

ВВЕДЕНИЕ

Основные успехи мировой селекции ячменя связаны с экологической пластичностью этой культуры и ее высокой адаптивностью к местным условиям. В реализации этих факторов важную роль играет скороспелость ячменя.

У ячменя идентифицировано 5 главных генов и 9 локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL), контролирующих время колошения у ячменя (Laurie et al., 1994; 1995). Гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response) локализованы в хромосомах 2Н и 1Н соответственно. Доминантный аллель *Ppd-H1* контролирует быструю реакцию на удлинение фотопериода и раннее колошение в условиях длинного дня. Задержка колошения на длинном дне обусловлена рецессивным аллелем *ppd-H1*. Доминантный аллель *Ppd-H2* при коротком дне ускоряет наступление колошения, рецессивный аллель задерживает колошение. Тип развития детерминируется тремя парами генов: *VRN-H1*, *VRN-H2* и *VRN-H3* (vernalization). Гены *VRN* контролируют потребность растений в яровизации для перехода к колошению и, следовательно, участвуют в регуляции скорости развития ячменя. 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*).

Локализация генов *VRN* совпадает с положением идентифицированных ранее генов *Sh*, *Sh2* и *Sh3* в хромосомах 4 (4Н), 7 (5Н) и 5 (1Н) соответственно (Takahashi, Yasuda, 1956; 1971). Было показано, что гены *Sh2* и *Sh3* эпистатичны по отношению к доминантному аллелю *Sh*, а аллель *sh* имеет аналогичное влияние на рецессивные аллели *sh2* и *sh3*, контролирующие озимый тип развития. В локусе *Sh2* существует серия аллелей, которая контролирует различные градации ярового типа развития от типично ярового до крайне позднеспелого (Takahashi, Yasuda, 1956; 1971).

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). Показано, что доминантный ген *Eam8* является ортологом гена-регулятора чувствительности к фотопериоду *Arabidopsis thaliana* (Faure et al., 2007). Мутация *Eam8* приводит, вероятно, к образованию дефектного белка и, как следствие, – нечувствительности растения к фотопериоду и раннему созреванию.

В настоящем каталоге представлены результаты изучения аллельного разнообразия генов, контролирующих тип развития ячменя (112 образцов), а также гена *Eam8* (2067 образцов). Кроме того, приведены данные о продолжительности межфазного периода всходы-колошение у 710 образцов,

фотопериодической чувствительности (94 образца) и реакции на яровизацию (51 образец).

Идентификацию генов типа развития проводили на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ПЛ ВИР, Санкт-Петербург) у коллекционных образцов ярового, двуручного, полуозимого и озимого ячменя, различающихся по скороспелости. Климатические условия позволяли анализировать расщепление по типу развития ячменя в обычные (летние) и поздние (осенние) сроки, что немаловажно для установления истинного озимого генотипа. Расщепление F₂ гибридов анализировали, разделяя растения на яровые (колошение в обычные и более поздние сроки) и озимые (не выколосившиеся и находящиеся в стадии кущения более 100 дней после всходов). Эталонном озимого типа развития служила изогенная линия ячменя, созданная на основе сорта Haykiso 2. Учет яровых и озимых растений проводили в три срока: в конце июля – начале августа, в начале сентября и в конце сентября. Озимыми считали такие растения, которые, как и озимая эталонная линия, находились в стадии кущения на дату последнего учета. Яровыми считали все остальные растения F₂, которые либо выколосились, либо находились в фазе трубкования. Анализировали 336 F₂ гибридов, полученных от скрещивания 112 сортов с изогенными по генам *sh*, *Sh2* и *Sh3* линиями, созданными на основе озимого сорта Haykiso 2. Тестерные линии скрещивали с анализируемыми формами, используя их в качестве отцовского компонента. Соответствие фактического соотношения фенотипов теоретически ожидаемому оценивали с помощью критерия χ^2 . В таблице 1 использована устаревшая номенклатура генов, контролирующих тип развития ячменя, так как в работе использовали изогенные *Sh*-линии сорта Haykiso 2.

Продолжительность периода всходы-колошение изучали на полях ПЛ ВИР в 1990–1991 гг. Посев проводили в середине мая. 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 (Лоскутов и др., 2012).

В 1990 г. изучали фотопериодическую чувствительность в фотопериодических павильонах отдела генетики и реакцию на яровизацию в полевых условиях. Семена ячменя яровизировали в течение месяца в холодильной камере при + 3°C ... +4°C. Растения выращивали в сосудах с почвой при естественном длинном (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и коротком (13 ч) фотопериодах. Короткий день (КД) создавали, закатывая вагонетки с сосудами в светонепроницаемый павильон, в котором они находились с 21 ч до 10 ч. Растения длинного дня (ДД) оставались в естественных условиях.

Для изучения реакции на яровизацию в поле высаживали по 20 яровизированных и неяровизированных проростков. В течение вегетации отмечали начало колошения и полное колошение растений. По величине задержки колошения устанавливали реакцию на фотопериод и яровизацию. Образцы, у которых колошение на КД задерживалось по сравнению с ДД в пределах 1–8 суток, классифицировали как слабочувствительные к фотопериоду. Разница между датой колошения неяровизированного и яровизированного материала позволяла установить реакцию на яровизацию образцов ячменя.

С помощью фенотипического скрининга изучили аллельное разнообразие гена *eam8* у ячменей из Абиссинского, Восточноазиатского, Переднеазиатского, Средиземноморского, Среднеазиатского, Европейско-Сибирского и Новосветского центров разнообразия ячменя (Лукьянова и др., 1990). Японскими исследователями выявлено, что при десятичасовом фотопериоде, низкой дневной (+10°C) и высокой ночной (+20°C) температуре *eam8* плеiotропно обуславливает желтую окраску проростков (Yasuda, 1977). Скрининг 607 образцов ячменя с целью идентификации гена *eam8* осуществляли в 1990 г. в климатической камере Пка. Ячмень высевали в кюветы с почвой, которые после появления всходов помещали в камеру с упомянутыми выше условиями. Маркерным признаком экспрессии гена служила желтая окраска проростка. Контролями являлись сорт Mari Svalofs (*eam8eam8*) и реагирующий на короткий день сорт Белогорский (*Eam8Eam8*). В 2012–2017 гг. скрининг 1460 образцов проводили в климатической камере THERMO 818 (3751). При этом семена высевали в кюветы с увлажненной ватой, которые после появления всходов помещали в камеру, где растения находились до стадии второго листа при десятичасовом 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 в сравнении с описанной ранее S. Yasuda (1977). В результате экспериментов выявили гетерогенные образцы ячменя: предполагаемые гомозиготы *Eam8Eam8* + гомозиготы *eam8eam8* + гетерозиготы *Eam8eam8*. Образцы-носители доминантного аллеля обозначены в каталоге *Eam8*-.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Перечень сортов ячменя с различным аллельным сочетанием генов типа развития	8
Характеристика образцов ячменя по периоду всходы-колошение, реакции на фотопериод и яровизации.....	11
Образцы ячменя, идентифицированные по гену <i>eam8</i> , контролирующему слабую чувствительность к фотопериоду (опыты 1990 г.).....	14
Образцы ячменя, идентифицированные по гену <i>eam8</i> , контролирующему слабую чувствительность к фотопериоду (опыты 2011–2017 гг.)	28
Источники слабой реакции на короткий фотопериод у ячменя	59
Выделившиеся по скороспелости образцы ячменя за 2 года изучения	60
Выделившиеся образцы ячменя – носители гена <i>eam8</i>	61
Список литературы	64