

DOI: 10.30901/2227-8834-2016-2-73-81

УДК 633.16:631.524

ПАРАТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРИОДА ВСХОДЫ–КОЛОШЕНИЕ ЯЧМЕНЕЙ ДАГЕСТАНА

**И. А. Звейнек¹,
Р. А. Абдуллаев¹,
Б. А. Баташева²,
Е. Е. Радченко¹**

¹ Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский институт
генетических ресурсов
растений имени
Н. И. Вавилова,
190000 Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская д. 42, 44,
Россия,
e-mail: izv-spb1@mail.ru

² Филиал Дагестанская
опытная станция ВИР,
368612,
Республика Дагестан,
Дербентский район,
с. Вавилово
e-mail: kostek-kum@rambler.ru

Ключевые слова:

*ячмень, период всходы-
колошение, условия среды,
паратипическая изменчи-
вость.*

Актуальность. В течение трех лет изучали наследственное разнообразие дагестанских ячменей (преимущественно местных форм) по скорости развития в южной плоскостной зоне Дагестана (филиал Дагестанская опытная станция ВИР – ДОС ВИР, г. Дербент) и на северо-западе страны (научно-производственная база «Павловские и Пушкинские лаборатории ВИР» – ПЛ ВИР, г. Санкт-Петербург). Сравнительный анализ изменчивости ячменя в контрастных по климатическим условиям и флористическому разнообразию зонах Европейской части России дает возможность оценить паратипическую изменчивость и норму реакции исследуемых генотипов с целью выявления адаптивно ценных форм, необходимых для селекции урожайных и экологически пластичных сортов. **Материалы и методы.** В коллекционных питомниках ДОС ВИР изучили продолжительность периода всходы-колошение 265 образцов ячменя при осеннем сроке сева, на полях ПЛ ВИР оценили яровые формы. С целью корректного сравнения скороспелости образцов, высевавшихся одновременно в двух пунктах изучения при разных сроках сева, рассчитывали критерий «превышение периода всходы-колошение данного образца над его минимальным значением по выборке». **Результаты и выводы.** Оценен диапазон изменчивости дагестанских ячменей по скороспелости и отобран материал, характеризующийся высокой скоростью развития. В течение трех лет изучения на ДОС ВИР выделены скороспелые образцы к-15008 и к-15013 с низкой нормой реакции; образец к-18186 проявил скороспелость в 2012 и 2013 гг., а к-11439, к-15252, к-23831 – в 2013 и 2014 гг. В ПЛ ВИР можно отметить лишь образец к-15027, который в 2013 и 2014 гг. оказался скороспелым. Показано влияние условий среды на скорость развития образцов в Дербенте и С.-Петербурге. В ПЛ ВИР варьирование признака несколько выше, чем на ДОС ВИР. Дагестанские ячмени на ДОС ВИР были более скороспелыми по сравнению с ПЛ ВИР во все годы изучения. Яровизирующие температуры, короткий день и высокие температуры в период вегетации на ДОС ВИР способствовали скороспелости ячменя.

DOI: 10.30901/2227-8834-2016-2-73-81

PARATYPIC VARIABILITY OF THE PERIOD BETWEEN SHOOTING AND EARING STAGES OF DAGESTANIAN BARLEYS

I. A. Zveinek¹,
R. A. Abdullaev¹,
B. A. Batasheva²,
E. E. Radchenko¹

¹The N. I. Vavilov
All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,
St. Petersburg,
190000 Russia,
e-mail: izv-spb1@mail.ru

²Dagestan Experimental
Station of VIR,
s. Vavilovo,
Derbent district,
Dagestan,
368612, Russia
e-mail: kostek-kum@rambler.ru

Key words:

*barley, shooting-earring period,
environmental conditions, par-
atypic variability.*

Background. For three years the genetic diversity of Dagestania barleys (predominantly local varieties) with a variable period between shooting and earing stages was analyzed in the South planar area of Dagestan (Dagestan Experimental Station of VIR – DES VIR, Derbent) and in the North-West of Russia (Pushkin Laboratories of VIR – PL VIR, St. Petersburg). Comparative analysis of barley variability in the European zones of Russia contrasting in climatic conditions and floristic diversity makes it possible to estimate paratypic variation and the norm of reaction in order to identify forms with adaptive value necessary for breeding high-yielding and ecologically flexible varieties. **Materials and methods.** In the DES VIR collection nurseries, the duration of the period between shooting and earing stages was studied on 265 autumn barley accessions planted in autumn. Spring forms were evaluated on the PL VIR fields. With the aim of correct comparison of earliness in the accessions which had been simultaneously planted in the two sites at different dates, the criterion “exceeding the period shooting-earring of the accession over its minimum value across the sampling” was calculated. **Results and conclusions.** The range of variation of Dagestania barleys in earliness was estimated and the material characterized by a high development rate was selected. During three years of investigation in DES VIR the early accession k-15008 and k-15013 with a low norm of reaction were selected; the accession k-18186 demonstrated earliness in 2012 and 2013 and the accessions k-11439, k-15252, k-23831 were early in 2013 and 2014. In PL VIR only the accession k-15027 can be noted which showed earliness in 2013 and 2014. The influence of environmental conditions on the rate of the accessions’ development in Derbent and St. Petersburg is demonstrated. During the years of investigation Dagestania barleys were earlier in DES VIR comparing to PL VIR. Vernalization temperatures, short day and high temperatures during the vegetation period in DES VIR promoted earliness of barley.

Введение

Успехи мировой селекции ячменя культурного (*Hordeum vulgare* L.) связаны с экологической пластичностью культуры и ее высокой адаптивностью к местным условиям. Н. И. Вавилов отмечал, что вегетационный период является важнейшим сортовым экологическим свойством и во многом зависит от влияния на сорт климатических факторов (Vavilov, 1957). Выявлены различия сортов по скороспелости среди экологических групп ячменя, что связывается с разной степенью адаптации к природно-климатическим факторам (Lukyanova et al., 1990). Исследования генетических ресурсов ячменя в последнее время показывают, что ультраскороспелые и скороспелые формы сосредоточены в Центральном и Северо-Западном регионах России, в Сибири, странах Балтии, Скандинавии, Турции, Эфиопии, Индии (Batakova, 2009; Zaushintsena, 2009).

Благодаря самобытности, оригинальности и разнообразию дикорастущих и возделываемых растений, Дагестан привлекал внимание многих выдающихся исследователей. Н. И. Вавилов считал Дагестан одним из интереснейших регионов формирования культурных растений. На небольшой территории сочетаются контрастные почвенно-климатические и ландшафтные условия: от равнинных прикаспийских впадин до высокогорий с вечными снегами, от полупустынной и пустынной резко континентальной северной сухостепной зоны до районов субтропического типа. В горных районах республики Дагестан предпочтение отдается сортам ячменя с коротким вегетационным периодом, в других регионах селекция строилась на сочетании продуктивности с довольно продолжительным вегетационным периодом.

В коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР) насчитывается 282 образца культурного ячменя из Дагестана, сведения об адаптивной ценности и, прежде всего, скорости развития которых довольно фрагментарны. Ранее нами на основе данных о полиморфизме ДНК и устойчивости к вредным организмам было структурировано внутривидовое разнообразие дагестанских ячменей. С помощью молекулярных

маркеров выявлен значительный полиморфизм дагестанских ячменей и гетерогенность большинства форм (Abdullaev et al., 2014). Изучение фрагмента коллекции в течение двух лет показало, что местные ячмени Дагестана преимущественно являются среднеспелыми (Batasheva et al., 2014). При фенотипическом скрининге выделили 4 источника слабой фотопериодической чувствительности: к-14891, к-18178, к-21812, к-23785 – предполагаемых носителей гена *eam8*. Молекулярным анализом у растений образца к-14891 обнаружили новую, ранее не описанную мутацию в смысловой последовательности гена *eam8*, обусловленную делецией единичного нуклеотида (Abdullaev et al., 2015).

Время колошения у ячменя определяется генами, контролирующими тип развития, слабую чувствительность к фотопериоду и собственно скороспелость. Тип развития детерминируется тремя парами генов: *sh*, *Sh2* и *Sh3* (впоследствии обозначены как *VRN-H1*, *VRN-H2*, *VRN-H3*). Гены *Sh2* и *Sh3* эпистатичны по отношению к доминантному аллелю *Sh*, а аллель *sh* имеет аналогичное влияние на рецессивные аллели озимого типа *sh2* и *sh3*. Гены *Sh*, *Sh2* и *Sh3* локализованы в хромосомах 4 (4H), 7 (5H) и 5 (1H) соответственно (Takahashi, Yasuda, 1956; 1971).

D. A. Laurie с соавторами (Laurie et al., 1994, 1995) идентифицировали 5 главных генов и 9 локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL), контролирующих время колошения у ячменя. Среди них гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response), локализованные в хромосомах 2H и 1H соответственно, а также контролирующие реакцию на яровизацию гены *VRN-H1* и *VRN-H2*, локализация которых совпадает с положением идентифицированных ранее генов *Sh* и *Sh2*. На фоне экспрессии генов, контролирующих тип развития и фотопериодическую реакцию растений, существенное влияние на скорость развития оказывали гены *eps*, контролирующие собственно скороспелость, или скороспелость *per se* (earliness *per se*).

Скороспелость и слабая чувствительность к фотопериоду контролируется также генами *Eam5*, *Eam6*, *eam7*, *eam8*, *eam9* и *eam10* (early maturity), локализованными соответственно в хромосомах 5H, 2H, 6H, 1H, 4H и 3H (Franckowiak, Lundqvist, 2012).

S. Faure с соавторами показали, что доминантный ген *Eam8* является ортологом гена регулятора чувствительности к фотопериоду *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Faure et al., 2007). Мутация *Eam8* приводит, вероятно, к образованию дефектного белка и, как следствие – нечувствительности растения к фотопериоду и раннему созреванию. Наша работа посвящена изучению наследственного разнообразия дагестанских ячменей по скорости развития в южной плоскостной зоне Дагестана – филиал Дагестанская опытная станция ВИР (ДОС ВИР, г. Дербент) и на северо-западе России – научно-производственная база «Павловские и Пушкинские ВИР» (ПЛ ВИР, г. Санкт-Петербург). Сравнительный анализ изменчивости ячменя в контрастных по климатическим условиям и флористическому разнообразию зонах Европейской части России дает возможность оценить паратипическую изменчивость и норму реакции исследуемых генотипов с целью выявления адаптивно ценных форм, необходимых для селекции урожайных и экологически пластичных сортов.

Материалы и методы

Филиал Дагестанская опытная станция ВИР расположен у Каспийского моря в 10 км от г. Дербент. Климат характеризуется мягкой и непродолжительной зимой, ранней затяжной весной, умеренно-жарким и сухим летом и теплой влажной осенью. Пушкинские лаборатории ВИР расположены в г. Пушкин, в 30 км от Санкт-Петербурга. Благодаря влиянию Финского залива и Ладожского озера, климатические условия региона характеризуются переходом морского климата в слабо континентальный. Зима умеренно-холодная, лето умеренно-теплое и влажное. Таким образом, условия проведения опытов резко различались: ПЛ ВИР – длинный день, яровизирующих температур нет (яровой посев), гидротермический режим в период вегетации с низкими положительными температурами и высоким количеством осадков; ДОС ВИР – короткий день, яровизирующие температуры есть, гидротермический режим с высокими положительными температурами и низким количеством осадков. В коллекционных питомниках ДОС ВИР изучили продолжительность периода всходы-колошение 265 образцов ячменя, на полях

ПЛ ВИР оценивали яровые формы. Использовали общепринятую в зоне исследований агротехнику. На ДОС ВИР образцы высевали вручную в начале декабря (2012 г.) и в третьей декаде октября (2013, 2014 гг.), в ПЛ ВИР – во второй половине мая. Каждый образец высевали на делянке площадью 1 кв. м., междурядья – 15 см, длина рядка – 1 м. Появление полных всходов отмечали датой, когда на поверхности почвы показались развернувшиеся в верхней части листочки более 75% растений на делянке. Колошение отмечали, когда колос наполовину выдвинулся из влагалища последнего листа. Колошение считали полным, когда выколосится около 75% растений (Loskutov et al., 2012).

В 2012 г. на ДОС ВИР изучили 232 яровых и озимых образца при подзимнем посеве и 137 яровых образцов – в ПЛ ВИР; в 2013 г. – 262 (ДОС ВИР) и 153 (ПЛ ВИР) образца; в 2014 г. – 259 и 148 образцов соответственно.

Сравнили скороспелость яровых форм, высевавшихся в обоих пунктах изучения: 2012 г. – 106 образцов, 2013 г. – 148, 2014 г. – 137 (т. е. 6 выборок). Кроме того, сравнили 70 форм, которые изучали в течение трех лет в двух пунктах (еще 6 выборок за 3 года изучения). С целью корректного сравнения скороспелости образцов при подзимнем (ДОС ВИР) и весеннем (ПЛ ВИР) сроках посева, рассчитывали критерий «превышение периода всходы-колошение данного образца над его минимальным значением по выборке» (ППВК), т. е. из значения скорости колошения образца вычитали минимальное, которое наблюдали по всем образцам, изученным в данном пункте.

Статистические значения вариационного ряда вычисляли в программе Excel. Достоверность различий рассчитывали по критерию Стьюдента *t* (Dospikhov, 1985).

Результаты

Статистические показатели продолжительности периода всходы-колошение изученных образцов ячменя, а также критерия ППВК представлены в таблицах 1 и 2. На размах варьирования и среднее значение скорости колошения дагестанских ячменей сильно влияют условия года и место выращивания. В ПЛ ВИР варьирование признака всегда было несколько выше, чем в Дербенте.

Таблица 1. Статистические показатели продолжительности периода всходы-колошение
Table 1. Statistical parameters of the duration of the period between shooting and earing stages

Показатели	Период всходы-колошение, дни					
	2012 г.		2013 г.		2014 г.	
	ПЛ ВИР	ДОС ВИР	ПЛ ВИР	ДОС ВИР	ПЛ ВИР	ДОС ВИР
Объем выборки	137	232	153	262	148	259
Размах варьирования	40–58	126–140	28–52	162–178	30–72	156–175
Среднее, ошибка среднего	49,8±0,4	130,8±0,3	38,6±0,3	169,2±0,2	52,6±0,7	166,6±0,2
Стандартное отклонение	4,1	3	3,74	2,89	8,37	2,97

Таблица 2. Статистические показатели критерия «превышение периода всходы-колошение над его минимальным значением» (ППВК)
Table 2. Statistical parameters of the criterion “exceeding the period shooting-earing of the accession over its minimum value across the sampling” (EPSE)

Показатели	Превышение периода всходы-колошение над его минимальным значением											
	2012 г.				2013 г.				2014 г.			
	ПЛ ВИР		ДОС ВИР		ПЛ ВИР		ДОС ВИР		ПЛ ВИР		ДОС ВИР	
Объем выборки	70	106	70	106	70	148	70	148	70	137	70	137
Размах варьирования	0–18	0–18	0–14	0–14	0–17	0–24	0–13	0–16	0–42	0–42	0–14	0–19
Среднее, ошибка среднего	9,9±0,5	9,8±0,4	5,0±0,4	4,8±0,3	7,1±0,4	10,6±0,3	6,1±0,3	7,2±0,2	24,2±0,9	22,6±0,7	5,5±0,3	10,6±0,3
Стандартное отклонение	4,1	4,1	3,2	3	3,2	3,7	2,5	2,9	7,9	8,4	2,4	2,9

В условиях ПЛ ВИР в 2012 г. наиболее скороспелыми (40–41 день) оказались 3 образца: к-16095, к-23823, к-23825, размах варьирования признака 42–44 дня был характерен для 11 образцов. На ДОС ВИР скороспелостью (124–128 дней) характеризовались 49 образцов, среди которых к-15013 и к-28213 выколашивались на 124 день. В 2013 г. в Пушкине наиболее скороспелыми (28–32 дня) оказались 6 образцов: к-1028, к-13500, к-13503, к-13995, к-15018, к-15027; в Дагестане скороспелость (159–162 дня) была характерна для четырех образцов: к-15008, к-15013, к-15252, к-21774. В 2014 г. наиболее скороспелыми (30–33 дня) в ПЛ ВИР оказались 11 образцов: к-15005, к-15015, к-15027, к-15032, к-15040, к-15177, к-16377, к-17908, к-18026, к-18465, к-21803, а на ДОС ВИР – 7 образцов: к-11439, к-15008, к-15013, к-15252, к-18182, к-23831, к-23834.

Таблица 3. Достоверность различий (критерий t) изученных выборок образцов ячменя по критерию ППВК
Table 3. Validity of discrepancies validity (t criterion) in barley samplings tested according to the EPSE criterion

Сравниваемые выборки	ПЛ ВИР 2013 г. (70)	ПЛ ВИР 2014 г. (70)	ДОС ВИР 2012г. (70)	ДОС ВИР 2013 г. (70)	ДОС ВИР 2014 г. (70)	ПЛ ВИР 2012 г. (106)	ПЛ ВИР 2013 г. (148)	ПЛ ВИР 2014 г. (137)	ДОС ВИР 2012г. (106)	ДОС ВИР 2013г. (148)	ДОС ВИР 2014г. (137)
ПЛ ВИР 2012 г. (70)	4,6	14,4	7,9	6,7	7,8	0,2	1,2	14,8	8,8	5	1,2
ПЛ ВИР 2013 г. (70)	*	17,3	3,9	2,1	3,4	4,8	7	19,1	4,6	0,2	7
ПЛ ВИР 2014 г. (70)		*	19,4	18,8	19,7	14,7	15,4	1,5	19,4	18,5	14,3
ДОС ВИР 2012 г. (70)			*	2,3	0,8	8,4	22,4	22	0,4	5	11,2
ДОС ВИР 2013 г. (70)				*	1,5	7,4	10,7	21,7	3,1	3,1	10,7
ДОС ВИР 2014 г. (70)					*	8,6	12,1	22,5	1,7	4,7	12,1
ПЛ ВИР 2012 г. (106)						*	1,6	15,8	10	5,9	1,6
ПЛ ВИР 2013 г. (148)							*	15,8	13,8	9,4	0
ПЛ ВИР 2014 г. (137)								*	23,4	21,1	15,8
ДОС ВИР 2012г. (106)									*	6,7	13,8
ДОС ВИР 2013г. (148)										*	9,4

Примечание. Выделенные значения указывают на достоверность различий.

В течение трех лет изучения коллекции дагестанских ячменей в ПЛ ВИР выделен образец к-15027, который оказался скоро-спелым в 2013 и 2014 гг. В условиях ДОС ВИР выделены скороспелые образцы к-15008 и к-15013 с низкой нормой реакции по трем годам изучения. Образец к-18186 проявил скороспелость в 2012 и 2013 гг., а образцы к-11439, к-15252, к-23831 – в 2013 и 2014 гг.

Дагестанские ячмени на ДОС ВИР были более скороспелыми по сравнению с ПЛ ВИР во все годы изучения: среднее значение ППВК в течение трех лет по всем 12 изученным выборкам образцов в ПЛ ВИР варьировало от $7,1 \pm 0,4$ до $24,2 \pm 0,9$, тогда как на ДОС ВИР – от $4,8 \pm 0,3$ до $10,6 \pm 0,3$ (см. табл. 2). Значимость различий под-

тверждается по критерию Стьюдента t (табл. 3).

Попарное сравнение шести выборок большего и меньшего объема в одном пункте изучения в один и тот же год выявило несущественность различий в трех случаях: ПЛ ВИР 2012 г. и 2014 г., а также ДОС ВИР 2012 г., т. е. в эти 6 выборок попал весь спектр варьирования изучаемого признака. В то же время выборки образцов ПЛ ВИР 2013 г. (148 образцов) и ПЛ ВИР 2013 г. (70 образцов), ДОС ВИР 2013 г. (148 образцов) и ДОС ВИР 2013 г. (70 образцов), ДОС ВИР 2014 г. (137 образцов) и ДОС ВИР 2014 г. (70 образцов) достоверно различаются между собой, что обусловлено недостаточной представленностью разнообразных по скороспелости форм в мень-

ших выборках (см. табл. 2, 3). Сравнили критерий ППВК в выборках с большей представленностью образцов (см. табл. 2). Несущественность различий ($t = 1,6$) по скороспелости между выборками ПЛ ВИР 2012 г. (106 образцов) и ПЛ ВИР 2013 г. (148 образцов) показывает, что условия года не влияли на продолжительность периода всходы–колошение. Обе выборки образцов 2014 г., изученных в ПЛ ВИР, досто-

верно (критерий t варьирует от 8,6 до 19,1) отличаются по показателю ППВК от выборок, изученных в предыдущие годы, что указывает на сильное влияние условий среды (см. табл. 3). Условия среды влияли и на скорость развития образцов в Дербенте: показатель ППВК достоверно различался по годам исследований. Наиболее сильное влияние среды отмечено в 2014 г., слабое – в 2012 г.

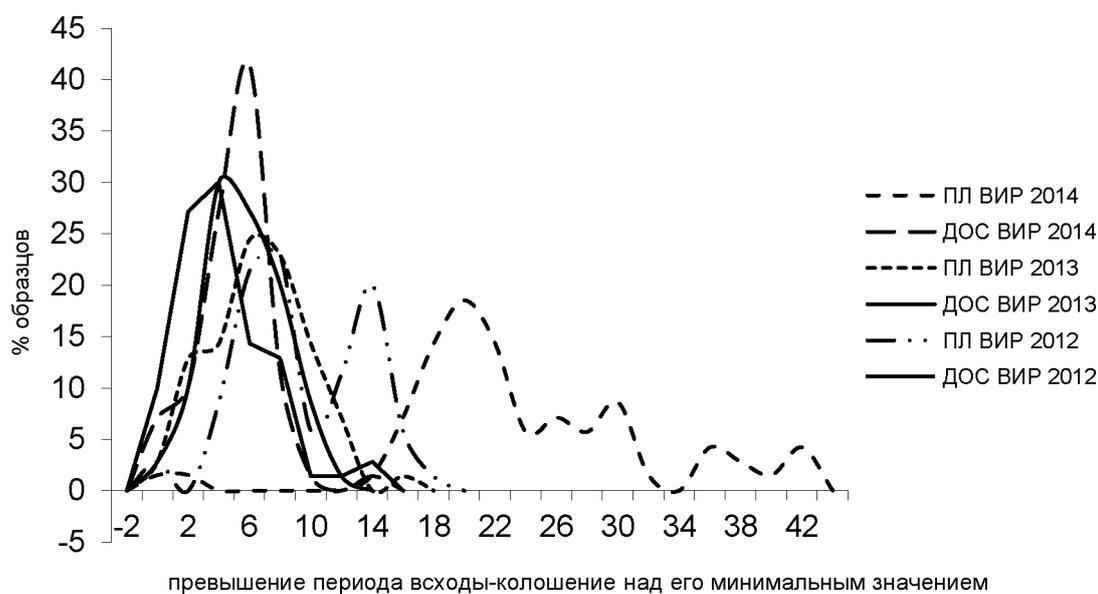


Рис. 1. Распределение 70 образцов ячменя из Дагестана по критерию ППВК в 2012–2014 гг.

Fig 1. Distribution of 70 barley accessions from Dagestan according to the EPSE criterion during 2012–2014

Распределение 70 образцов ячменя по критерию ППВК в зависимости от года и зоны репродукции представлено на рисунке 1. Влияние условий среды на скороспелость местных образцов ячменя из Дагестана очевидно. Анализируемая выборка ячменей в целом была более позднеспелой в ПЛ ВИР по сравнению с ДОС ВИР. Размах варьирования признака также выше в первом пункте изучения. Характер варьирования скорости развития ячменя в 2014 г. на ПЛ ВИР резко отличается от предыдущих лет (см. рис. 1). Вследствие влияния аномально холодной влажной погоды в июне практически все изученные образцы развивались медленно. Скорость развития даге-

станских ячменей в 2013 г. в ПЛ ВИР была достоверно выше, чем в 2012 и 2014 гг., а на ДОС ВИР – наоборот. Яровизирующие температуры, короткий день и высокие температуры в период вегетации на ДОС ВИР способствовали скороспелости ячменя. Выявлены раннеспелые группы образцов в обоих пунктах изучения. Длинный день и отсутствие яровизирующих температур содействовали обнаружению истинной скороспелости изученного материала. На наш взгляд, представленная выборка местных образцов из Дагестана характеризуется высокой реакцией на яровизацию и, возможно, некоторой нечувствительностью к фотопериоду.

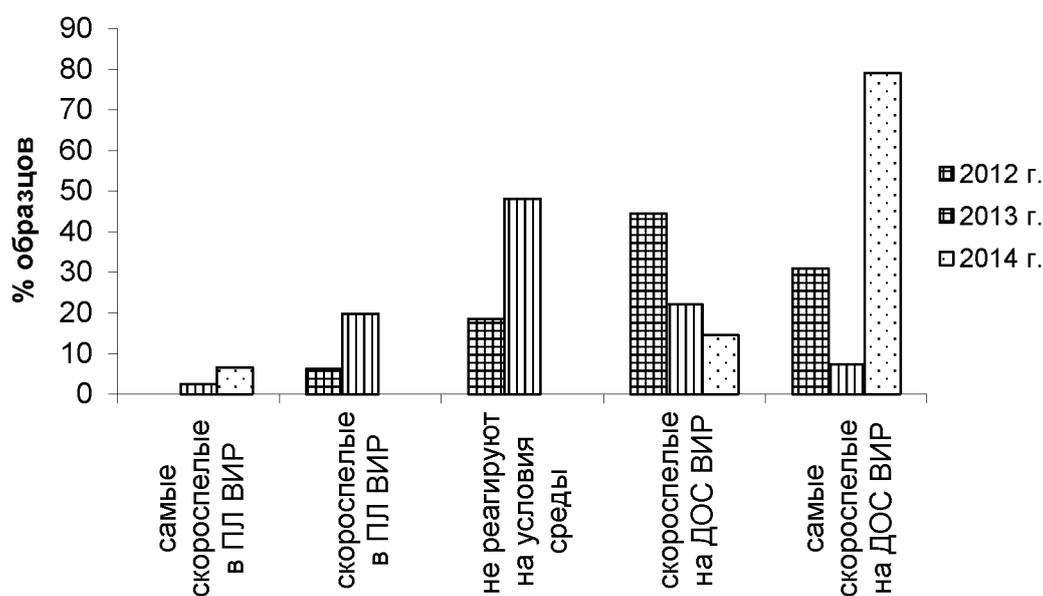


Рис. 2. Влияние условий среды на скороспелость образцов ячменя из Дагестана в двух пунктах изучения

Fig 2. The effect of environmental conditions on the earliness of Dagestania barley accessions in two geographical sites

Для каждого образца нашли разность между ППВК в ПЛ ВИР и на ДОС ВИР. Полученный ряд, отображающий реакцию ячменя на абиотические факторы среды в изучаемых пунктах, распределили в 5 групп (рис. 2): 1 – самые скороспелые в ПЛ ВИР (ППВК образцов в ПЛ ВИР меньше на 8–16 дней по сравнению с ДОС ВИР); 2 – скороспелые в ПЛ ВИР (ППВК в ПЛ ВИР меньше на 3–7 дней); 3 – не реагируют на условия среды (0 ± 2 дня); 4 – скороспелые на ДОС ВИР (ППВК на ДОС ВИР больше на 3–7 дней); 5 – самые скороспелые на ДОС ВИР (ППВК на ДОС ВИР больше на 8–32 дня), т. е. к каждой группе отнесли образцы с реакцией на условия среды, выражающейся в варьировании числа дней относительно «нулевой» (0 ± 2 дня) точки.

Подавляющее большинство образцов в 2012 и 2014 гг. отнесено к 4 и 5 группам. Образцы в этих группах были на 3–32 дня более скороспелыми в Дербенте по сравнению с Пушкиным и, вероятно, реагируют на яровизацию, а также характеризуются слабой чувствительностью к фотопериоду в условиях короткого дня (контролируется геном *Ppd-H2*). В 2014 г. отсутствовали две группы: «не реагируют на условия внешней

среды» и «скороспелые в ПЛ ВИР», однако на ДОС ВИР группа «самые скороспелые» существенно увеличилась. Очевидно, дагестанские ячмени сильно подвержены влиянию условий выращивания, т. е. имеют высокую норму реакции. Образцы из других групп ($\approx 30\%$ в 2012 г. и $\approx 45\%$ в 2013 г.) не реагируют на яровизацию и, вероятно, имеют аллель *Ppd-H1*, который контролирует быструю реакцию на удлинение фотопериода и раннее колошение в условиях длинного дня.

Заключение

Оценен диапазон изменчивости дагестанских ячменей по скороспелости и отобран материал, характеризующийся высокой скоростью развития. В условиях южной плоскостной зоны Дагестана выделены скороспелые образцы к-15008 и к-15013, в Северо-Западном регионе России высокой скоростью развития обладал образец к-15027. Предложен показатель «превышение периода всходы-колошение данного образца над его минимальным значением по выборке» для корректного сравнения скороспелости образцов. Установлено, что даге-

станские ячмени сильно подвержены влиянию условий выращивания, то есть имеют высокую норму реакции. Яровизирующие температуры, короткий день и высокие температуры в период вегетации способствуют скороспелости ячменя.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-96503).

References/Литература

1. Abdullaev R. A., Alpatieva N. V., Zveinek I. A., Koshkin V. A., Anisimova I. N., Radchenko E. E. Identification of barley accessions from Dagestan with the *eam8* gene // Trudi Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – Proceedings of Kuban Agricultural University, 2015, no. 54, pp. 75–79 [in Russian] (Абдуллаев Р. А., Алпатьева Н. В., Звейнек И. А., Кошкин В. А., Анисимова И. Н., Радченко Е. Е. Идентификация носителей гена *eam8* среди дагестанских ячменей // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2015. № 54. С. 75–79).
2. Abdullaev R. A., Batasheva B. A., Alpatieva N. A., Konovalova G. S., Kovaleva O. N., Novikova L. Yu., Radchenko E. E. Genetic diversity of Dagestani barley landraces // Russian Agricultural Sciences, 2014, vol. 40, no. 6, pp. 399–403. DOI: 10.3103/S1068 3674140 60020.
3. Batakova O. B. Some results of studies of the spring barley vegetative period duration in the Arkhangelsk region // Bulletin applied botany, genetics and plant breeding, 2009, vol. 165, pp. 174–178 [in Russian] (Батакова О. Б. Некоторые итоги по изучению длины вегетационного периода у ячменя в условиях Архангельской области // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 165. С. 174–178).
4. Batasheva B. A., Radchenko E. E., Abdullaev R. A. Early ripeness of barley in Dagestan // Problemi razvitiya APC regiona – Problems of the region APC development, 2014, no. 4, pp. 8–10 [in Russian] (Баташева Б. А., Радченко Е. Е., Абдуллаев Р. А. Скороспелость местных ячменей Дагестана // Проблемы развития АПК региона. 2014. № 4. С. 8–10).
5. Dospekhov B. A. Methods of field experience. Moscow: Agropromizdat, 1985, 352 p. [in Russian] (Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.).
6. Faure S., Higgins J., Turner A., Laurie D. A. The FLOWERING LOCUS T-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*) // Genetics, 2007, vol. 176, no. 1, pp. 599–609. DOI: 10.1534/genetics.106.069500.
7. Franckowiak J. D., Lundqvist U. Descriptions of barley genetics stocks for 2012 // Barley Genetics Newsletter, 2012, vol. 42, pp. 36–792.
8. Laurie D. A., Pratchett N., Bezant J. H., Snape J. W. Genetic analysis of a photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2(2H) of *Hordeum vulgare* (barley) // Heredity, 1994, vol. 72, no. 6, pp. 619–627. DOI:10.1038/hdy.1994.85.
9. Laurie D. A., Pratchett N., Bezant J. H., Snape J. W. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross // Genome, 1995, vol. 38, no. 3, pp. 575–585. DOI: 10.1139/g95-074.
10. Loskutov I. G., Kovaleva O. N., Blinova E. V. Methodological guidance directory for studying and maintaining VIR's collections of barley and oat. SPb.: VIR, 2012, 63 p. [in Russian] (Лоскутов И. Г., Ковалева О. Н., Блинова Е. В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. СПб.: ВИР, 2012. 63 с.).
11. Lukyanova M. V., Trofivovskaya A. Ja., Gudkova G. N., Terentjeva I. A., Jarosh N. P. Barley. // In: Flora of cultivated plants. Leningrad: Agropromizdat, 1990, vol. II, part 2. 423 p. [in Russian] (Лукьянова М. В., Трофимовская А. Я., Гудкова Г. Н., Терентьева И. А., Ярош Н. П. Ячмень // В кн.: Культурная флора СССР. Л.: Агропромиздат, 1990. Т. 2. Ч. 2. 423 с.).
12. Takahashi R., Yasuda S. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley // Ber. Ohara Inst., 1956, vol. 10, pp. 245–308.
13. Takahashi R., Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley. Barley Genetics II. Proc. 2nd Intern. Barley Genetics Symp. Washington State Univ. Press, 1971, pp. 388–408.
14. Vavilov N. I. World resources of cereals, legumes and flax varieties and its deployment in plant breeding. Agroecological review experience of the major field crops. Moscow – Leningrad: Izd-vo AS USSR, 1957, 462 p. [in Russian] (Вавилов Н. И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 462 с.).
15. Zaushitsena A. V. Genetic sources for the realization of main trends in barley breeding in Siberia // Bulletin applied botany, genetics and plant breeding, 2009, vol. 165, pp. 106–110 [in Russian] (Заушинцева А. В. Генетические источники для реализации основных направлений селекции ячменя в Сибири // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 165. С. 106–110).