3	2,04	0,48	2,14	2,68	-2,35
	тип 2 від 3	2,30	-0,09	0,27	0,99	-0,57
	тип 2 від 4	1,29	-0,30	-0,38	0,31	0,06
	тип 1 від 4	-0,81	-0,07	-1,02	-1,65	1,01
	тип 3 від 4	-0,73	-0,24	-0,57	-0,55	0,61
Форма плеча	тип 1 від 2	-1,16	0,68	2,25	1,07	-1,21
	тип 1 від 4	1,87	0,96	2,26	2,64	-1,85
	тип 2 від 4	2,20	-0,16	-0,64	0,62	0,42
<b>Популяція № 3–2014</b>						
Колір	тип 1 від 2	-0,99	-0,44	-0,74	-2,61	0,44
	тип 2 від 4	1,87	2,41	4,00	3,40	-2,26
	тип 1 від 4	-0,62	-1,33	-2,16	-1,11	1,54
Форма плеча	тип 1 від 2	-0,98	-1,83	-1,74	-1,52	0,51
	тип 1 від 4	-0,86	-0,51	-0,35	-0,93	-0,01
	тип 2 від 4	0,35	2,00	2,50	1,17	-1,11

Закінчення табл. 5

Ознака якісна / ознака кількісна		Фактичне значення <i>t</i> -критерію за ознаками				
		Кількість квіток	Кількість колосків	Довжина колоса	Довжина колоска	Щільність колоса
<b>Популяція № 5–2013</b>						
Колір	тип 1 від 3	1,36	-0,69	-0,08	1,83	-1,03
	тип 1 від 4	-0,33	1,73	2,63	2,76	-0,57
	тип 3 від 4	-1,12	2,31	2,63	1,12	0,22
Форма плеча	тип 1 від 2	0,11	-1,37	-0,45	1,32	-1,21
	тип 1 від 4	-0,87	1,72	2,88	2,87	-1,11
	тип 2 від 4	-0,94	2,71	3,04	1,29	-0,30
<b>Популяція № 5–2014</b>						
Ості		0,16	3,25	1,90	1,31	1,23
Форма плеча	тип 1 від 2	-0,66	-3,49	-2,04	-1,25	-1,22
	тип 1 від 4	0,08	1,38	5,03	-0,35	-1,20
	тип 2 від 4	0,39	3,45	6,39	0,24	-0,59

**Примітка:**  $t_{\text{табл. } 0,01} = 2,58$ , кількість ступенів свободи 99.

в групах рослин, що об'єднуються однаковою градацією за певною якісною ознакою. Якщо різниці між середніми значеннями немає, не можна стверджувати, що між залученими до дослідження ознаками є асоціативна мінливість.

У першій популяції 2013 і 2014 р. спостерігалась залежність форми кіля від середньої довжини колоска. Крім того, у популяції 2013 р. форма кіля залежала від довжини колоса та кількості колосків. Взаємопов'язаними виявились прояв кольору колоса жовтого від зеленого та коричневого від зеленого, від щільності колоса, а також опушення луски від кількості квіток, кількості колосків і довжини колоска, і форма плеча (видовжена, зазубрена або прямокутна) від кількості колосків, довжини колоска та щільності колоса у першій популяції 2014 р.

У другій популяції 2013 і 2014 рр., прояв кольору колоса жовтого, коричневого та зеленого асоційований із кількістю колосків, довжиною колоса та колосків, а у 2014 р. – ще з кількістю колосків у колосі. Поява остей у 2013 р. асоційована з кількістю квіток, кількістю колосків, довжиною колоса, довжиною колосків, а у 2014 – зі щільністю колоса. Форма плеча середньоскошена, видовжена, прямокутна, асоційовані з кількістю колосків, довжиною колоса, довжина колоска як у другій популяції і 2013, і 2014 р. Форма кіля асоційована з кількістю квіток, довжиною колоса, довжиною колоска, у 2013 р. також із кількістю квіток. Опушення луски та зубець лише у другій популяції 2013 р. були асоційовані з кількістю квіток, кількістю колосків, довжиною колоса та довжиною колоска.

Третя популяція характеризувалась взаємозв'язком появи жовтого та коричневого кольору колоса від довжини колоса та колоска у 2014 р. та лише від довжини колоска у 2013 р. Крім того, прояв скошеності плеча залежав від довжини колоска (у 2013 р.).

Четверта популяція у 2013 і 2014 рр. не виявляла асоційованої мінливості якісних і кількісних ознак колоса.

У п'ятій популяції існувала залежність появи скошеного або прямокутного плеча від кількості колосків, довжини колоса (2013 і 2014) і довжини колоска (2013). Лише у п'ятій популяції 2013 р. існувала залежність жовтого або сизо-зеленого кольору колоса від довжини колоса та довжини колоска. А в п'ятій популяції 2014 р. поява остей була асоційована з кількістю колосків.

Асоційована мінливість ознак може вказувати на певне значення окремих ознак морфології для зростання рослин у конкретних мікрогеографічних умовах або на вплив абіотичних факторів у 2013 чи 2014 р. Оцінка динаміки появи певних якісних і кількісних ознак, їхня тенденція та переважання в різних популяціях за 2013 і 2014 рр. дає змогу встановити характерну картину пристосування пирію середнього до змін умов довкілля через характеризувannya морфотипу популяції. Морфотип популяції – це переважання певних якісних і кількісних ознак у всій популяції.

Для першої популяції 2013 і 2014 рр. характерні такі спільні риси, як опушення стрижня (зазубрини), киль округлий (48–49 %) та гострий (51–52 %), опушення луски не було майже в половині популяції (42–54 %), але також були рослини

Таблиця 6. Морфотипи популяцій *Thinopyrum intermedium* за 2013–2014 рр.

№ популяції	Колір	Опушення луски	Опушення стрижня	Кіль	Ості	Плече	Зубець	Кількість квіток	Кількість колосків	Довжини колоса	Довжина колоска	Довжина проміжку
2013												
1	1	1;3	1	1;2	1	2	1	4,8 ±0,95	13,7 ±2,11	119,7 ±27,79	12,9 ±1,56	8 ±1,27
2	1	1;3	1	2	2	1	2	3,9 ±1,31	10,4 ±3,21	73,9 ±22,96	10,5 ±1,83	6,5 ±1,04
3	1	1	1	2	2	1	1;2	4,8 ±1,14	13,3 ±2,12	106,5 ±22,94	12,9 ±1,71	7,3 ±1,36
4	1;3	1	1	2	2	3	2	5,7 ±1,31	13,8 ±3,14	123,1 ±35,32	13,3 ±1,72	8,4 ±1,84
5	3	1	1	2	1;2	1;2	2	5,8 ±1,06	12,9 ±2,27	116,1 ±24,57	13,7 ±2,06	8,7 ±1,53
2014												
1	2	1;3	1	1;2	2	3	2	5,2 ±1,36	14,3 ±2,56	121,8 ±30,32	14,1 ±2,39	6,7 ±1,64
2	1	1	1	2	2	2	2	4,3 ±1,08	11,3 ±3,06	82,2 ±25,83	11,3 ±1,41	6,2 ±1,51
3	2	1	1	2	2	4	1;2	5,3 ±1,29	15,0 ±2,62	107,3 ±20,70	12,9 ±1,58	6,9 ±1,37
4	1;3	1	1	1;2	1;2	4	2	5,4 ±1,39	15,6 ±2,97	128,6 ±29,05	13,6 ±1,56	8,4 ±1,82
5	3	1	1	2	1;2	1;2	2	5,6 ±1,23	14,7 ±2,93	124,1 ±34,87	13,5 ±1,85	8,7 ±2,07

з опушенням у вигляді трихом на краях лусок (40–41 %). Крім того, рослини в популяції 2013 р. мали жовте забарвлення (53 %), наявні ості (84 %), видовжене плече (58 %) і зубець на кілі (66 %). За усіма кількісними ознаками (кількість квіток і колосків, довжина колоса, колосків і проміжків), морфотип визначали за середнім значенням (табл. 6). Порівняно з іншими популяціями, кількісні ознаки характеризувалися середніми показниками. У першій популяції 2014 р. переважало коричневе забарвлення колоса (52 %), остей і зубця немає, плече зазубрене (42 %). За кількісними ознаками спостерігалось незначне збільшення кількості квіток, розмірів і кількості колосків, загальної довжини колоса, проміжків, щільності колоса.

Морфотип другої популяції за 2013–2014 рр. характеризувався тим, що немає остей, зубця і опушення стрижня, колір колоса коричневий, кіль округлий. У другій популяції 2013 р., порівняно з популяцією 2014, було наявне волосковидне опушення по краях лусок у 50 % рослин, плече видовжене (2013), а не скошене (2014). Усі кількісні ознаки колоса 2013 і 2014 рр. були найменшими порівняно з популяціями цих самих років, але загалом трохи збільшились у 2014 р. Рослини другої популяції вирізнялись низькою плодючістю і життєздатністю, можливо через те,

що отримували недостатню кількість поживних речовин, адже росли на бідному ґрунті та на сонячному боці гори Воловиці.

Рослини з третьої популяції за 2013 і 2014 рр. мають майже однаковий морфотип, відрізняються тільки формою плеча – середньоскошена (2013) та прямокутна (2014), і кольором – жовтий для 2013 р. і коричневий – 2014.

Тенденцією для третьої популяції є те, що немає остей, опушення луски, стрижня, наявність у 50 % популяції зубця на округлому кілі. Кількісні ознаки близькі за своїми значеннями до першої популяції.

Для четвертої популяції обох років характерний жовтий і сизо-зелений колір колоса, немає зубця, опушення луски та стрижня. У популяції 2013 р. немає остей (69 %), притаманні округлий кіль (74 %), зазубрена форма плеча. Тоді як для популяції 2014 р. тільки у половини рослин є ості (51 %), гострий кіль (51 %), а також прямокутне плече (49 %). Окрім того, четверта популяція обох років вирізнялась найбільшою кількістю колосків, середньою довжиною колоса, а для 2014 р. ще й довжиною колоска. Ці три кількісні характеристики колоса збільшились у 2014 р. порівняно з 2013 р.

Особливістю морфотипу п'ятої популяції є його стабільність упродовж 2013–2014 рр. Це може



бути зумовлено тим, що мікрогеографічні умови, в яких росла п'ята популяція, були найкращими, через це менше стресових факторів, стимулів до адаптації. У цих популяціях колос був сизо-зелений (64–71 %), немає зубця, опушення луски та стрижня, лише у 43–50 % популяції були ості, плече мало середньоскошену (42–48 %) та видовжену форму (48 %). Наявність остей та сизо-зеленого кольору може відігравати захисну роль за надмірного сонячного випромінювання та недостатньої кількості вологи. Зважаючи на те, що ці ознаки закріпилися у популяції, вони можуть мати зв'язок з адаптацією рослин.

За кількістю квіток і середньою довжиною проміжку між колосками п'яті популяції 2013 і 2014 рр. були майже однакові, а також мали найбільший вираз кількісних ознак порівняно з іншими популяціями. П'ята популяція 2014 р. відрізнялась від 2013 р. тим, що в неї збільшилась середня кількість колосків і довжина колоса.

Через різкі зміни умов навколишнього середовища у 2013 р. були надмірні дощі, а у 2014 р. – посуха, тому спостерігалися зміни у морфотипі майже у всіх популяцій. Популяції 2013 р. мали переважно жовтий і зелений колір, а у 2014 – коричневий. Крім того, усі популяції 2013 р. за усіма кількісними показниками колоса були меншими порівняно з 2014 р. Можливо, надмірна волога і брак тепла та сонячного випромінювання сповільнили процес дозрівання колоса і рівень його плодючості. Ості та зубець були наявні у першій популяції 2013 р., але зникають у 2014 р., що могло бути адапційним процесом, відповіддю на надмірну вологу. Позаяк наявність остей і сизо-зеленого кольору у п'ятій популяції закріпилися, їх можна розглядати як такі, що значно впливають на адаптацію рослин до умов зростання.

Оцінка мінливості за якісними ознаками виявила, що ості та форма плеча, плече та форма кіля, ості та форма кіля в більшості популяцій 2013 р., та в меншій кількості у популяції 2014 проявлялися асоційовано. Збереження асоційованої мінливості між роками може вказувати на зчеплення між генами, що кодують якісні ознаки колоса та відіграють одну з ключових ролей в адаптації рослин до абіотичних умов. Незалежно спадкувались колір колоса та ості у всіх популяціях за обидва роки.

Тенденція до мономорфності за наявністю опушення стрижня була притаманна усім популяціям за 2013–2014 рр. Крім того, мономорфними без опушення луски і без зубця були друга, четверта та п'ята популяції 2014 р., четверта та п'ята 2013 р.; без остей – третя популяція 2014 р. Ця особливість може вказувати на закріплення ознак стабілізації геному в цій ділянці для визначених популяцій.

Ідентифікували зв'язок у появі кількісних та якісних ознак попарно. Серед усіх популяцій лише в четвертій не виявлено асоціативного спадкування за обидва роки. Для першої популяції 2013–2014 рр. характерна асоціація між формою кіля та кількістю колосків, довжиною колоса та колосків. Але в першій популяції за 2014 р. з'являється асоційована мінливість між кольором і щільністю колоса, опушенням луски та кількістю квіток, кількістю колосків, довжиною колоса, формою плеча та довжиною колоска, кількістю колосків і щільністю колоса. Для другої популяції (2013–2014 рр.) характерна асоційована мінливість між кольором колоса, появою остей, формою плеча та кіля від кількості колосків, довжиною колоса та колосків. Для другої популяції 2013 р. був додатково зв'язок у появі опушення луски та зубці на кілі від кількості квіток та колосків, довжини колоса та колосків. У третій популяції колір колоса проявлявся асоційовано від довжини колосу (2013 р.) та від довжини колоска (2014 р.). Для третьої популяції 2013 ще була характерна асоціація форма плеча та довжини колоска. П'ята популяція вирізнялась асоційованою мінливістю форми плеча від кількості колосків, довжини колоса. Для п'ятої популяції 2013 р. ще був зв'язок між кольором колоса та довжиною колоса і колоска. Для п'ятої популяції 2014 р. – ості від кількості колосків. Поява нових або втрата пар ознак, що асоціативно мінливі, може вказувати на їхнє адаптивне значення.

Для всіх популяцій за 2013–2014 рр. вирізнялись спільні риси морфології, індивідуальні для кожної з популяцій, що свідчило про вплив мікрогеографічних умов на формування морфотипу. П'ята популяція характеризувалась стабільністю у морфотипі за обидва роки. Такі ознаки, як ості та сизо-зелений колір, у п'ятій популяції закріпилися, вони можуть чинити значний вплив на адаптацію рослин. Можливо, надмірна волога і брак тепла та достатнього сонячного випромінювання сповільнили процес дозрівання колоса та рівень його плодючості у 2013 р. Ості та зубець були наявні у першій популяції 2013 р., але зникли у 2014 р., що може бути адапційним процесом. Мікроеволюційні процеси, що відбуваються на рівні зміни морфотипу, – одні з важливих відповідей рослин на вплив різних за інтенсивністю абіотичних чинників та стратегією виживання дикорослого злака у мінливих умовах довкілля.

**Висновки.** У популяціях пирію середнього, що зростають за різних умов довкілля, суттєвих для адаптивності рослин, існує динаміка поліморфізмів за якісними та кількісними ознаками морфології. Встановлено різницю за середніми

значеннями кількісних ознак колоса між усіма популяціями та роками, що вказує на вплив мікрогеографічних умов та клімату на ці ознаки. Асоційований прояв остей і форми плеча, плеча та форми кіля, остей та форми кіля, деяких пар кількісних та якісних ознак реєструвався або упродовж обох років досліджень, або був харак-

терний для кожного окремого року, та, схоже, відігравав одну з ключових ролей в адаптації рослини до абіотичних умов. Найважна динаміка змін морфотипу у популяціях між роками вказує на адаптивну роль ознак (опушення луски, ості, зубець), що проявляються під впливом змін умов середовища.

#### Список літератури

1. Дученко АІ, Лизогуб ОЮ, Антонюк МЗ, Терновська ТК. Поліморфізм природних популяцій *Thinopyrum intermedium*. Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. 2013;142:9–14.
2. Dong Y, Bu X, Luan Y. Molecular characterization of a cryptic wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation line: evidence for genomic instability in nascent allopolyploid and aneuploid lines. *Genet Mol Biol*. 2004;27(2):237–41.
3. Li GR, Liu C, Li CH. Introgression of a novel *Thinopyrum intermedium* St-chromosome-specific HMW-GS gene into wheat. *Mol Breed*. 2013;31:843–53.
4. Visendi P, Batley J. Next generation characterisation of cereal genomes for marker discovery. *Biology*. 2013;2:1357–77.
5. Li H, Conner RL, Murray TD. Resistance to soil-borne diseases of wheat: contributions from the wheatgrasses *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum*. *Can J Crop Sci*. 2008;88:195–205.
6. Zhang JY, Li XM, Richard RC. Molecular cytogenetic characterization of Eb-genome chromosomes in *Thinopyrum bessarabicum* disomic addition line of bread wheat. *Int J Plant Sci*. 2002;161(1):167–74.
7. Huang Q, Li X, Chen WQ. Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. *Theor Appl Genet*. 2014;127(4):843–53.
8. Zeng H, Wang G, Hu H. Role of microRNAs in plant responses to nutrient stress. *Plant and Soil*. 2014;374:1005–21.
9. Жиров ЕГ, Терновская ТК, Бессараб КС. Смешивание геномов в трибе *Triticeae*. Геном D мягкой пшеницы и геномы пырея. *Цитология и генетика*. 1990;24(4):15–9.
10. Han F, Liu B, Fedak G. Genomic constitution and variation in five partial amphiploids of wheat-*Thinopyrum intermedium* as revealed by GISH, multicolor GISH and seed storage protein analysis. *Theor Appl Genet*. 2004;109:1070–6.
11. Kong L, Liang Y, Qin L. Characterization of high molecular weight glutenin subunit genes from the Ns genome of *Psathyrostachys juncea*. *Development Genes Evol*. 2014;224:189–96.
12. Антонюк МЗ, Терновская ТК, Созинов АА. Идентификация хромосом пырея в чужеродно-замещенных линиях пшеницы с использованием признаков морфологии растений и биохимических маркеров. Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 1997;1:4–6.
13. Kroupin PY, Divashuk MG, Fesenko IA. Evaluating wheat microsatellite markers for the use in genetic analysis of *Thinopyrum*, *Dasyphyrum*, and *Pseudoroegneria* species. *Hindawi Publishing Corporation Dataset Papers in Biology*. 2003;3:1–3.
14. Liua S, Zhua X, Tan Y. Isolation and characterization of *Glu-1* genes from the St genome of *Pseudoroegneria libanotica*. *Gene*. 2012;499:154–9.
15. Архів прогнозу погоди [Internet]. Available from: <http://pogoda.meta.ua/Ternopilska/Kremenetskyi/Kremenets/archive/2013/>.
16. Архів прогнозу погоди [Internet]. Available from: <http://pogoda.meta.ua/Ternopilska/Kremenetskyi/Kremenets/2014-05-14/>.
17. Гланс С. Медико-биологическая статистика. Пер. с англ. ЮА Данилова. Москва: Практика; 1999. 459 с.

M. Antonyuk, L. Onuk, A. Lisnichuk, V. Martynenko, T. Pasichnyk

### POPULATION DYNAMICS OF POLYMORPHISM FOR MARKER TRAITS IN POPULATIONS OF *THINOPYRUM INTERMEDIUM*

*Aim.* Search for morphological traits that are essential for adaptive potential of the species and variable in different environments is an important part of microevolutional studies, as well as intraspecific and introgressive hybridization. *Methods.* Measuring and visual assessment of spike morphology. *Results.* Plants from five populations of *Thinopyrum intermedium* grown in different microgeographic conditions have been assessed for qualitative (spike color, spike hairiness, glume characteristics) and quantitative (flower number, spikelet number, spike length, spikelet length, distance between spikelets) spike morphology traits. Their associative variability for two years and its role in formation of morphotypes in populations have been investigated. The difference of average values of spike quantitative traits indicates the impact of microgeographic conditions and climate on morphotype formation. Associated manifestations of awns and shape of glume arm, arm shape and keel shape, some pairs of quantitative and qualitative traits either have been registered in both years of study or were characteristic for some particular year, and could have played role in plants' adaptation to abiotic conditions. *Conclusions.* In populations of *Thinopyrum intermedium* grown in different conditions, dynamic polymorphisms for qualitative and quantitative traits are important for plants' adaptability. Differences in average values of spike quantitative traits have been determined among all populations and years, which indicates the influence of microgeographic conditions and climate on these traits.

**Keywords:** *Thinopyrum intermedium*, associative variation, spike morphology characters, spike traits, polymorphism, morphotype.

Матеріал надійшов 11.06.2018