

УДК 633.16:631.523

**И. А. Звейнек,
О. Н. Ковалева**

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

Ключевые слова:

ячмень, скрининг,
нечувствительность к короткому
фотопериоду, ген *eam8*

Поступление:

03.09.2018

Принято:

19.09.2018

**СКРИНИНГ ОБРАЗЦОВ МЕСТНЫХ ЯЧМЕНЕЙ
НА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ФОТОПЕРИОДУ**

Актуальность. Скороспелость ячменя является важным признаком для повышения урожайности данной культуры, особенно в зонах возделывания, где абиотические факторы являются определяющими. Работа посвящена выявлению гена *eam8* у местных образцов ячменя коллекции генетических ресурсов ВИР. Данное исследование позволит выделить источники слабой чувствительности к фотопериоду для использования в селекции.

Материалы и методы. В условиях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Федерального исследовательского центра Всероссийский Институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург) исследовано 1460 местных образцов ячменя из 26 стран с коротким световым периодом вегетации. Данные страны входят в пять центров разнообразия ячменя: Абиссинский, Переднеазиатский, Средиземноморский, Среднеазиатский, Новосветский. Эксперименты проводили в климатической камере THERMO 818 (3751). Семена ячменя высевали в кюветы с увлажненной ватой, которые после появления всходов помещали в камеру, где растения находились до стадии второго листа при 10-часовом фотопериоде и температурном режиме с низкой дневной (+8°C) и высокой ночной (+25°C) температурой. Маркерным признаком экспрессии гена *eam8* служила желтая окраска проростка. В качестве стандарта использовали два сорта – нечувствительный к фотопериоду сорт 'Mari Svalofs' (к-19354; var. *nutans* Schübl.; генотип *eam8eam8*) и реагирующий на короткий день сорт 'Белогорский' (к-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel; генотип *Eam8Eam8*).

Результаты и выводы. В результате фенотипического скрининга выборки образцов ячменя из 26 стран с коротким фотопериодом выявлено: 1379 форм с генотипом *Eam8Eam8* (чувствительных к короткому дню), 44 образца – с генотипом *eam8eam8* (нечувствительных к короткому фотопериоду) и 37 гетерогенных образцов. По частоте форм с геном *eam8* выделяются местные ячмени из Дагестана (15,9%). Кроме того, Переднеазиатский и Среднеазиатский центр разнообразия ячменя выделились по встречаемости местных образцов с рецессивным аллелем гена *Eam8*. Образцы с генотипом *eam8eam8*, а также гетерогенные формы могут служить источниками скороспелости в регионах с коротким световым днем. Поиск данных образцов для селекции коммерческих сортов ячменя следует проводить в странах с горным ландшафтом и коротким световым днем.

I. A. Zveynek,
O. N. Kovaleva

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

Key words:

barley, screening, insensitivity to
short photoperiod, the *eam8* gene

Received:

03.09.2018

Accepted:

19.09.2018

SCREENING OF LOCAL BARLEY ACCESSIONS FOR SENSITIVITY TO PHOTOPERIOD

Background. Earliness of barley is an important trait for increasing the yield of this crop, especially in regions where abiotic factors are determinant. This work is dedicated to the identification of the *eam8* gene in local barley accessions from the VIR collection. It would be possible to find sources of weak sensitivity to photoperiod to be used in breeding practice. **Materials and methods.** In Pushkin and Pavlovsk Laboratories of the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR, St. Petersburg), 1460 local barley accessions from 26 countries with a short photoperiod of vegetation were studied. These countries are included in five centers of barley diversity: the Abyssinian, the Near East, the Mediterranean, the Central Asian, and the New World. The experiments were performed in the THERMO 818 (3751) climate chamber. Barley seeds were planted in cuvettes with moistened cotton wool. After the emergence of shoots, they were placed in the climate chamber where the plants remained until the stage of the second leaf with the 10-hour photoperiod and the temperature regime of a low daytime (+8°C) and high nighttime (+25°C) temperatures. Yellow color of a plantlet was the marker for the expression of the *eam8* gene. Two varieties were used as references: 'Mari Svalofs' (k-19354; var. *nutans* Schübl.; Genotype *eam8eam8*) insensitive to photoperiod, and 'Belogorsky' (k-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel; Genotype *Eam8Eam8*) responding to a short day. **Results and conclusions.** Phenotypic screening of barley samples from 26 countries with a short photoperiod resulted in identification of 1379 forms with the *Eam8Eam8* genotype (sensitive to a short day), 44 accessions with the *eam8eam8* genotype (insensitive to a short photoperiod), and 37 heterogeneous accessions. Local barleys from Dagestan demonstrated the highest occurrence of forms with the *eam8* gene (15.9%). The Near East and Central Asian centers of barley diversity were notable for the occurrence of local accessions with the recessive allele of the *Eam8* gene. Accessions with the *eam8eam8* genotype and heterogeneous forms can serve as sources of earliness in regions with short-light days. In order to include such sources in commercial barley cultivar breeding programs, they should be searched for in countries with a mountainous landscape and a short photoperiod.

Введение

Одним из важных признаков в повышении урожайности ячменя является скороспелость, которая особенно актуальна в зонах возделывания, где абиотические факторы являются определяющими.

Время колошения у ячменя в основном контролируется тремя факторами: прежде всего это гены, контролирующие тип развития, нечувствительность к фотопериоду и собственно скороспелость.

Тип развития детерминирован тремя парами генов: *sh*, *Sh2* и *Sh3* (впоследствии обозначены как *VRN-H1*, *VRN-H2*, *VRN-H3*); любое сочетание этих генов ответственно за яровой тип развития. Озимый тип развития может быть при генотипе *ShShsh2sh2sh3sh3*, так как гены *Sh2* и *Sh3* эпистатичны 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 (4Н), 7 (5Н) и 5 (1Н) соответственно (Takahashi, Yasuda, 1956).

D. A. Laurie с соавторами идентифицировали 5 главных генов и 8 локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL), контролирующих время колошения у ячменя (Laurie et al., 1994; 1995). Среди них гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response), локализованные в хромосомах 2 (2Н) и 5 (1Н) соответственно. Ген *Ppd-H1* контролирует межфазный период всходы-колошение у ячменя при длинном дне, второй ген *Ppd-H2* – при коротком. 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 5Н, 2Н, 6Н, 1Н, 4Н и 3Н (Franckowiak, Lundqvist, 2012). S. Faure с соавторами (2007) показали, что ген *Eam8* является ячменным ортологом гена регулятора циркадных часов раннего цветения (*ELF 3*) *Arabidopsis thaliana* и продемонстрировали, что мутация *eam8* ускоряет переход от вегетативного к репродуктивному росту и развитию соцветия. Мутация *Eam8* приводит, вероятно, к образованию дефектного белка и, как следствие – нечувствительности растения к фотопериоду и раннему созреванию. К настоящему времени известно 87 мутантов, у которых идентифицировано 20 рецессивных аллелей. У мутантов найдены делеции, инверсии и замены нуклеотидов как в смысловой области гена, так и в интронах (Zakhrabekova et al., 2012). Широко используемые в селекции скороспелые нечувствительные к фотопериоду сорта ‘Maja’ и ‘Maria’ являются индуцированными мутантами, полученными в 1941 г. и 1951 г. соответственно, а сорта ‘Kinai 5’, ‘Kagoshima Gold’ и ‘Русский ранний’ – естественными формами ячменя.

Японскими исследователями выявлено, что при 10-часовом фотопериоде и низкой дневной (+10°C) и высокой ночной (+20°C) температуре ген *eam8* (*ea_k*), плейотропно влияет на гены, контролирующие желтую окраску проростков ячменя (Yasuda, 1977). Данный факт может быть использован для скрининга коллекции ячменя на слабую чувствительность к фотопериоду. Ранее нами при фенотипическом скрининге местных образцов из Дагестана выделен источник слабой фотопериодической чувствительности – образец к-14891 (Zveynek et al., 2013). При анализе ДНК у растений этого образца обнаружили новую, ранее не описанную, мутацию в смысловой последовательности гена *eam8*, обусловленную делецией единичного нуклеотида (Abdulaev et. al., 2015).

Настоящая работа посвящена поиску местных форм ячменя, в генотипе которых присутствует ген *eam8*, контролирующей нечувствительность к фотопериоду. Выделенные образцы могут быть источниками скороспелости в зонах возделывания ячменя с коротким фотопериодом, а повышенная частота встречаемости форм с геном *eam8* среди образцов из определенных регионов могла бы послужить ориентиром для дальнейшего поиска источников слабой чувствительности к фотопериоду.

Материалы и методы

Экспериментальная работа выполнена в 2012–2017 гг. на НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского Института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова. В изучение было взято 1460 местных образцов ячменя из коллекции генетических ресурсов ВИР. В исследовании представлен материал из 26 стран и регионов с коротким световым периодом, расположенных ниже сороковой широты (табл. 1). В нашем изучении данные страны представлены пятью центрами разнообразия ячменя: Абиссинским, Переднеазиатским, Средиземноморским, Среднеазиатским и Новосветским.

Таблица 1. Происхождение изученных образцов ячменя
Table 1. Origin of the studied barley accessions

Происхождение	Изучено образцов	Число образцов с геном <i>eam8</i>	Встречаемость образцов с геном <i>eam8</i> , %
Россия (Дагестанская АР)	251	40	15,9
Грузия	69	4	5,8
Армения	71	8	11,3
Азербайджан	70	3	4,3
Узбекистан	48	1	2,1
Туркменистан	40	2	5
Таджикистан	61	4	6,6
Сирия	8	0	0
Ирак	5	0	0
Иран	37	5	13,5
Алжир	86	5	5,8
Ливия	5	0	0
Марокко	88	0	0
АРЕ	28	0	0
Эфиопия	213	3	1,4
Мексика	38	0	0
Аргентина	38	2	5,3
Боливия	107	0	0
Бразилия	2	0	0
Венесуэла	3	0	0
Гватемала	3	0	0
Колумбия	15	2	13,3
Перу	128	2	1,6
Уругвай	5	0	0
Чили	2	0	0
Эквадор	34	0	0
Итого:	1460	81	5,5

Эксперименты проводили в климатической камере THERMO 818 (3751), оборудованной дополнительной подсветкой люминесцентными лампами. Семена ячменя высевали в кюветы с увлажненной ватой, которые после появления всходов помещали в камеру, где растения находились до стадии второго листа при 10-часовом фотопериоде и температурном режиме с низкой дневной (+8°C) и высокой ночной (+25°C) температурой. При данных условиях наблюдали более четкую дифференциацию по окраске проростка, чем при описанных в публикации японских исследователей (Yasuda, 1977). Маркерным признаком экспрессии гена *eam8* служила желтая окраска проростка. В качестве стандарта использовали два сорта – нечувствительный к фотопериоду сорт ‘Mari Svalofs’ (к-19354; var. *nutans* Schübl.; генотип *eam8eam8*) и реагирующий на короткий день сорт ‘Белогорский’ (к-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel) (генотип *Eam8Eam8*).

Результаты и обсуждение

В таблице 1 представлены результаты фенотипического скрининга выборок образцов ячменя из 26 стран, для которых характерен короткий фотопериод. Встречаемость местных образцов с рецессивным аллелем гена *Eam8* из представленной линейки стран разнообразна. Лимиты варьирования данного показателя – от 0 до 15,9%. На этом фоне заметно выделяются местные ячмени дагестанского происхождения с максимальным процентом встречаемости интересующих нас форм. Следует также отметить, что в выборках ячменя из стран кавказского региона встречаемость форм с геном *eam8* достаточно высока (4,3–11,3%). В выборках образцов из Таджикистана, Ирана, Алжира, Аргентины и Колумбии фенотипический скрининг позволил выявить от 5,3 до 13,5% носителей аллеля *eam8*. Разочаровал тот факт, что среди достаточно представительной выборки ячменей Эфиопии лишь 1,4% образцов имеют аллель *eam8*. В выборках ячменя из других стран образцы с геном *eam8* не обнаружены (табл. 1).

В результате эксперимента выявили 1379 образцов ячменя с генотипом *Eam8Eam8*, то есть чувствительных к короткому дню, 44 образца – с генотипом *eam8eam8* (слабо чувствительных к короткому фотопериоду) и 37 гетерогенных образцов. Гетерогенные формы могли быть представлены растениями с генотипами *Eam8Eam8*, *Eam8eam8* и *eam8eam8* (табл. 2).

Таблица 2. Образцы ячменя – носители гена *eam8* (Пушкин, 2012–2017 гг.)
Table 2. Barley accessions with the *eam8* gene (Pushkin, 2012–2017)

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Образец	Разновидность	Аллельное состояние гена
1030	Дагестан	Местный	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
1067	”	”	<i>nigrum</i>	<i>eam8eam8</i>
3772	”	”	<i>nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
10471	”	”	<i>intermedium, pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
14891	”	”	<i>nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
14893	”	”	<i>nudideficiens</i>	<i>eam8eam8</i>
14894	”	”	<i>nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
15008	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
15010	”	”	<i>viridi, nudum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
15015	”	”	<i>nudum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
15022	”	”	”	<i>eam8eam8</i>

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Образец	Разновидность	Аллельное состояние гена
15033	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
15034	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
15036	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
15184	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
15185	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
15240	”	Дагестанский 239	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
15242	”	Гибернакулюм 2664	”	<i>eam8eam8</i>
16377	”	Местный	”	<i>eam8eam8</i>
17428	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
17429	”	”	<i>nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
17431	”	”	<i>nutans, pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
17437	”	”	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
17907	”	”	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
17910	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
18025	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
18026	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
18149	”	У-21	”	<i>eam8eam8</i>
18178	”	Местный	<i>nutans, pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
18179	”	”	<i>nutans, ed. nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
18180	”	”	<i>nutans, pallidum, ed. nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
18186	”	”	<i>nutans, submedicum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
21756	”	”	<i>pallidum, viride, nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
21761	”	”	<i>pallidum, nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
21766	”	”	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
21780	”	”	”	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
21812	”	”	<i>nudum, viride, nudideficiens</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
23785	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
23834	”	”	”	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
26293	Дагестан	Местный	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6150	Грузия	”	”	<i>eam8eam8</i>
6154	”	”	<i>nudum</i>	<i>eam8eam8</i>
17492	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
19074	”	”	<i>nutans, pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6504	Армения	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6617	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
6619	”	”	”	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6659	”	”	<i>medicum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6661	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
6683	”	”	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
6685	”	”	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
6689	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
4686	Азербайджан	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
19130	”	”	<i>nutans, medicum, pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
19132	”	”	<i>nutans</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
9239	Узбекистан	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
2893	Туркменистан	”	<i>nigripallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
3101	”	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
3118	Таджикистан	”	<i>coeleste</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>
3139	”	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8 – , eam8eam8</i>

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Образец	Разновидность	Аллельное состояние гена
10859	”	”	<i>himalayense, coeleste</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
14932	”	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
2466	Иран	Fachambari abi.pheise	<i>pallidum, pyramidatum</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
3068	”	Местный	<i>pallidum</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
6772	”	Джоу-спок	”	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
16979	”	Местный	<i>nutans</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
17000	”	”	<i>pallidum</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
7508	Алжир	”	”	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
7510	”	Orge de pays	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
7516	”	Местный	<i>pallidum</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
7517	”	”	”	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
7518	”	”	”	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
3234	Эфиопия	”	”	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
3241	”	”	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
8691	”	”	<i>deficiens</i> , ед. <i>nutans</i>	<i>Eam8</i> –, <i>eam8eam8</i>
15967	Аргентина	Местный	<i>nutans</i>	<i>eam8eam8</i>
15968	”	”	”	<i>eam8eam8</i>
26344	Колумбия	Desconocida 74n/73B	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
26345	”	Boyaca 2n/74A	<i>rikotense</i>	<i>eam8eam8</i>
23302	Перу	Heines 4 zeillige	<i>pallidum</i>	<i>eam8eam8</i>
30383	”	C.I. 11008 Lan	”	<i>eam8eam8</i>

Таблица 3. Распределение образцов с геном *eam8* по центрам разнообразия ячменя (Пушкин, 2012–2017 гг.)

Table 3. Distribution of the accessions with the *eam8* gene over the centers of barley diversity (Pushkin, 2012–2017)

Центры разнообразия	Изучено образцов	Число образцов с геном <i>eam8</i>	Встречаемость образцов с геном <i>eam8</i> , %
Абиссинский	213	3	1,4
Переднеазиатский	461	55	11,9
Средиземноморский	207	5	2,4
Среднеазиатский	199	12	5,8
Новосветский	375	6	1,6
Итого:	1460	81	5,5

Выделенные образцы ячменя с генотипом *eam8eam8* и гетерогенные формы могут представлять интерес как источники слабой чувствительности к короткому фотопериоду (см. табл. 2). В зонах возделывания ячменя, где короткий день является лимитирующим фактором и скороспелость важна как признак, обуславливающий пластичность и адаптивность сортов, данные формы могут быть вовлечены в селекционный процесс. Весьма примечателен тот факт, что на формирование признака нечувствительности к короткому дню, а в конечном итоге и продолжительности вегетационного периода у данных местных образцов, повлияли условия окружающей среды (генотипы данных образцов формировались в условиях короткого дня). На это указывает число выявленных форм, особенно из стран Кавказа, несущих в своем генотипе рецессивные аллели гена *Eam8* (табл. 3).

Изученные образцы из стран, представленных в таблице 1, сгруппировали по центрам разнообразия ячменя (Lukyanova et al., 1990). Необходимость выше

сказанного обусловлена несколькими причинами – подбор местных форм ячменя из стран с коротким световым днем, достаточно высокая выборка образцов из центров разнообразия ячменя, попытка изучить географическое распространение гена *eam8* в соответствии с центрами разнообразия данной культуры.

Как видно из таблицы 3, по представленности и встречаемости местных образцов ячменя с геном *eam8* выделяется Переднеазиатский центр разнообразия, далее следует Среднеазиатский центр. Представленность искомым форм в других центрах разнообразия ячменя заметно ниже. В наших опытах в странах, входящих в Переднеазиатский и Среднеазиатский центры разнообразия ячменя, преобладает горный ландшафт. Возможно, данный фактор повлиял на количество образцов ячменя, имеющих в своем генотипе рецессивный аллель гена *Eam8*. По географическому распространению образцы с геном *eam8* можно расположить следующим образом: Переднеазиатский центр > Среднеазиатский центр > Средиземноморский центр > Новосветский центр > Абиссинский центр. Формирование признака скороспелость у местных образцов ячменя в этих регионах происходит под влиянием короткого дня. Видимо, поиск нечувствительных к короткому фотопериоду форм с геном *eam8* следует проводить в странах и регионах с горной местностью ниже сороковой широты. Следует отметить, что скрининг местных образцов ячменя из коллекции генетических ресурсов ВИР на наличие гена *eam8* перспективен.

Заключение

В результате изучения 1460 форм местного ячменя рецессивный аллель гена *Eam8*, контролирующей слабую чувствительность к короткому фотопериоду, выявлен у 81 образца. Данные формы могут быть использованы в селекции скороспелых коммерческих сортов для регионов с коротким световым периодом. Переднеазиатский и Среднеазиатский центры разнообразия ячменя выделились по частоте образцов с геном *eam8*. Поиск слабо чувствительных к короткому фотопериоду форм с геном *eam8* следует проводить в странах с горным ландшафтом и коротким световым днем.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме по теме: № 0662-2018-0015 «Раскрытие потенциала наследственной изменчивости культурных растений и их диких родичей по агрономическим и хозяйственно важным признакам с использованием полевых методов, выявление источников этих признаков», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710369-4.

References/Литература

- Abdullaev R. A., Alpatova N. V., Zveynek I. A., Koshkin V. A., Anisimova I. N., Radchenko E. E. Identification samples with *eam8* gene among Dagestan barley [in Russian] // Trudy Kubanskogo agrarnogo universiteta. 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).
- Franckowiak J. D., Lundqvist U. Descriptions of barley genetics stocks for 2012 // Barley Genetics Newsletter, 2012, vol. 42, pp. 36–792.
- 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.

- 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
- 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.
- Лукьянова М. В., Трофимовская А. Я., Гудкова Г. Н., Терентьева И. А., Ярош Н. П. Flora of cultivated plants. Vol. II, p. 2. Barley. Leningrad : Agropromizdat., 1990. 421 p. [in Russian] (Лукьянова М. В., Трофимовская А. Я., Гудкова Г. Н., Терентьева И. А., Ярош Н. П. Культурная флора СССР. Т. II, ч. 2. Ячмень. Л.: Агропромиздат, 1990. 421 с.).
- Takahashi R., Yasuda S. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley // *Ber. Ohara Inst.*, 1956, vol. 10, pp. 245–308.
- Zakhrabekova S., Gough S. P., Braumann I., Müller A. H., Lundqvist J., Ahmann K., Dockter C., Matyszczyk I., Kurowska M., Druka A., Waugh R., Graner A., Stein N., Steuernagel B., Lundqvist U., Hansson M. Induced mutations in circadian clock regulator *Mat-a* facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2012, vol. 109, no. 11, pp. 4326–4331.
- Zveinek I. A., Abdullaev R. A., Radchenko E. E., Kovaleva O. N., Batasheva B. A. Identification of the gene *eam8* from Dagestan barley local samples // *Problemy razvitiya APK regiona*. 2013, vol. 15, no. 3 – 15 (15), pp. 23–25 [in Russian] (Звейнек И. А., Абдуллаев Р. А., Радченко Е. Е., Ковалева О. Н., Баташева Б. А. Идентификация гена *eam8* у местных образцов ячменя из Дагестана // *Проблемы развития АПК региона*. 2013. Т. 15, № 3–15 (15). С. 23–25).
- Yasuda S. Linkage of the earliness gene *eak* and its pleiotropic effects under different growth conditions // *Berichte des Ohara Institutes für landwirtschaftliche Biologie. Okayama Universität*, 1977, vol. 17, pp. 15–28.