

Влияние реакции на яровизацию, чувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана от всходов до колошения

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-24-33

УДК 633.16:631.524

Поступление/Received: 25.11.2020

Принято/Accepted: 12.05.2021



The effect of responses to vernalization, photoperiodism, and earliness *per se* of barley accessions from Dagestan on the duration of the period from shooting to heading

И. А. ЗВЕЙНЕК^{1*}, Р. А. АБДУЛЛАЕВ¹,
Б. А. БАТАШЕВА², Е. Е. РАДЧЕНКО¹

I. A. ZVEINEK^{1*}, R. A. ABDULLAEV¹,
B. A. BATASHEVA², E. E. RADCHENKO¹

¹Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
* [✉ izv-spb1@mail.ru](mailto:izv-spb1@mail.ru)

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
* [✉ izv-spb1@mail.ru](mailto:izv-spb1@mail.ru)

²Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная
станция – филиал ВИР,
368612 Россия, Республика Дагестан,
Дербентский район, с. Вавилово

²N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Dagestan Experimental Station of VIR,
Vavilovo Village,
Derbentsky District,
Republic of Dagestan 368612, Russia

Актуальность. В течение пяти лет в Северо-Западном регионе России (Санкт-Петербург, Пушкин) и на Северном Кавказе (Дагестан, г. Дербент) изучали паратипическую изменчивость скорости развития образцов ячменя из Дагестана. В контрастных климатических условиях оценивали влияние реакции на яровизацию, продолжительности фотопериода и собственно скороспелости на развитие дагестанских ячменей. Подобного рода исследования позволяют выявить адаптивно ценные формы для использования в селекции.

Материалы и методы. При озимом и яровом сроках сева в Дагестане изучили продолжительность периода «всходы – колошение» 12 выборок образцов ячменя, в яровом посеве сравнили 20 выборок в двух регионах. Использовали эмпирический показатель скорости развития растений – критерий «превышение периода “всходы – колошение” данного образца над его минимальным значением по выборке» (ППВК).

Результаты и выводы. Выявлены скороспелые образцы ячменя с низкой нормой реакции: к-3772, к-15013, к-15034, к-15036, к-15186, к-15192, к-21803 и к-23785, сочетающие слабую чувствительность к короткому фотопериоду и яровизирующим температурам, которые представляют интерес для селекции в регионах, где продолжительность вегетационного периода является лимитирующим фактором. Влияние реакции на яровизацию и короткого фотопериода на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана от всходов до колошения в среднем составляет 8 (5,1–10,6) дней, собственно скороспелости – 6 (4,8–8,2) дней. Паратипическая изменчивость отражает размах варьирования данных показателей. Скороспелость местных ячменей в Дагестане определяют, прежде всего, яровизирующие температуры и нечувствительность к короткому дню.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., условия среды, норма реакции, скороспелость.

Background. Paratypic variability of the development rates of barley accessions from the Republic of Dagestan was analyzed for five years in the Northwest of Russia (Pushkin, St. Petersburg) and in the North Caucasus (Derbent, Dagestan). Responses to vernalization, photoperiodism and earliness *per se* were tested in contrasting environments to assess their effect on barley development. Such studies make it possible to identify valuable adaptable plant forms in the barley germplasm collection for further use in breeding practice.

Materials and methods. In Dagestan, the duration of the period from shooting to heading was measured for 12 samples of barley accessions in winter and spring sowing trials. Twenty samples sown in spring in both regions were compared. An empirical indicator of plant development rate was used for barley: the criterion “the number of days by which the period from shooting to heading of an accession exceeds the minimum across a sample” (DPSH).

Results and conclusions. Early barley accessions with a low norm of responsiveness were identified: k-3772, k-15013, k-15034, k-15036, k-15186, k-15192, k-21803 and k-23785 – they combined weak sensitivity to a short photoperiod and vernalizing temperatures, so they are promising for breeding in regions where the length of the growing season is a limiting factor. The effect of the responses of barley accessions from Dagestan to vernalization and a short photoperiod on the duration of the period from shooting to heading was on average 8 (5.1–10.6) days and on their earliness *per se* 6 (4.8–8.2) days. Paratypic variability reflects the range of variation for these indicators. In Dagestan, vernalization temperatures and insensitivity to a short day are the main factors determining the earliness of local barleys in their native environment.

Key words: *Hordeum vulgare* L., environmental conditions, norm of responsiveness, earliness.

Введение

Успехи в создании коммерческих сортов ячменя культурного (*Hordeum vulgare* L.) обусловлены высокой экологической пластичностью культуры. Различия сортов по продолжительности вегетационного периода связаны с адаптивностью к различным климатическим факторам (Lukyanova et al., 1990).

Продолжительность развития растений ячменя от всходов до колошения определяется генами, контролирующими тип развития, слабую чувствительность к фотопериоду и собственно скороспелость. Тип развития контролируют локализованные в хромосомах 4 (4H), 7 (5H) и 5 (1H) гены *Sh*, *Sh2* и *Sh3* (Takahashi, Yasuda, 1956, 1971), которые впоследствии были обозначены *VRN-H1*, *VRN-H2*, *VRN-H3*. У ячменя идентифицировано 5 главных генов и 9 локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL), контролирующих период развития до колошения. Среди них локализованные в хромосомах 2 (2H) и 5 (1H) гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response) и детерминирующие реакцию на яровизацию гены *VRN*, локализация которых совпала с положением идентифицированных ранее генов *Sh*. В возделываемых сортах чаще всего идентифицируют аллели *VRN-H1* и *VRN-H2*, а *VRN-H3* встречается редко. Доминантный аллель *Ppd-H1* контролирует быструю реакцию на удлинение фотопериода и раннее колошение в условиях длинного дня; при коротком фотопериоде раннее колошение контролирует доминантный аллель *Ppd-H2*. На фоне генов, детерминирующих фотопериодическую реакцию и тип развития, значимое влияние на продолжительность развития растений оказывают контролирующие собственно скороспелость (*earliness per se*) гены *eps* (Laurie et al., 1994, 1995). Скороспелость (*early maturity*) и слабую чувствительность к фотопериоду детерминируют гены *Eam5*, *Eam6*, *eam7*, *eam8*, *eam9* и *eam10*, которые локализованы в хромосомах 5H, 2H, 6H, 1H, 4H и 3H соответственно (Franckowiak, Lundqvist, 2012).

Дагестан, где на весьма ограниченной территории отмечается множество контрастных почвенно-климатических условий, является одним из наиболее интересных регионов формирования культурных растений (Vavilov, 1957). Изучение примерно половины коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) показало, что среди местных ячменей Дагестана преобладают среднеспелые формы (Batasheva et al., 2014). С использованием молекулярных маркеров структурировано внутривидовое разнообразие дагестанских ячменей, выявлены значительный полиморфизм и гетерогенность большинства форм по устойчивости к вредным организмам (Abdullaev et al., 2014). У растений местного образца из Дагестана к-14891 была выявлена новая мутация в смысловой последовательности гена *eam8* (Abdullaev et al., 2015). Фенотипический скрининг позволил выделить 40 предполагаемых носителей гена *eam8*, являющихся источниками слабой фотопериодической чувствительности (Zveinek, Kovaleva, 2018).

Продолжительность развития от всходов до колошения 265 образцов ячменя из Дагестана изучали при яровом сроке сева в Северо-Западном регионе России (Санкт-Петербург, Пушкин) и озимом – на Северном Кавказе (Дагестан, г. Дербент). Исследованные формы имели высокую норму реакции и были более скороспелыми в Дагестане (Zveinek et al., 2016).

При изучении 172 образцов в яровом посеве дагестанские ячмени на северо-западе страны оказались более скороспелыми по сравнению с югом Дагестана, то есть скороспелость местного ячменя в условиях ареала его обитания определяли главным образом яровизирующие температуры (Zveinek et al., 2020).

Цель настоящих исследований – изучить паратипическую изменчивость и норму реакции признака продолжительность периода «всходы – колошение», а также выявить влияние реакции на яровизацию, чувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости на скорость развития ячменей Дагестана в условиях Северо-Запада России и Южного Дагестана.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили 170 образцов ярового ячменя из Дагестана. Исследования проводили в течение пяти лет в двух эколого-географических зонах: на Северном Кавказе (Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, ДОС ВИР, Южный Дагестан, г. Дербент) и на Северо-Западе России (научно-производственная база «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», ППЛ ВИР, Санкт-Петербург, г. Пушкин).

Для климатических условий расположенной у Каспийского моря ДОС ВИР характерны непродолжительная мягкая зима, ранняя весна, умеренно жаркое сухое лето и влажная теплая осень. Климат в ППЛ характеризуется умеренно холодной зимой и влажным умеренно теплым летом. В таблице 1 приведены погодные условия в период проведения опытов. Очевидны среднесезонные различия по гидротермическому режиму в двух пунктах изучения. Температурный режим на ДОС ВИР в период «всходы – колошение» (апрель, май, июнь) по годам изучения мало различался и был выше среднесезонных данных. Хорошей влагообеспеченностью выделялся 2013 г. Засушливыми месяцами оказались апрель и июнь в 2012 г., а также май в 2014–2017 гг. Температура воздуха во время проведения опытов в ППЛ ВИР (май, июнь, июль) была выше среднесезонных данных в 2012–2016 гг., а полевой сезон 2017 г. оказался прохладным. Низкая влагообеспеченность на северо-западе наблюдалась в 2012 г., в начале полевых сезонов 2016 и 2017 г., а также и июле 2014 г.; существенное переувлажнение отмечено в июле 2016 и 2017 г. Среднемесячная температура воздуха в начале вегетации («всходы», «кущение») в ППЛ ВИР (май) оказалась выше, чем в апреле на ДОС ВИР, а в период «колошение» – наоборот. Обеспеченность влагой в ППЛ ВИР была всегда выше. Таким образом, условия проведения экспериментов существенно различались: ППЛ ВИР – яровизирующих температур нет (яровой посев), длинный день, низкие положительные температуры и высокое количество осадков в период вегетации; ДОС ВИР – яровизирующие температуры есть (озимый посев) либо отсутствуют (яровой посев), короткий день, для гидротермического режима характерны высокие положительные температуры и низкое количество осадков.

Сравнивали 12 выборок образцов ячменя при озимом и яровом сроках посева, а также 20 выборок, изученных при яровом посеве на ДОС ВИР и в ППЛ ВИР. Объемы выборок представлены в таблицах 2 и 3. При озимом посеве на ДОС ВИР образцы высевали вручную в начале декабря (2012 г.) и в третьей декаде октября (2013–2014 гг.) на делянках площадью 1 кв. м. Яровой посев на ДОС ВИР

Таблица 1. Погодные условия в период «всходы – колошение» ячменя
Table 1. Weather conditions during the shooting-to-heading period of barley

Годы изучения	Параметры	Метеорологические условия вегетации					
		Апрель	Май		Июнь		Июль
		ДОС ВИР	ППЛ ВИР	ДОС ВИР	ППЛ ВИР	ДОС ВИР	ППЛ ВИР
2012	Температура, °С	13,5	13,5	19,6	16,3	24,8	20,9
	Сумма осадков, мм	2,3	16,7	21	27,7	6,4	17,4
2013	Температура, °С	11,7	16,3	18	21,6	23,7	20,7
	Сумма осадков, мм	52	80,3	19	55,8	21	90,8
2014	Температура, °С	11	15,8	19,9	17	23,9	22,4
	Сумма осадков, мм	20	67,9	14	86,9	48	21,4
2016	Температура, °С	13	17,5	18,2	18	23,5	19,6
	Сумма осадков, мм	14,7	17,8	15,3	63,8	54,8	174,2
2017	Температура, °С	10,5	9,4	17,1	13,6	22,5	16,5
	Сумма осадков, мм	16,1	13,4	15,9	68,5	34,5	122,5
Средние многолетние	Температура, °С	9,1	11,3	15,9	15,7	21,3	18,8
	Сумма осадков, мм	19	46	25	71	18	79

Таблица 2. Статистические показатели критерия ППВК образцов ячменя, реагирующих на яровизацию
Table 2. Statistical parameters of the DPSH criterion for barley accessions responding to vernalization

Год и срок сева	«Превышение периода “всходы – колошение” над его минимальным значением» (ППВК), дни				Реакция на яровизацию, дни
	Объем выборки	Размах варьирования	Среднее, ошибка средней	Стандартное отклонение	
2012, озимый посев	77	2 – 16	6,5 ± 0,3	2,86	10,6*
2016, яровой посев		5 – 34	17,1 ± 0,7	5,74	
2012, озимый посев	103	0 – 16	5,8 ± 0,3	2,56	6,9*
2017, яровой посев		8 – 18	12,7 ± 0,2	2,23	
2013, озимый посев	74	0 – 15	7,7 ± 0,3	2,45	10,3*
2016, яровой посев		8 – 34	19,1 ± 0,5	4,67	
2013, озимый посев	94	1 – 13	8,1 ± 0,2	2,20	5,3*
2017, яровой посев		8 – 18	13,4 ± 0,2	2,00	
2014, озимый посев	70	0 – 17	9,9 ± 0,3	2,78	9,3*
2016, яровой посев		3 – 34	19,2 ± 0,6	4,71	
2014, озимый посев	62	0 – 13	8,4 ± 0,3	2,74	5,1*
2017, яровой посев		6 – 18	13,5 ± 0,3	2,28	

* – различия по скороспелости между образцами, выращенными при разных сроках сева, существенны при $P = 0,001$

* – differences in earliness between the accessions grown under different sowing schedules are statistically significant at $P = 0.001$

Таблица 3. Статистические показатели критерия ППВК образцов ячменя, реагирующих на фотопериод
Table 3. Statistical parameters of the DPSH criterion for barley accessions responding to photoperiod

Место, год изучения	«Превышение периода “всходы – колошение” над его минимальным значением» (ППВК), дни				Реакция на фотопериод, дни
	Объем выборки	Размах варьирования	Среднее, ошибка средней	Стандартное отклонение	
ППЛ ВИР 2012	53	0–17	9 ± 0,6	4,10	9,1*
ДОС ВИР 2016		0–34	18,1 ± 0,8	5,74	
ППЛ ВИР 2012	53	0–16	7,3 ± 0,4	3,00	5,5*
ДОС ВИР 2017		9–16	12,8 ± 0,3	1,95	
ППЛ ВИР 2013	53	0–12	6,4 ± 0,4	3,10	9,5*
ДОС ВИР 2016		4–31	15,9 ± 0,7	5,34	
ППЛ ВИР 2013	37	0–8	2,4 ± 0,4	2,31	4,7*
ДОС ВИР 2017		4–11	7,1 ± 0,3	1,87	
ППЛ ВИР 2014	62	0–18	6 ± 0,5	3,96	10,7*
ДОС ВИР 2016		3–34	16,7 ± 0,9	6,73	
ППЛ ВИР 2014	78	0–15	5,6 ± 0,4	3,14	6,6*
ДОС ВИР 2017		6–16	12,2 ± 0,2	2,49	
ППЛ ВИР 2016	65	3–17	10,1 ± 0,3	2,71	8,8*
ДОС ВИР 2016		7–34	18,9 ± 0,6	4,89	
ППЛ ВИР 2016	59	3–13	8,6 ± 0,3	2,28	4,6*
ДОС ВИР 2017		10–16	13,2 ± 0,3	1,89	
ППЛ ВИР 2017	78	2–15	7,8 ± 0,3	2,84	10,2*
ДОС ВИР 2016		7–34	18 ± 0,6	5,28	
ППЛ ВИР 2017	112	1–12	6,8 ± 0,2	2,13	5,8*
ДОС ВИР 2017		6–17	12,6 ± 0,2	2,33	

* – различия по скороспелости между образцами, выращенными при разных сроках сева, существенны при $P = 0,001$

* – differences in earliness between the accessions grown under different sowing schedules are statistically significant at $P = 0.001$

осуществляли в конце апреля, в ППЛ ВИР – в первой половине мая. Фазу полных всходов отмечали датой, когда на поверхности почвы показались развернувшиеся в верхней части листочки более 75% растений на делянке. Колошение отмечали при выдвигении колоса из влагалища последнего листа наполовину. Колошение считали полным при выколашивании 75% растений (Loskutov et al., 2012).

Для корректного сравнения скорости развития экспериментальных выборок образцов ячменя в различных эколого-географических зонах рассчитывали критерий «превышение периода “всходы – колошение” данного образца над его минимальным значением по выборке» (ППВК), то есть из значения скорости развития образца до колошения вычитали минимальное, которое наблюдали по всем изученным в данном пункте образцам (Zveinek et al., 2016).

Для расчета статистических показателей использовали программу Excel, достоверность различий определяли с помощью t -критерия Стьюдента (Dospikhov, 1985).

Результаты и обсуждение

Для оценки влияния яровизирующих температур на скороспелость ячменя сравнивали 6 выборок одних и тех же яровых образцов, высевавшихся на ДОС ВИР при озимом и яровом сроках сева. Эти выборки представляют собой совокупность форм, различающихся по реакции на яровизацию. Для вычленения таких форм нашли разность между ППВК каждого образца при озимом и яровом посеве и полученный ряд распределили в две группы (рис. 1): 1 – реагируют на яровизацию (ППВК образцов при озимом севе на 3 и более дней меньше, чем при яровом); 2 – не реагируют на яровизацию (ППВК образцов при озимом севе на 3 и более дней больше, чем при яровом, включая «нулевую точку» 0 ± 2 дня).

Сравнили 6 выборок реагирующих на яровизацию образцов и рассчитали числовое значение их реакции. Для этого находили разность между средними значениями ППВК выборок при яровом и озимом сроках сева. Реакция на яровизацию колебалась от 5,1 до 10,6 дней

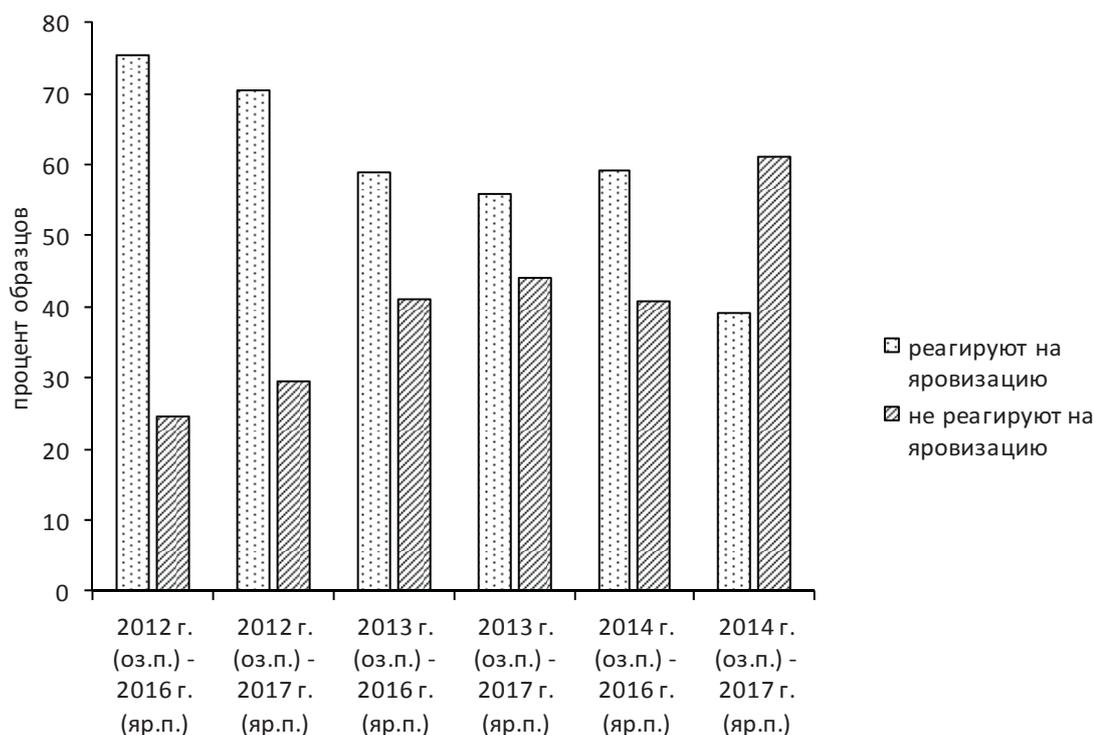


Рис. 1. Паратипическая изменчивость реакции на яровизацию образцов ячменя из Дагестана

Fig. 1. Paratyptic variability of the vernalization response in barleys from Dagestan

(см. табл. 2). Средние значения ППВК выборок при яровом и озимом посеве достоверно различались. Все сравниваемые выборки образцов, выращенных при яровизирующих температурах, оказались значительно более скороспелыми.

Для определения влияния чувствительности к короткому фотопериоду на скорость развития ячменя сравнивали 10 выборок одних и тех же яровых образцов, изученных на ДОС ВИР и в ППЛ ВИР при яровом сроке сева (рис. 2). Использовали такой же методический подход, что и при изучении реакции на яровизацию. Нашли разность между ППВК для каждого образца, изученного на ДОС ВИР (короткий день) и в ППЛ ВИР (длинный день), а затем полученный ряд распределили в 2 группы (см. рис. 2): 1 – чувствительные к короткому фотопериоду (ППВК образцов на ДОС ВИР на 3 и более дней больше, чем на ППЛ ВИР); 2 – слабочувствительные к короткому фотопериоду (ППВК образцов на ДОС ВИР на 3 и более дней меньше, чем на ППЛ ВИР, включая «нулевую точку» 0 ± 2 дня).

Сравнили 10 выборок, составленных из реагирующих на короткий день образцов ячменя, и рассчитали числовое значение реакции. Для этого находили разность между средними значениями ППВК выборок образцов ячменя, вегетировавших при коротком (ДОС ВИР) и длинном (ППЛ ВИР) дне.

Влияние короткого дня на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана весьма очевидно: все выборки чувствительные к короткому фотопериоду форм характеризуются высокой скороспелостью в условиях длинного дня (см. табл. 3). Скорость развития ячменя на ДОС ВИР (короткий день) во всех случаях была медленнее, чем в ППЛ ВИР (длинный день). Реакция на фотопериод варьирует от 4,7 до 10,7 дней.

Для определения влияния генов собственно скороспелости на продолжительность развития от всходов до колошения изучили 12 выборок, составленных из реагирующих на яровизацию и короткий фотопериод форм

(табл. 4). Как указывалось выше, скорость развития ячменя до колошения (СР) определяется генами, контролирующими реакцию на яровизацию (ЯР), слабую чувствительность к фотопериоду (ФП) и собственно скороспелость (СС), следовательно $СС = СР - (ЯР + ФП)$.

Показатели реакции на яровизацию и фотопериод рассчитывали на основе средних значений ППВК двух выборок (см. табл. 2, 3), поэтому формула расчета собственно скороспелости принимает следующий вид:

$$СС = СР/2 - (ЯР + ФП).$$

Например, собственно скороспелость образцов ячменя, рассчитанная на основе информации по выборкам ДОС ВИР 2012 (озимый посев), ДОС ВИР 2016 (яровой посев) и ППЛ ВИР 2012 (яровой посев), такова:

$$СС = (6,5 + 17,1 + 9 + 18,1)/2 - (10,6 + 9,1) = 5,7 \text{ (см. табл. 4)}.$$

Размах варьирования по всем 12 изученным выборкам для реакции на яровизацию составил 5,1–10,6 дня, в среднем $7,9 \pm 1,1$ дня, стандартное отклонение равнялось 2,47; реакция на фотопериод варьировала от 4,7 до 10,7 дней, в среднем $7,7 \pm 1,1$ дня почти при таком же стандартном отклонении (2,41); размах варьирования собственно скороспелости по 12 выборкам составил 4,8–8,2 дня, в среднем $6,2 \pm 0,5$ дня при стандартном отклонении 0,54. Таким образом, на скорость развития изученных в Пушкине и Дербенте выборок образцов ячменя влияли следующие признаки: реакция на яровизацию и короткий фотопериод (≈ 8 дней), а также собственно скороспелость (≈ 6 дней).

Для дагестанских ячменей характерна значительная паратипическая изменчивость, то есть высокая норма реакции; при этом преобладают формы, реагирующие на яровизацию и короткий фотопериод, что и определяет скорость развития ячменя из Дагестана (см. табл. 2, 3). Вместе с тем выделена и группа образцов, слабо реагирующих в течение пяти лет изучения на яровизацию и короткий фотопериод (табл. 5, 6).

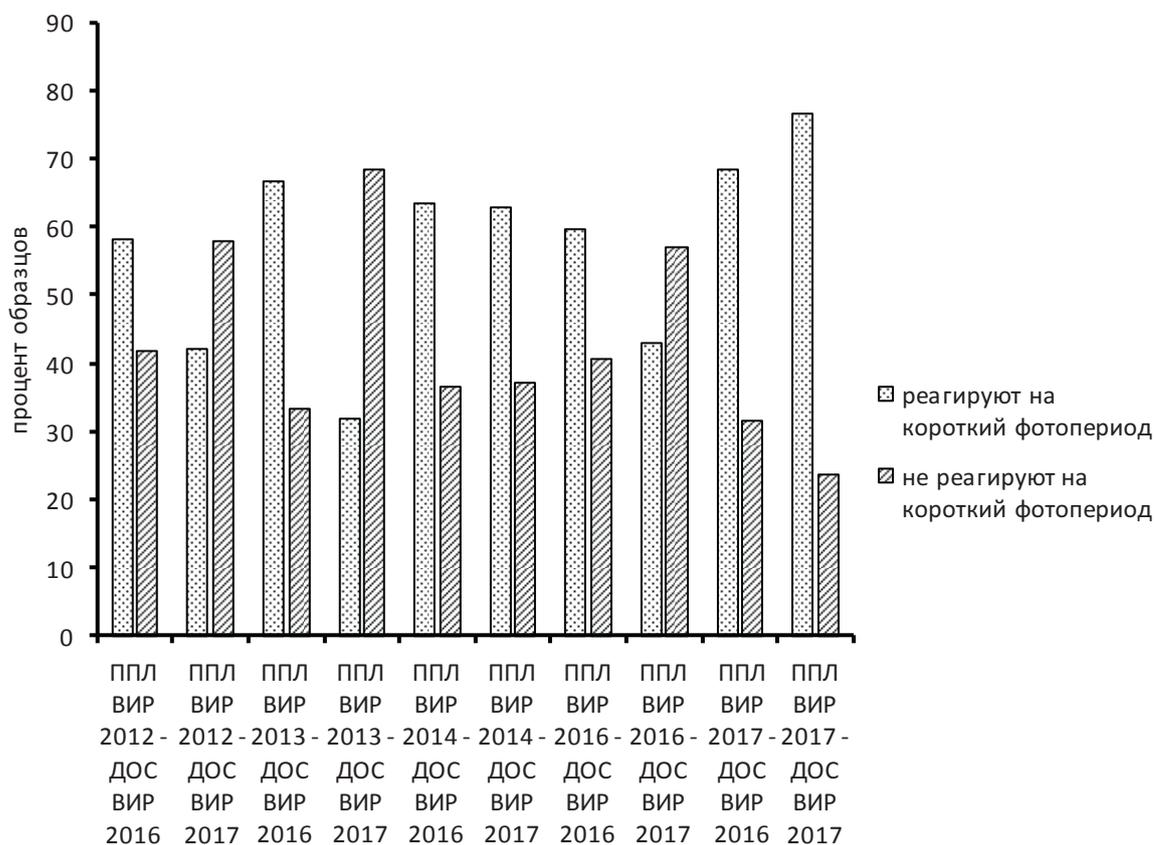


Рис. 2. Паратипическая изменчивость реакции на фотопериод образцов ячменя из Дагестана

Fig. 2. Paratyptic variability of the photoperiod response in barleys from Dagestan

Таблица 4. Собственно скороспелость образцов ячменя

Table 4. Earliness *per se* of barley accessions

Место, годы изучения	Суммируемое ППВК по выборкам, дни	Реакция на яровизацию и фотопериод, дни	Собственно скороспелость, дни
ДОС ВИР 2012 (оз.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	6,5 + 17,1	10,6	5,7
ППЛ ВИР 2012 (яр.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	9 + 18,1	9,1	
ДОС ВИР 2012 (оз.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	5,8 + 12,7	6,9	6,9
ППЛ ВИР 2012 (яр.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	7,3 + 12,8	5,5	
ДОС ВИР 2013 (оз.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	7,7 + 19,1	10,3	4,8
ППЛ ВИР 2013 (яр.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	6,4 + 15,9	9,5	
ДОС ВИР 2013 (оз.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	8,1 + 13,4	5,3	5,5
ППЛ ВИР 2013 (яр.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	2,4 + 7,1	4,7	
ДОС ВИР 2014 (оз.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	9,9 + 19,2	9,3	5,9
ППЛ ВИР 2014 (яр.п.) – ДОС ВИР 2016 (яр.п.)	6 + 16,7	10,7	
ДОС ВИР 2014 (оз.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	8,4 + 13,5	5,1	8,2
ППЛ ВИР 2014 (яр.п.) – ДОС ВИР 2017 (яр.п.)	5,6 + 12,2	6,6	

Таблица 5. Образцы ячменя, не реагирующие на яровизацию, с низкой нормой реакции
Table 5. Barley accessions with a low norm of responsiveness that did not respond to vernalization

№ по каталогу ВИР	Показатель реакции на яровизацию, дни						Аллельное состояние генов*		
	2012, озимый посев – 2016, яровой посев	2012, озимый посев – 2017, яровой посев	2013, озимый посев – 2016, яровой посев	2013, озимый посев – 2017, яровой посев	2014, озимый посев – 2016, яровой посев	2014, озимый посев – 2017, яровой посев	Vrn-H1	Vrn-H2	Vrn-H3
3772	-	-	6	1	5	0	R	D	R
11458	2	1	8	7	7	6	R	D	D
11462	-1	-2	4	2	4	2	R	D	D
11475	6	2	8	4	9	5	R	D	R
14154	-	-1	-	3	-	7	R	D	R
15013	0	0	0	0	6	6	R	D	D
15021	-2	-2	-2	-2	4	4	R	D	R
15034	-	-	4	-2	8	2	R	D	R
15036	6	2	3	-1	7	3	R	D	R
15177	-2	0	5	7	5	7	D	D	D
15183	-2	1	1	6	4	9	D	D	D
15186	4	0	3	-1	5	1	D	D	D
15192	8	6	6	4	5	3	R	D	R
15979	-	-2	1	5	-	1	-	D	R
17430	0	-2	5	2	7	4	-	R, D	R
17438	0	-2	7	5	7	5	R	D	R
17908	-	5	-	3	-	4	R	D	R
18171	-	-	5	0	6	1	R	D	R
21745	-	-	3	2	4	3	D	R	D
21803	3	1	0	-2	3	1	R	D	R
21805	0	-	-	-2	6	-1	R	D	R
21809	-	-	4	1	1	-2	-	D	R
21821	-	-2	-	-2	-	-1	R	D	R
21822	-	1	-	2	-	2	-	R, D	D
23785	-	-	3	-1	5	-1	R	D	R
30082	2	-1	0	-2	3	0	D	R	D
30091	-	-	-	5	-	6	R	D	D

Примечание: «-» – образец не был в опыте;

* – информация по аллельному состоянию генов (R – рецессивный, D – доминантный) приводится по Каталогу мировой коллекции ВИР (Abdullaev et al., 2017)

Note: “-” means that the accession was not included in the experiment;

* – information on the allelic status of the genes (R – recessive, D – dominant) is presented according to the Catalogue of the VIR Global Collection (Abdullaev et al., 2017)

Таблица 6. Образцы ячменя с низкой нормой реакции, слабочувствительные к фотопериоду
Table 6. Barley accessions with a low norm of responsiveness, weakly sensitive to photoperiod

№ по каталогу ВИР	Показатель реакции на фотопериод, дни										Аллельное состояние генов*		
	ППЛ ВИР 2012, ДОС ВИР 2016	ППЛ ВИР 2012, ДОС ВИР 2017	ППЛ ВИР 2013, ДОС ВИР 2016	ППЛ ВИР 2013, ДОС ВИР 2017	ППЛ ВИР 2014, ДОС ВИР 2016	ППЛ ВИР 2014, ДОС ВИР 2017	ППЛ ВИР 2016, ДОС ВИР 2016	ППЛ ВИР 2016, ДОС ВИР 2017	ППЛ ВИР 2017, ДОС ВИР 2016	ППЛ ВИР 2017, ДОС ВИР 2017	<i>Eam8</i>	<i>PPD-H1</i>	<i>PPD-H2</i>
3772	7	2	-	-	-	-	7	-	4	-1	R	R	D
14891	9	-	-	-	-	-	4	-	0	-	R	R	D
14894	-	-1	-	-	-	-	-	0	-	-2	R	R	D
15008	-	-	-	-	11	12	0	1	-	-	R	R	D
15013	6	6	-	-	1	1	0	0	0	0	D	D	R
15022	-	-	3	-1	-	-	-	-	1	-	R	R	D
15034	-	0	3	-2	-	-	5	-1	4	-2	R, D	R, D	D
15036	5	1	4	1	-	-	7	3	4	0	R	R	D
15184	-	-2	-	-	0	3	-2	1	-	-2	R	R	D
15186	0	-2	3	0	1	-2	5	1	1	-2	D	R	-
15192	2	0	3	2	18	16	4	2	3	1	D	R	-
17431	1	0	-	-	6	5	1	0	2	1	R	R	D
17910	-	1	-	1	-	-2	-	-1	-	-	R	D	R
18026	-	0	-	12	-	-	-	1	-	-	R	R, D	D
18178	-2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	R	R	D
18179	8	-	-	-	-	-	2	-	3	-	R	R	D
18185	-	6	-	5	5	16	-	2	-	2	D	R	D
18186	-	4	-	2	0	9	-	-1	-	2	R, D	R	-
21756	-	2	0	4	7	10	-	-	-	-	R	R	D
21761	-	-	-	0	-	-	-	0	-	3	R	R	D
21766	6	-2	5	-2	7	-1	7	-1	1	-2	R	R	D
21767	-1	-2	5	4	6	4	1	-1	-2	-2	D	R	D
21803	0	-2	2	1	-	-	0	-2	-1	-2	D	R	D
21809	7	4	8	1	9	6	6	3	-2	-2	D	R	D
23785	6	2	-	-	-	-	7	1	-	-	R, D	R	D
30082	5	2	-	-	7	4	3	0	7	4	D	R	R

Примечание: «-» – образец не был в опыте; * – информация по аллельному состоянию генов (R – рецессивный, D – доминантный) приводится по Каталогу мировой коллекции ВИР (Abdullaev et al., 2017)

Note: “-” means that the accession was not included in the experiment; * – information on the allelic status of the genes (R – recessive, D – dominant) is presented according to the Catalogue of the VIR Global Collection (Abdullaev et al., 2017)

Показавшие низкую норму реакции образцы слабо чувствительны к короткому фотопериоду (ППВК образцов на ДОС ВИР на 3 и более дней меньше, чем в ППЛ ВИР, включая «нулевую точку» 0 ± 2 дня) и (или) не реагируют на яровизацию (ППВК образцов при озимом севе

на 3 и более дней больше, чем при яровом, включая «нулевую точку» 0 ± 2 дня).

Выявлено 27 не реагирующих на яровизацию и 26 слабочувствительных к фотопериоду образцов ячменя с низкой нормой реакции (см. табл. 5, 6), которые пред-

ставляют интерес для селекции на скороспелость в тех регионах, где длина вегетационного периода является лимитирующим фактором. Особый интерес представляют образцы к-3772, к-15013, к-15034, к-15036, к-15186, к-15192, к-21803, к-23785 и к-30082, сочетающие оба признака. Доминантный аллель гена *Vrn-H2* является определяющим в контроле типа развития ячменя (см. табл. 5). Данный локус содержит серию множественных аллелей (Takahashi, Yasuda, 1956), которые могут контролировать разнообразную реакцию на яровизацию. В наших опытах выделенные образцы ячменя не реагируют на яровизирующие температуры. Слабая чувствительность к короткому фотопериоду дагестанских образцов ячменя подтверждают и результаты генетического изучения (см. табл. 6). Рецессивный аллель гена *Eam8* и доминантный аллель *PPD-H2* детерминируют слабую чувствительность к короткому фотопериоду, а доминантный аллель *PPD-H1* ускоряет развитие ячменя на длинном дне. Разные генетические системы дополняют друг друга. В течение пяти лет в обоих пунктах изучения образец к-15013 был самым скороспелым среди всей коллекции дагестанских ячменей.

Заключение

Ячмени Дагестана сильно подвержены паратипической изменчивости. Среди них выявлено 27 не реагирующих на яровизацию форм, а 26 слабочувствительны к короткому фотопериоду. Девять образцов (к-3772, к-15013, к-15034, к-15036, к-15186, к-15192, к-21803, к-23785 и к-30082) сочетают оба признака и характеризуются низкой нормой реакции. Выделенные формы являются источниками скороспелости и представляют интерес для селекции в регионах, где длина вегетационного периода является лимитирующим фактором.

Показано, что на продолжительность развития от всходов до колошения образцов ячменя из Дагестана, изученных в Северо-Западном регионе России (Санкт-Петербург, Пушкин) и Северном Кавказе (Дагестан, г. Дербент), оказывают влияние реакция на яровизацию и короткий фотопериод (в среднем – 8 дней), а также собственно скороспелость (6 дней). Варьирование данных признаков составляло 5,1–10,6 дня, 4,7–10,7 дня и 4,8–8,2 дня соответственно. Паратипическая изменчивость отражает размах варьирования этих показателей. Установлено, что яровизирующие температуры и слабая чувствительность к короткому дню обуславливают скороспелость местных форм ячменя в Дагестане.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

References / Литература

- Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Zveinek I.A., Koshkin V.A., Anisimova I.N., Radchenko E.E. Identification of barley accessions from Dagestan carrying the *eam8* gene. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2015;54:75-79. [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;54:75-79).
- Abdullaev R.A., Batasheva V.A., Alpatieva N.A., Kononova G.S., Kovaleva O.N., Novikova L.Yu. et al. Genetic diversity of Dagestani barley landraces. *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(6):399-403. DOI: 10.3103/S1068367414060020
- Abdullaev R.A., Batasheva V.A., Radchenko E.E., Zveinek I.A., Alpatieva N.V., Kovaleva O.N. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 846. Barley. Agrobiological description of barley accessions from Dagestan. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Баташева В.А., Радченко Е.Е., Звейнек И.А., Алпатьева Н.В., Ковалева О.Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 846. Ячмень. Агробиологическая характеристика образцов ячменя из Дагестана. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Batasheva V.A., Radchenko E.E., Abdullaev R.A. Early ripeness of barley in Dagestan. *Problemy razvitiya APK regiona = Problems of Regional Agroindustrial Complex Development*. 2014;4(20):8-10. [in Russian] (Баташева В.А., Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А. Скороспелость местных ячменей Дагестана. *Проблемы развития АПК региона*. 2014;4(20):8-10).
- Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспихов В.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Franckowiak J.D., Lundqvist U. Descriptions of Barley Genetic Stocks for 2012. *Barley Genetics Newsletter*. 2012;42:36-793.
- 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;72(6):619-627. DOI: 10.1038/hdy.1994.85
- 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;38(3):575-585. DOI: 10.1139/g95-074
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektsii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Lukyanova M.V., Trofimovskaya A.Y., Gudkova G.N., Terenteva I.A., Jarosh N.P. Cultivated Flora of the USSR. Vol. 2, Pt 2. Barley (Yachmen). V.D. Kobylansky, M.V. Lukyanova (eds). Leningrad: Agropromizdat; 1990. [in Russian] (Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н., Терентьева И.А., Ярош Н.П. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 2. Ячмень / под ред. В.Д. Кобылянского, М.В. Лукьяновой. Ленинград: Агропромиздат; 1990).

- Takahashi R., Yasuda S. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. *Berichte des Ohara Instituts für Landwirtschaftliche Biologie, Okayama Universität*. 1956;10:245-308.
- Takahashi R., Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley. In: R.A. Nilan (ed.). *Barley Genetics II: Proceedings of the 2nd International Barley Genetics Symposium*. Pullman, WA: Washington State University; 1971. p.388-408.
- Vavilov N.I. World resources of cereals, grain leguminous crops and flax and their utilization in plant breeding. Agroecological survey of the principal field crops. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1957. [in Russian] (Вавилов Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обзора важнейших полевых культур. Москва; Ленинград: АН СССР; 1957).
- Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Batasheva B.A., Radchenko E.E. Paratypic variability of the period between shooting and earing stages of Dagestanian barleys. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(2):73-81 [in Russian] (Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Баташева Б.А., Радченко Е.Е. Паратипическая изменчивость периода всходы–колошение ячменей Дагестана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(2):73-81).
- Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Batasheva B.A., Radchenko E.E. Variability of the period between germination and heading in spring barley accessions from Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(1):24-29. [in Russian] (Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Баташева Б.А., Радченко Е.Е. Изменчивость периода «всходы – колошение» яровых образцов ячменя из Дагестана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(1):24-29). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-1-24-29
- Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Screening of local barley accessions for sensitivity to photoperiod. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):179-187. [in Russian] (Звейнек И.А., Ковалева О.Н. Скрининг образцов местных ячменей на чувствительность к фотопериоду. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):179-187). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-179-187

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Баташева Б.А., Радченко Е.Е. Влияние реакции на яровизацию, чувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана от всходов до колошения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):24-33. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-24-33

Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Batasheva B.A., Radchenko E.E. The effect of responses to vernalization, photoperiodism, and earliness *per se* of barley accessions from Dagestan on the duration of the period from shooting to heading. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):24-33. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-24-33

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-2-24-33>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Zveinek I.A. <https://orcid.org/0000-0003-1236-6408>

Abdullaev R.A. <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Batasheva B.A. <https://orcid.org/0000-0002-2266-281X>

Radchenko E.E. <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>