

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ
ИМЕНИ Н.И. ВАВИЛОВА» (ВИР)

На правах рукописи

Лукина
Ксения Андреевна

Генетическое разнообразие голозерных форм ячменя по важнейшим хозяйственно
ценным признакам

Специальность: 4.1.2. – Селекция, семеноводство и биотехнология растений
1.5.20 – Биологические ресурсы

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Лоскутов И.Г.

Санкт-Петербург
2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Обзор литературы.....	10
1.1. Систематика ячменя.....	10
1.2. Характеристика и распространение голозерного ячменя	13
1.3. Происхождение голозерного ячменя	15
1.4. Ген голозерности ячменя и механизм его действия	17
1.5. Народно-хозяйственное значение ячменя	19
1.5.1. Продовольственное использование ячменя	20
1.5.2. Кормовое использование ячменя	21
1.5.3. Другие направления использования ячменя.....	22
1.6. Хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя	23
1.6.1. Продолжительность вегетационного периода и фотопериодическая чувствительность ячменя.....	23
1.6.2. Устойчивость ячменя к полеганию и высота растений	26
1.6.3. Структура продуктивности и урожайность ячменя	29
1.7. Химический состав зерна.....	32
1.8. Устойчивость ячменя к болезням.....	35
1.9. Полногеномный анализ ассоциаций (GWAS) на ячмене.....	39
1.10. Селекционная работа с голозерным ячменем	42
Глава 2. Материалы и методы.....	45
2.1. Почвенные и агрометеорологические условия.....	45
2.2. Материал исследования	47
2.3. Методы исследований.....	48
Глава 3. Результаты.....	56
3.1. Хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя.....	56
3.1.1. Продолжительность вегетационного периода	56
3.1.2. Устойчивость к полеганию и высота растений.....	64
3.1.3. Элементы продуктивности и урожайность	70
3.1.3.1. Длина главного колоса	70
3.1.3.2. Число колосков и зерен в колосе.....	74
3.1.3.3. Масса зерна с главного колоса	78
3.1.3.4. Масса 1000 зерен	82
3.1.3.5. Урожайность	85
3.2. Биохимический анализ зерновок ячменя	97

3.2.1. Содержание белка и крахмала	97
3.2.2. Содержание β -глюканов.....	105
3.2.3. Содержание антоцианов.....	108
3.3. Болезни ячменя	110
3.3.1 Полевая и лабораторная устойчивость к болезням ячменя	110
3.3.2. Идентификация аллеля устойчивости ячменя к мучнистой росе <i>mlo11</i>	113
3.4. Выявление генетического разнообразия по признаку короткостебельности.....	116
3.4.1. Разработка и апробация маркеров	116
3.4.2. Идентификация аллелей короткостебельности	121
3.4.3. Новый аллельный вариант гена <i>sdw1/denso</i> (<i>HvGA20ox2</i>).....	121
3.5. Полногеномный анализ ассоциаций	125
Заключение	140
Практические рекомендации для селекции	142
Список сокращений	145
Список литературы	147
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	174
Приложение 1 – Список изученных образцов ячменя.....	174
Приложение 2 – Агробιοлогическая характеристика набора ячменя за три года изучения	183
Приложение 3 – Взаимосвязь признаков на основе коэффициента корреляции шестирядного голозерного ячменя	196
Приложение 4 – Взаимосвязь признаков на основе коэффициента корреляции двурядного голозерного ячменя	197
Приложение 5 – Оценка образцов ярового ячменя на разных стадиях развития по устойчивости к мучнистой росе	198
Приложение 6 – Характеристика образцов ячменя по высоте и устойчивости к полеганию	201
Приложение 7 – SNP-маркеры, ассоциированные с хозяйственно ценными признаками ячменя	203
Приложение 8 – Manhattan plot и QQ plot для модели MLM для признаков «устойчивость к полеганию» (А), «высота растений» (Б), «Продолжительность периода всходы-колошение» (В), «Продолжительность вегетационного периода» (Г), «Содержание белка в зерне» (Д), «Содержание крахмала в зерне» (Е).....	210
Приложение 9 – Ассоциации генотип-фенотип, выявленные при GWAS	211

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности проблемы

Ячмень по праву считают универсальной культурой как по широте распространения, так и по использованию. Это четвертая по значимости зерновая культура в мире после пшеницы, кукурузы и риса (FAOSTAT, 2024). Широкий ареал распространения ячменя обусловлен богатством эколого-географических типов и комплексом биологических свойств, в том числе высокой адаптивной способностью и скороспелостью (Трофимовская, 1972). Основная масса зерна ячменя (более 70%) идет на приготовление комбикормов и непосредственно на кормовые цели, 15-20% – на пивоварение, 5-10% – на пищевые нужды. Ячмень – наиболее скороспелая и пластичная зерновая культура с большим разнообразием форм.

Ареал распространения и длительная история возделывания определили большое внутривидовое разнообразие культурного вида *Hordeum vulgare* L., который делится на 2 подвида: многорядный (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare* L.) и двурядный (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern.). Подвиды включают группы пленчатых и голозерных разновидностей. Среди голозерного ячменя выделены группы многорядного голозерного (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare* convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) и двурядного голозерного ячменя (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern. convar. *nudum* (L.) A. Trof.) (Лукьянова и др., 1990).

В настоящее время вновь возник интерес к голозерным группам ячменя. Особенностью этих групп является то, что зерновки не соединяются с цветковыми чешуями и при обмолоте легко отделяются, тем самым облегчая переработку зерна. Голозерный ячмень – ценный источник для селекции на качество зерна. Различные образцы голозерного ячменя отличаются повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот, а также богаты β-глюканами, стеролами, токотринолами, флавонолами и фитофенолами, обладающими антиоксидантной активностью (Цандекова и др., 2002; Аниськов и др., 2015). Голозерный ячмень может быть использован для производства диетической муки и крупы с целью расширения ассортимента функциональных продуктов питания (Liu et al., 2018; Kaur et al., 2019).

Голозерные сорта ячменя не вполне заслуженно имеют ограниченное практическое использование. За последние годы возрос интерес селекционеров к голозерным сортам в связи с целым рядом их потребительских преимуществ перед традиционными пленчатыми (Тяглый и др., 2009; Грязнов, 2014). Активно ведется создание новых линий и сортов в различных научных центрах. Однако почти все сорта голозерного ячменя имеют ряд недостатков, которые сдерживают его распространение: низкая адаптивная способность к меняющимся условиям среды, что влечет за собой нестабильность урожайности; низкие засухоустойчивость и устойчивость к полеганию; низкая устойчивость к грибным заболеваниям; выпячивание центрального зародышевого корешка за пределы сферы поверхности зерновки, что является

причиной повышенного травматизма семян при обмолоте и, как следствие, их пониженной полевой всхожести. Селекция голозерного ячменя должна быть направлена, прежде всего, на устранение указанных недостатков и увеличение его положительных свойств (Тетянников, Боме, 2020).

В Российской Федерации работы по селекции голозерного ячменя активно проводятся в Омском аграрном научном центре, Федеральном исследовательском центре Красноярском научном центре СО РАН, филиале Института цитологии и генетики СО РАН, Сибирском федеральном научном центре агробиотехнологий РАН и других. В настоящее время в Государственном реестре селекционных достижений находится восемь сортов голозерного ячменя: Омский голозерный 1 (2004), Омский голозерный 2 (2008) и Омский голозерный 4 (2020), Оскар (2007), Нудум 95 (2010), Ергенинский голозерный (2020), Дева (2023), Ручей (2023) (Государственный реестр..., 2023). Несмотря на то, что в Госреестре сортов начали появляться голозерные сорта, степень проработанности материала по голозерным образцам еще сильно уступает товарообороту пленчатого ячменя. Для решения данной проблемы необходимо планомерное широкое изучение генетических ресурсов голозерного ячменя с использованием как классических методов, так и с привлечением современных методов изучения биохимических компонентов зерна и генетического контроля отдельных признаков важных для селекции.

Главным направлением селекции зерновых культур является создание сортов адаптивных, с увеличенной продуктивностью и высоким качеством зерна. Успешное решение этих и вновь возникающих проблем селекции возможно лишь при наличии хорошо изученного исходного материала. Большое значение приобретает выявление источников и создание доноров хозяйственно ценных признаков с использованием методов селекции, генетики и биохимии.

В биоресурсной коллекции ячменя ВИР насчитывают более 1200 голозерных образцов, собранных со всего мира. Создание высокоурожайных сортов голозерного ячменя с ценными адаптивными свойствами даст преимущество в получении урожая зерна наивысшего качества, а легкое отделение зерновки от цветковой чешуи ускорит работу по переработке. Очевидно, изучение разнообразия голозерных групп ячменя мировой коллекции ВИР является актуальным.

Цель исследования: изучить полиморфизм голозерного ячменя биоресурсной коллекции ВИР по хозяйственно ценным признакам для выявления источников повышенной адаптивности, продуктивности и высокого качества зерна в Северо-Западном регионе Российской Федерации.

Задачи исследования:

- 1) Оценить образцы биоресурсной коллекции голозерного ячменя по агробиологическим признакам;
- 2) Охарактеризовать голозерные образцы по комплексу биохимических свойств зерна;
- 3) Оценить устойчивость голозерных образцов ячменя к различным заболеваниям;

- 4) Определить аллельное разнообразие генов, контролирующих короткостебельность;
- 5) На основе комплексной оценки выявить новые источники продуктивности, биотической устойчивости и качества зерна, оптимального для разных направлений использования;
- 6) Провести полногеномный анализ ассоциаций (GWAS) для выявления значимых маркеров по хозяйственно ценным признакам ячменя.

Научная новизна

Впервые проведено комплексное изучение хозяйственно ценных признаков в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации на эколого-географической выборке голозерного ячменя биоресурсной коллекции ВИР и выделены источники, не уступающие современным пленчатым сортам.

Впервые проанализирован биохимический состав голозерного ячменя с различной окраской зерновки по содержанию белка, крахмала, β -глюканов и антоцианов, выделены источники с оптимальным соотношением изученных показателей для использования в селекции по созданию сортов разного направления.

Изучена устойчивость образцов голозерного ячменя к мучнистой росе на естественном инфекционном фоне и при искусственном заражении на ювенильной стадии развития; с помощью молекулярно-генетического скрининга идентифицирован аллель *mlo11* у 11 устойчивых образцов.

Впервые осуществлен молекулярно-генетический скрининг образцов биоресурсной коллекции голозерного ячменя по аллельному разнообразию генов *sdw1*, *uzu1*, *ari-e*, контролирующих короткостебельность. С помощью секвенирования охарактеризован новый аллельный вариант *sdw1.ins* гена *sdw1*.

Впервые на выборке преимущественно голозерного ячменя проведено изучение ассоциаций генотип-фенотип при помощи современного биоинформационного метода GWAS для поиска геномных районов, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками ячменя в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации.

Теоретическая и практическая значимость

Сравнительное изучение широкого спектра агробиологических и биохимических признаков голозерного ячменя и их генотипирование имеет теоретическое значение для получения новых знаний, а также для использования конкретных образцов в практической селекции. С использованием корреляционного анализа выявлены взаимосвязи основных признаков и влияние среды на них.

С помощью ДНК-маркеров выделены источники устойчивости к мучнистой росе на ювенильной и взрослой стадиях развития растений, защищенные эффективным аллелем *mlo11*.

Созданы два dCAPS-маркера для идентификации аллелей короткостебельности *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* и *ari-e.GP* гена *HvDep1*. С помощью молекулярно-генетического скрининга идентифицированы аллели генов короткостебельности. Выявлен новый аллельный вариант *sdw1.ins* гена *sdw1*. Эти результаты могут использоваться для ускоренного поиска в биоресурсных коллекциях новых перспективных образцов путем молекулярно-генетического анализа. Подана заявка на патент изобретения № 2024119127/10(042524) «ДНК-маркер аллеля *sdw1.c* для селекции короткостебельных сортов ячменя».

С помощью GWAS выявлены локусы, ассоциированные с важными хозяйственно ценными признаками ячменя. Полученные данные в дальнейшем можно использовать в фундаментальных исследованиях для поиска механизмов формирования количественных признаков, которые вносят большой вклад в урожайность растений, а выделенные маркеры могут послужить основой для поиска генов-кандидатов.

Выделенные источники будут переданы в ведущие селекционные центры страны для создания новых высокопродуктивных сортов голозерного ячменя.

Методология и методы исследований. Детальное описание генетического материала, методов морфологического, биохимического, генетического и статистического анализов приводится в Главе 2 диссертации и в автореферате. Агробιοлогическое и биохимическое изучение проведено согласно общепринятым методикам ВИР. Использованы методы *in silico* при создании ДНК-маркеров и молекулярно-генетические методы для выделения ДНК, постановки ПЦР, секвенирование по Сэнгеру. Осуществлен биоинформационный анализ результатов генотипирования с помощью GWAS. Анализ варьирования и взаимосвязи признаков проведен с помощью базовых и многомерных методов статистики.

Положения, выносимые на защиту

1. Выявлены закономерности изменчивости и взаимосвязи важнейших хозяйственно ценных признаков у образцов голозерного ячменя разного эколого-географического происхождения из биоресурсной коллекции ВИР в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации и перспективные источники для селекции сортов всех направлений использования.
2. Определено преимущество голозерного ячменя перед пленчатым по химическому составу зерновок для использования на пищевые и кормовые цели.
3. С использованием ДНК-маркеров идентифицированы перспективные образцы голозерного ячменя с аллелями генов *sdw1*, *uzu1*, *ari-e*, контролирующими короткостебельность, и образцы, защищенные эффективным аллелем устойчивости к мучнистой росе *mlo11* – новые источники для ускоренного создания сортов.

4. Среди ассоциаций между генотипом и фенотипом, выявленных посредством GWAS-анализа выборки биоресурсной коллекции ячменя, наибольшее число значимых геномных локусов в различных погодных условиях идентифицируется для признаков колоса.

Степень достоверности. Объективность и достоверность полученных результатов обеспечена проведением исследований с использованием классических и современных методов и высокотехнологического оборудования и подтверждается их воспроизводимостью в ходе эксперимента и статистической обработкой данных.

Апробация результатов. Материалы результатов диссертации доложены и представлены на всероссийских и международных конференциях: Всероссийская конференция «Генетические ресурсы растений для генетических технологий: к 100-летию Пушкинских лабораторий ВИР» (г. Санкт-Петербург, 2022); V Вавиловская международная конференция «Генетические ресурсы растений: сохранение, изучение, использование» (г. Санкт-Петербург, 2022); Международная научно-практическая онлайн-конференция молодых ученых и специалистов «Особенности селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур в условиях импортозамещения» (г. Орел, 2022); Международная научно-практическая конференция «Генофонд растений как стратегический фактор стабильности развития Российской Федерации» (г. Санкт-Петербург, 2023); Международная научная конференция «Селекция и генетика культурных растений – 2023» (г. Москва, 2023); X Международная научно-практическая конференция «Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве» (г. Киров, 2023); V Всероссийский конгресс по защите растений (г. Санкт-Петербург, 2024); «ВИР – 130: Генетические ресурсы растений» (г. Санкт-Петербург, 2024).

Публикации. Результаты исследований опубликованы в шести статьях в научных изданиях, рекомендованных ВАК, пять из которых входят в международные системы цитирования Scopus и/или Web of Science.

Личный вклад автора. Исследования выполнены в отделе генетических ресурсов овса, ржи, ячменя Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) в 2021–2023 гг. Соискателем самостоятельно проведен анализ литературных источников, планирование научных исследований, полевых экспериментов и лабораторных учетов. Соискателем самостоятельно проведен молекулярно-генетический скрининг образцов на наличие генов короткостебельности и осуществлена разработка ДНК-маркеров при консультировании научным сотрудником И.В. Поротниковым и к.б.н. О.Ю. Антоновой в лаборатории молекулярной селекции и ДНК-паспортизации ВИР. Соискатель принимал участие в оценке устойчивости образцов к мучнистой росе совместно с к.б.н. Р.А. Абдуллаевым, молекулярно-генетическом скрининге образцов коллекции на наличие гена *mlo11* совместно с к.б.н. Н.В. Алпатьевой в отделе генетики ВИР. Соискатель принимал

участие в биохимическом анализе образцов совместно с к.б.н. В.И. Хоревой и к.т.н. В.С. Поповым в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР. Спектрофотометрическое определение содержания антоцианов проведено при участии соискателя совместно с к.б.н. О.Ю. Шоевой, старшим научным сотрудником сектора функциональной генетики злаков ИЦиГ СО РАН. Обработка данных по полногеномному анализу ассоциаций проведена при консультировании к.б.н. И.В. Розановой. Результаты совместных исследований отражены в общих публикациях.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 173 страницах. Состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, основной части, содержащей 18 таблиц и 48 рисунков, заключения, выводов, практических рекомендаций, списка литературы, приложений. Список литературы содержит 275 источников, из них – 169 на иностранных языках.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Систематика ячменя

Ячмень по праву считают универсальной культурой как по широте распространения, так и по использованию. Широкий ареал ячменя обусловлен богатством эколого-географических форм и комплексом биологических свойств, в том числе высокой адаптивной способностью и скороспелостью (Трофимовская, 1972).

Одно из первых изучений ячменя положено К. Линнеем. В своих работах он описал представителей рода *Hordeum* L., что позволило ему в 1747 г. разработать принципы научной систематики растений с охватом огромного ботанического разнообразия. Его классификация основана на числе плодущих колосков в каждом сочленении колоса и плотности колоса. По этой классификации род *Hordeum* L. содержал четыре вида культурного ячменя (*H. vulgare* L., *H. hexastichon* L., *H. distichon* L., *H. zeocrithon* L.), а в составе видов выделены ботанические разновидности голозерного ячменя var. *nudum* L. (двурядный) и var. *coeleste* L. (шестирядный), т. е. уже в то время существовало разделение ячменя на пленчатый и голозерный (Бахтеев, 1955; Трофимовская, 1972). Большой вклад в развитие внутривидовой классификации ячменя внесли такие ученые, как К.Б. Триниус, Д.С. Долль, К. Кох, Р.Э. Регель, С.А. Невский, Н.И. Вавилов, А.А. Орлов, Ф.Х. Бахтеев. Голозерный ячмень выделен как отдельный подвид у Долля (Doell, 1857). В классификациях А.А. Орлова и Ф.Х. Бахтеева голозерный ячмень отмечен наряду с пленчатым в качестве разновидностей, относящихся к различным подвидам (Орлов, 1936; Бахтеев, 1955).

Современная же классификация, которой пользуются во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), основанная на работах Н.И. Вавилова, С.А. Мансфельда, С.А. Невского, Ф.Х. Бахтеева, А.А. Орлова, разработана А.Я. Трофимовской (1972) (рисунок 1.1). Культурный вид *Hordeum vulgare* L. по данной классификации делится на 2 подвида: многорядный (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare* L.) и двурядный (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern.), куда входят группы пленчатого и голозерного ячменя (Трофимовская, 1972; Лукьянова и др., 1990). Группы голозерного ячменя характеризуются большим числом эндемичных разновидностей, произрастающих на предгорных и высокогорных территориях.

Группа многорядного голозерного ячменя *H. vulgare* L. subsp. *vulgare* L. convar. *coeleste* (L.) A. Trof. включает 58 разновидностей (Лукьянова и др., 1990). Данная группа характеризуется тем, что все три колоска, сидящие в выемках колосового стержня, в большей части колоса плодовые и имеют нормально развитые зерновки, при этом сами зерновки голые, т.е. свободно отделяются от цветковых чешуй при обмолоте. Внутри группы выделяют разновидности по ширине колосковых чешуй, наличию, длине и гладкости остей, по цвету, форме и плотности колоса, а также по цвету зерновок.



Рисунок 1.1 – Систематика культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. (Трофимовская, 1972; Лукьянова и др., 1990).

Цветовые особенности зерновки являются характеристикой для разделения многих разновидностей между собой. Разновидности с желтой окраской зерновки встречаются повсеместно (var. *coeleste* L., var. *brevisetum* Regel.) и наиболее широко используются для пищевых и кормовых нужд. Разновидности с зеленой окраской зерновок (var. *himalayense* (Ritt.) Koern., var. *urgaicum* Vav. et Orl., var. *kobdicum* Vav. et Orl.) также широко распространены и преимущественно относятся к агроэкологическим группам Азии. Разновидности с фиолетовой окраской зерновки (var. *violaceum* Koern., var. *gobicum* Vav. et Orl., var. *uhangaicum* Vav. et Orl.) относятся к Монголо-Тибетской и Китайской агроэкологическим группам. Черной окраской характеризуются разновидности Абиссинской агроэкологической группы (var. *duplinigrum* Koern., var. *aethiops* Koern.). Разновидности с коричневым оттенком зерновки относятся к Тибетской агроэкологической группе (var. *tibetanum* Vav. et Orl.).

Группа двурядного голозерного ячменя *H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern. convar. *nudum* (L.) A. Trof. характеризуется только одним плодовитым средним колоском из трех, сидящих в выемках колосового стержня. Группа включает 38 разновидностей. Как и для группы многорядного голозерного ячменя, разновидности внутри группы выделяют по морфологическим особенностям колоса и окраске зерновок. Разновидности относятся преимущественно к Абиссинской, Дагестанской, Японской и Индийской агроэкологическим группам, а некоторые получены путем скрещивания двух разновидностей. Отличительной

особенностью двурядной группы как голозерного, так и пленчатого ячменя является то, что иногда боковые колоски полностью редуцированы и представлены лишь колосковыми чешуями: *var. nudideficiens* Koern., *var. daghestanicum* Vav. et Orl. Данные разновидности относятся к Дагестанской агроэкологической группе.

Окраска зерновок, как и у многорядного голозерного ячменя, бывает желтая (*var. nudum* L., *var. colonicum* Orl.), зеленая (*var. viride* Vav. et Orl., *var. virideinerme* Giess. et al., *var. daghestanicum* Vav. et Orl.), фиолетовая (*var. nudidubium* Koern., *var. janthinum* Koern.), черная (*var. nigrinudum* Vav., *var. nudimelanocrithum* Giess. et al.) и различных других оттенков. Распределение разновидностей с различной окраской зерновок по агроэкологическим группам аналогично многорядной группе голозерного ячменя.

В биоресурсной коллекции ВИР представлено более 1200 образцов голозерного ячменя, собранного со всего мира (рисунок 1.2 и рисунок 1.3). Образцы представляют собой ценный генетический материал для селекции и могут использоваться для создания урожайных сортов голозерного ячменя с высоким качеством зерна, адаптивных для различных регионов России.



Рисунок 1.2 – Колосья ячменя различных разновидностей из коллекции ВИР: А – *var. duplinigrum* Koern.; Б – *var. trifurcatum* (Schlecht.) Wender.; В – *var. subnudipyramidatum* Orl.; Г – *var. nudum* L.; Д – *var. neogenes* Koern.



Рисунок 1.3 – Зерновки голозерного ячменя различных разновидностей из коллекции ВИР: А – var. *aethiops* Koern.; Б – var. *himalayense* (Ritt.) Koern.; В – var. *nudum* L.; Г – var. *coeleste* L.; Д – var. *nudidubium* Koern.; Е – var. *trifurcatum* (Schlecht.) Wender.

1.2. Характеристика и распространение голозерного ячменя

Ячмень – наиболее скороспелая и пластичная зерновая культура с большим разнообразием форм. Это четвертая по значимости зерновая культура в мире после пшеницы, кукурузы и риса (FAOSTAT). Мировое производство зерна ячменя составляет более 159 млн. тонн в год. Наиболее крупными производителями являются Россия, Канада и США. По данным ФАО за 2019–2022 гг., посевные площади ячменя в мировом земледелии составляют около 47–51 млн. га (<http://www.fao.org> (дата обращения: 1 декабря 2023 г.)). За последние годы можно отметить значительное уменьшение посевных площадей. Основная масса зерна ячменя (более 70%) идет на приготовление комбикормов и непосредственно на кормовые цели, 15–20% – на пивоварение, 5–10% – на пищевые нужды. В России на кормовые цели используют до 70% зерна ячменя (Копусь и др., 2004, Blake et al., 2011). Основные площади заняты под яровым ячменем.

В Российской Федерации ячмень высевают повсеместно – от Заполярья до южных границ. На Крайнем Севере и в высокогорных районах Кавказа ячмень является наиболее надежной культурой, которая успевает созреть до наступления осенних заморозков (Лукьянова и др., 1990). В Северо-Западном регионе ячмень является основной зерновой культурой, которая занимает 63% зернового клина и используется главным образом на фуражные цели (Лапшук, Васяев, 2013).

Если рассматривать группы многорядного и двурядного голозерного ячменя, то они встречаются во всех зонах возделывания ячменя, преимущественно в предгорных и горных районах вплоть до границ возможного земледелия. Наиболее распространены в Юго-Восточной Азии (Китай, Япония, Южная Корея), Северо-Восточной Африке (Эфиопия, Эритрея) и Средней Азии (Памир, Тибет, Таджикистан, Афганистан, Монголия, Непал, Бутан и Индия) (Лукьянова и

др., 1990). Самые распространенные разновидности этих групп – *var. coeleste* L., *var. himalayense* (Ritt.) Koern. и *var. nudum* L. Равномерность посевов в пределах этих стран различная, в одних странах посевы голозерного ячменя достигают 95% площадей от общих посевов ячменя, а в других только 50% или меньше. В нескольких горных провинциях Китая (Сычуань, Цинхай, Юньнань, Ганьсу, Тибет) ячмень по-прежнему является основным продуктом питания. В 2007 г. площадь и производство голозерного ячменя на этих территориях составляла 0,35 млн. га и 0,99 тысяч тонн соответственно. Наиболее широко голозерный ячмень возделывается и потребляется в Тибете, где он составляет 56% от общего объема производства продуктов питания (He, Bonjean, 2010). В направлении с востока на запад площади с голозерным ячменем резко сокращаются. В США площади под голозерным ячменем составляют менее 4% (менее 35 тыс. га) (Meints et al., 2021). В странах Скандинавии голозерный ячмень был широко распространен в неолите и бронзовом веке, однако к концу бронзового и началу железного века полностью замещен пленчатым (Grabowski, 2011).

Существует два мнения о причинах распространения голозерного ячменя преимущественно в горных районах. Одни исследователи связывают это явление с активным использованием голозерного ячменя на пищевые нужды (Helbaek, 1966; Nevo, 1992), другие же высказывают гипотезу о том, что голозерный ячмень лучше приспособлен к таким условиям (Harlan, 1979). Вторую точку зрения доказывают работы А.А. Поморцева с коллегами (1996), которые изучали изменчивость генотипического состава популяций ячменя, полученных от скрещивания сортов Московский 121 (двурядный, пленчатый) и Джау Кабутак (шестирядный, голозерный, *var. himalayense*). Гибриды выращивали параллельно F₂ – F₉ на Памире (высота 2600 м над уровнем моря) и F₂ – F₁₀ в Москве. Показано, что под действием естественного отбора динамика популяций по маркерным локусам при репродуцировании на Памире и в Москве различна и приводит к дивергенции популяций. В условиях высокогорья Памира отбор был направлен против растений с пленчатым зерном и двурядным колосом, а на территории Москвы – против голозерных растений, что подтверждает вторую точку зрения – голозерный ячмень более приспособлен к произрастанию в условиях высокогорья в сравнении с пленчатым (Поморцев и др., 1996).

В России посевы голозерного ячменя незначительны из-за факторов, ограничивающих его распространение (Тетянников, Боме, 2020). К одним из основных факторов относится его низкая урожайность по сравнению с пленчатым. Это происходит преимущественно из-за низкой полевой всхожести, вызванной выпячиванием зародышевого корешка за пределы сферы поверхности зерновки, что влияет на устойчивость зародыша к механическому воздействию при обмолоте. Это приводит к его травмированию и снижению полевой всхожести семян. Однако многие исследователи, изучающие голозерные ячмени, отмечают, что на цветковые чешуи,

которые плотно прилегают к зерновке, в общей массе собранного урожая пленчатого ячменя приходится не менее 12–14%. Сами по себе цветковые чешуи – та же солома, что надо учитывать при измерении реальной урожайности пленчатого ячменя (Грязнов, 2014). Голозерный ячмень существенно различается по урожайности в зависимости от сортовых особенностей и условий окружающей среды (Грязнов, 2014). Практика возделывания голозерных сортов свидетельствует о необходимости разработки агротехники выращивания таких сортов применимой к местным условиям, что позволит поднять их урожайность до уровня пленчатых. Такие технологии уже начали появляться, но только для определенных регионов (Грязнов, 2016; Гладких и др., 2019). Например, произведена оптимизация технологии возделывания для голозерного сорта Омский голозерный 2 на лугово-черноземной почве в условиях южной лесостепи Западной Сибири (Гладких, 2020). Автором предложены оптимальные нормы, сроки сева и уровень химизации, определено их влияние на урожайность и качество зерна голозерного ячменя.

1.3. Происхождение голозерного ячменя

О происхождении голозерного ячменя известно очень мало, целенаправленные исследования не проводились, а тема рассматривалась только в контексте происхождения ячменя в целом. Впервые заговорили о временных рамках происхождения голозерного ячменя после обнаружения в раскопках многорядного голозерного и пленчатого ячменя. По результатам анализа радиоизотопным методом было установлено, что голозерный ячмень появился примерно 7900 лет до н. э. Эти данные показывают, что голозерный ячмень появился значительно позднее пленчатого ячменя, который произрастал в докерамический неолит (9700–9300 лет до н. э.) (Helback, 1959). Сам процесс возникновения голозерного ячменя также не совсем понятен. Наиболее распространенная гипотеза заключается в возникновении мутации гена, контролирующего процесс образования пленчатого покрытия зерновки.

Благодаря работам и экспедициям сотрудников ВИР установлено, что голозерный ячмень имеет три основных очага формообразования: Юго-Восточная Азия, Северо-Восточная Африка и Передняя Азия (Вавилов, 1965; Лукьянова и др., 1990). Н.И. Вавилов воспринимал эти очаги как «локусы формообразования», «чрезвычайно малые пространства», в которых человек окультурировал дикие виды. Такие очаги выделяются на основе данных археологии, палеоэтноботаники, но в основном их выделяют по современному сортовому разнообразию и разнообразию местных сортов. Важно понимать, что очаги могут появляться в разных частях континентов (политопно), и одновременно (гетерохронно), а позднее стал известен и другой феномен – повторная доместикация (редоместикация) видов растений на фоне вполне сложившегося древнего сортимента.

Первым очагом разнообразия голозерного ячменя является Юго-Восточная Азия, горный Центральный и Западный Китай с прилегающими к нему низменными районами (Япония, Корея и Монголия). Здесь голозерный ячмень возделывается преимущественно в горных районах на высоте не ниже 2000 м над уровнем моря, в некоторых местах вплоть до границ возможного земледелия (до 4600 м в Тибете). Этот очаг характеризуется большим разнообразием голозерных многорядных ячменей: из известных 58 разновидностей здесь встречается 32. Кроме того, Юго-Восточная Азия является центром формирования не только голозерного ячменя, но и крупнозерных форм голозерного овса, метельчатого проса (*Panicum miliacium* L.) с тонкими, легко обрушивающимися цветочными пленками (Вавилов, 1965).

Второй очаг относится к Северо-Восточной Африке (горные районы Эфиопии), где голозерные разновидности ячменя представлены эндемичными формами. Голозерный ячмень Эфиопии резко выделяется по морфологическим и биологическим признакам и представляет самостоятельный экотип, очень ценный в селекционном отношении. Тут встречаются разновидности с широкими колосковыми чешуями, с черной окраской колоса и зерна, фурками, с войлочной щетинкой. Эти признаки характерны только для абиссинского голозерного ячменя (Вавилов, 1965).

К третьему очагу относят Переднюю Азию: Турцию, Закавказье, Иран и Таджикистан. В этих районах сосредоточено большое разнообразие двурядного пленчатого и голозерного ячменя (Вавилов, 1957).

На современном этапе усиленно идет работа с ДНК-маркерами, которые могут вывести рассмотрение доместикиции голозерного ячменя на более высокий уровень, а также подтвердить или опровергнуть имеющиеся гипотезы происхождения и распространения голозерного ячменя.

Одна из гипотез возникновения голозерного ячменя – монофилетическое происхождение на территории юго-западного Ирана, откуда произошла последующая миграция в другие регионы. Предположение основано на анализе доминантного маркера SCAR KT7, тесно связанного с локусом *nud* (Taketa et al., 2004). Кроме того, как еще один возможный центр доместикиции голозерного ячменя рассматривались горные районы Гималаев (Badr et al., 2000) вследствие ряда отличительных признаков распространенных там образцов (Xifeng et al., 2013). Однако в последних работах обсуждается другая точка зрения. На основе данных полногеномного секвенирования и опубликованных результатов ресеквенирования 437 образцов показано, что современный тибетский ячмень отобран из одомашненного восточного ячменя и завезен в Южный Тибет, предположительно, через Северный Пакистан, Индию и Непал около 3500–4500 лет назад. Низкое генетическое разнообразие позволяет предположить, что Тибет можно исключить как центр происхождения или одомашнивания ячменя. А разнообразие и ряд

отличительных признаков гималайских ячменей объясняется эффектом изоляции в районе Тибета от 2000 до 4500 лет назад (Zeng et al., 2018).

Кроме гипотезы монофилетического происхождения голозерного ячменя из юго-западного Ирана, предложена также гипотеза о множественном независимом происхождении голозерного ячменя. Она основана на сравнительном морфологическом анализе разновидностей из разных очагов формообразования и предполагает независимое появление голозерных ячменей в нескольких центрах происхождения культурных растений (Helback, 1959). Однако это гипотеза не получила дальнейшего развития.

1.4. Ген голозерности ячменя и механизм его действия

В настоящее время считается, что различие между пленчатым и голозерным ячменем контролируется одним локусом *nud* (*HvNUD*, Gene ID: 123411868) расположенном в длинном плече хромосомы 7Н ячменя (525633815-525635110 п.н. (<https://plants.ensembl.org/> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)). Структурная часть гена состоит из двух экзонов и одного интрона (рисунок 1.4). Пленчатость зерновки является доминантным признаком, а голозерность – рецессивным (Kikuchi et al., 2003; Taketa et al., 2008). У пленчатого ячменя присутствует ген *Nud*, который кодирует ген фактора транскрипции ответа на этилен (ERF – ethylene response factor) и принадлежит к группе Wax Inducer 1/Shine 1 (WIN1/SHN1)-подобных факторов транскрипции. Он контролирует биосинтез липидов и кодирует белок из 227 аминокислот (Taketa et al., 2008). Считается, что признак голозерности возник в результате спонтанной мутации примерно через 2000 лет после одомашнивания ячменя (Yu et al., 2016).

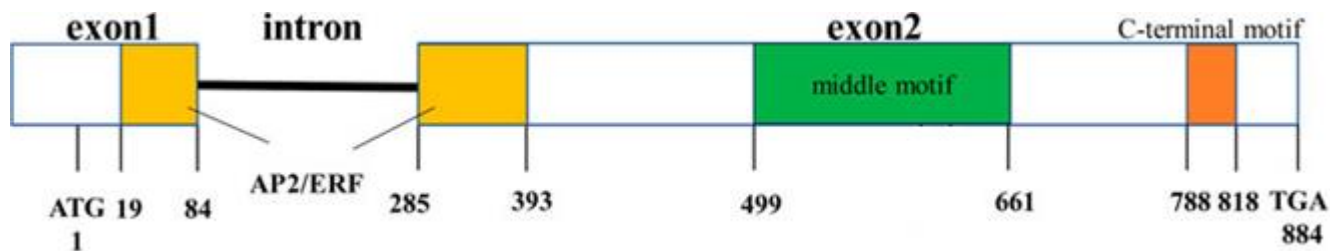


Рисунок 1.4 – Строение гена *HvNUD*. Квадраты обозначают экзоны, а черная полоса между ними – интрон (Zang et al., 2022).

В настоящее время в локусе *nud* выявлено четыре аллеля, обозначенные *nud1.a*, *nud1.b*, *nud1.c* и *nud1.g*. Аллель *nud1.a* наиболее широко распространен среди голозерных образцов и характеризуется делецией 17 т.п.н., которая включает ген *Nud* и прилегающие области (Yu et al., 2016). Аллель *nud1.b* имеет нуклеотидную замену тимина на аденин во втором экзоне, которая приводит к замене валина на аспарагиновую кислоту в положении 134. Аллель *nud1.c* характеризуется делецией 1 п.н. во втором экзоне, которая вызывает сдвиг рамки считывания и

генерирует преждевременный стоп-кодон, приводящий к усеченной последовательности белка. Аллель *nud1.g*, который выделен у трех сортов голозерного ячменя, собранных в Тибете (Gasparis et al., 2018), содержит несинонимичный SNP T643A в сравнении с функциональным геном *Nud*. Кроме того, предсказание *in silico* функционально консервативных сайтов и трехмерных структур выявило, что аминокислотная замена (валин на аспартат), вызванная SNP T643A, может привести к резкому структурному изменению *Nud*, которое может повлечь потерю функции гена.

В 2020 г. с помощью РНК-управляемой эндонуклеазы Cas9 произвели нокаут гена *Nud*. Направляющие РНК были нацелены на изменение в первом экзоне гена *Nud* в домене AP2 (Apetala 2 domain-encoding region). В качестве объекта исследования использовали пленчатый ячмень сорта Golden Promise, изменения осуществляли посредством опосредованного переноса ДНК агробактериями (Gerasimova et al., 2020). Продемонстрировано, что целенаправленное нокаутирование гена *Nud* с использованием РНК-направляемой Cas9 эндонуклеазы приводит к изменению фенотипических особенностей пленчатости в голозерность зерновки. Дополнительно показано, что продукт гена *Nud* контролирует образование цементирующего слоя между околоплодником и цветковыми чешуями. Делеция в 17 т.п.н. в локусе *Nud* (*HvNUD*) ячменя связана с появлением голозерного ячменя.

Еще не до конца понятен механизм образования пленчатости и голозерности зерновок ячменя. Наиболее часто встречаемая в литературе гипотеза заключается в том, что рецессивный ген *nud* находится в интактном состоянии и не образует склеивающий липидный слой между эпидермисом околоплодника зерновки и цветковыми чешуями, что позволяет им при обмолоте свободно разъединяться. Доминантный аллель *Nud* контролирует биосинтез липидов, которые способствуют склеиванию цветковых чешуй с зерновкой и образованию пленчатых образцов (Taketa et al., 2008; Hoad et al., 2016). Первоначально H.V. Harlan и H. Hulton сообщили, что у пленчатого ячменя на поверхности зерновки через 10 дней после цветения появляется липкое клейкое вещество (Harlan, Hulton, 1920). С помощью электронной микроскопии показано, что это вещество выделяется из эпидермиса околоплодника через два дня после цветения и его толщина увеличивается по мере развития зерновки (Gaines et al., 1985). S. Taketa с коллегами выявили, что данное вещество – кутикулярный липид, а наличие или отсутствие липидного слоя на эпидермисе околоплодника имеет решающее значение для формирования пленчатого и голозерного ячменя (Taketa et al., 2004; Taketa et al., 2008). S.P. Hoad и его коллеги показали, что начало присоединения (адгезии) наблюдается, когда масса и объем зерновки приближается к своим максимальным значениям, примерно на 19-й день после цветения. Сам процесс закачивается на 27-й день после стадии цветения (Hoad et al., 2016).

Для дальнейшего понимания молекулярного механизма признаков пленчатости и голозерности зерновки с помощью метода РНК-секвенирования был проанализирован

транскриптомный профиль развивающихся зерновок тибетского староместного сорта голозерного ячменя Dulihuang и пленчатого сорта Morex. Обнаружено, что фактор транскрипции *Nud* может подавлять гены биосинтеза кутикулы в пленчатом ячмене, а делеция или низкий уровень экспрессии гена в голозерном ячмене может привести к нормальной экспрессии генов, связанных с кутикулой (Duan et al., 2015). Эти результаты позволяют предположить, что ген *Nud* снижает регуляцию генов, связанных с кутикулой, что может вызывать образование проницаемой кутикулы над околоплодником и приводить к слиянию оболочки и зерновки. Функциональная кутикула, покрывающая околоплодник голой зерновки, может быть результатом делеции или низкого уровня экспрессии гена *Nud*. Функциональная кутикула определяет границу, отделяющую зерновку от цветковых чешуй у голозерного ячменя. Однако незначительное число исследований по этой тематике и большая вариабельность исходного материала, который еще не был до конца изучен, не позволяют до конца выяснить молекулярные механизмы формирования голозерности и пленчатости зерновок ячменя. Возможно, с использованием более широкого разнообразия голозерного ячменя со всего мира и современных методов будут обнаружены новые локусы и механизмы, отвечающие за признак голозерности.

Проведена оценка начальных стадий роста и развития линий ячменя с нокаутом гена *Nud* в условиях радиационного стресса. К плейотропным эффектам нокаута гена *HvNUD* относятся появление у проростков ячменя укороченных корней, уменьшение числа корней после облучения, появление корневых аномалий и некроз корней (Antonova et al., 2022). Другие исследования показали, что гена *nud* не оказывал плейотропного воздействия на урожайность зерна, вес зерновок, высоту растений или дату колошения (Barabaschi et al., 2012; Gerasimova et al., 2020). Это указывает на то, что селекционные усилия по улучшению урожайности голозерного ячменя до уровня пленчатого возможны, а различия связывают с разными направлениями использования и длительностью селекционного отбора.

1.5. Народно-хозяйственное значение ячменя

Ячмень используют, в основном, в трех направлениях: кормовом, пищевом и пивоваренном. Каждое направление требует различных характеристик зерна. В последнее время возросло внимание к голозерным сортам ячменя. Этот интерес связан с тем, что они обладают более разнообразным и богатым химическим составом и не требуют дополнительных затрат на переработку в сравнении с пленчатыми сортами. Голозерный ячмень демонстрирует потенциал для использования во многих направлениях: как продукт питания, в том числе для функционального питания; как пивоваренная культура с определенными технологиями; кормовая и техническая.

1.5.1. Продовольственное использование ячменя

Активно развивается производство продуктов питания из различных зерновых культур, которые удовлетворяют диетические нужды человека. Диетическое, профилактическое и лечебное действие таких продуктов питания на организм основано в основном на биохимическом составе зерна. Такие продукты потенциально богаты белком, крахмалом, маслами, витаминами разных групп, макро-, микроэлементами и различными антиоксидантами (Bityutskii et al., 2017; Loskutov, Khlestkina, 2021). К таким зерновым культурам относят ячмень, который имеет большое значение во многих странах мира. Ячмень обладает высокими адаптивными свойствами к различным климатическим условиям, таким как высокогорье, засуха и засоление почвы, что делает его важной и даже основной продовольственной культурой в Северной Африке, Эфиопии и на Тибетском плато в Китае, где другие культуры, такие как пшеница и рис, плохо адаптированы и не могут дать стабильных и высоких урожаев (Moza, Gujral, 2016). Диетические продукты из голозерного ячменя, богатого β -глюканами и антоцианами, могут помочь в регулировании уровня глюкозы в крови у здоровых людей и пациентов с диабетом (Shakib, Gabrial, 2010; Martínez-Subirà et al., 2020).

Список пищевых продуктов из зерна голозерного ячменя расширяется. Зерно ячменя идет на изготовление круп, таких как ячневая и перловая. Так как зерно голозерного ячменя свободно отделяется от цветковой чешуи, то выход крупы из голозерного ячменя больше, образуется меньше дробленой крупы, побочных продуктов, а также существенно сокращается время шлифования до визуально привлекательного вида, по сравнению с пленчатыми сортами (Борисоник, 1971). Отмечается также, что в механизированном процессе очистки и шлифовки зерно пленчатого ячменя теряет часть оболочки, отруби и иногда зародыши, что приводит к потере ценных минеральных составляющих и микроэлементов, которые больше сохраняются у голозерных сортов (Shaveta et al., 2019).

Из голозерного ячменя изготавливают различные продукты питания, а в некоторых регионах мира он имеет длительную кулинарную историю и тесно связан с особенностями культуры. В высокогорьях Непала мука голозерного ячменя в основном употребляется в виде сату (мука, приготовленная из жареных зерен ячменя), пельменей, в Тибете его используют для приготовления тхукпа (тибетский суп с лапшой), в Эфиопии – как ингредиент в инжере (лепешке), в Марокко в виде кускуса, в Эквадоре употребляют дробленый ячмень (Grando, Macpherson, 2005), а также в смеси с мукой других культур, таких как пшеница, гречиха и просо. В Канаде распространены продукты, изготовленные из смесей муки пшеницы и ячменя в различных пропорциях. Для сохранения биологической ценности зерна используют муку из цельномолотого зерна без отсева и технологических отходов (Трофимовская, 1972). В Италии

голозерный ячмень активно используют для переработки в диетическую ячменную муку или таких продуктов, как быстрые завтраки и заменители кофе (Трофимовская, 1972).

Ведется работа по использованию цельнозернового ячменя для приготовления функциональных напитков, в том числе растительного молока. Такие напитки богаты витаминами группы В, сложными углеводами и различными минеральными компонентами. Цельное зерно, используемое в напитках, также содержит большое количество различных фенольных соединений, обладающих антиоксидантной активностью (Fernandes et al., 2019).

В России ведется разработка способов применения муки голозерного ячменя в смеси с мукой из мягкой пшеницы для хлебопечения, с целью обогащения продуктов полезными для организма человека веществами и существенного повышения питательной и потребительской ценности хлебобулочных изделий. На основе значительного числа экспериментов выявлено оптимальное соотношение пшеничной/ячменной муки (90/10%) для хлеба. При таких соотношениях характеристики хлеба (органолептическая оценка поверхности и цвета корки, пористость и эластичность) не уступают продукции, изготовленной из муки пшеницы в чистом виде (Летяго, Белкина, 2019). Ведутся исследования, направленные на получение хлебной продукции с повышенной антиоксидантной активностью. Установлены оптимальные соотношения добавления муки из зерна голозерного пигментированного ячменя сорта Гранал 32, обладающего повышенной антиоксидантной активностью (Грязнов и др., 2019; Martínez-Subirà et al., 2020).

1.5.2. Кормовое использование ячменя

Большая часть мирового производства ячменя (>70%) используется для кормового направления. В России, странах СНГ, Восточной Европе и Канаде, где одна из самых популярных кормовых культур – кукуруза не так распространена, ячмень занимает лидирующую позицию в производстве кормов (Авдейчик, 2009). Зерно голозерного ячменя является ценным высокоэнергетическим кормом, богатым белком и целым рядом незаменимых аминокислот, с низким содержанием клетчатки. Многочисленные исследования с голозерным ячменем направлены на включение его с различными ферментными добавками в рацион кормов животных для уменьшения затрат на их выращивание и улучшения качественных показателей продукции. Использование зерна голозерного ячменя оказало положительное влияние на куриц-несушек (Дадашко и др., 2010), свиней (Татаркина, 2019), бройлерных цыплят (Teimouri et al., 2018) и гусей (Торопова, Суханова, 2013). В этих работах показано увеличение интенсивности прироста живой массы, снижение затрат протеина на 1 кг прироста живой массы и стоимость кормов. Добавление голозерного ячменя в рацион гусей положительно сказалось на переваримости

веществ корма, на содержании витаминов, аминокислот и минеральных веществ в мясе птицы (Торопова, Суханова, 2013).

Некоторые исследователи отмечают, что необходимо правильно подбирать сорта голозерного ячменя вследствие высокого содержания в зерне β -глюканов. Содержанию β -глюканов отводится особое внимание, так как это важный биохимический признак, влияющий на качество зерна. Зерно с повышенным содержанием β -глюканов может отрицательно сказаться на здоровье животных и вызвать диарею у свиней, кур, а также может снизить усвояемость корма и рост животных (Mcnaab, 1992; Jeroch and Dänicke, 1995; Geng et al., 2021).

1.5.3. Другие направления использования ячменя

Активно развивается сфера, где не только пленчатый, но и голозерный ячмень идет на производство солода в пивоваренной промышленности и других алкогольных напитков. Водные вытяжки из ячменного солода также применяют в медицине, текстильной и кожевенной промышленности. Кроме того, голозерный ячмень может выступать в качестве основного материала для производства биоэтанола (Ingledew et al., 1995).

Уже очень давно обсуждается возможность использования голозерного ячменя в качестве культуры для пивоварения, но необходимо внести корректировки в технологический процесс, заменив естественную фильтрацию через пленки искусственными фильтрами (Борисоник, 1971). Однако использование голозерного ячменя потенциально может значительно увеличить содержание солодового экстракта из-за отсутствия цветковых чешуй. Еще одним препятствием становится повышенное содержание β -глюканов и белка в сортах голозерного ячменя, которые могут вызывать различные проблемы при приготовлении солода, включая помутнение и выпадение в осадок, ингибирование фильтрации сусла при соложении, уменьшение экстракта солода и ухудшение качества пива (Vis and Lorenz 1998; Zhang et al. 2001; Meints and Hayes, 2019). Из этого следует, что для использования в пивоварении голозерного ячменя необходимо провести дополнительные исследования протоколов изготовления солода и подбирать сорта с оптимальным соотношением белка и β -глюканов.

Последние исследования голозерного ячменя показывают его многогранность для использования как для кормов и пищевых продуктов, так и для различных производственных нужд. Для повышения качества продукции и возможного уменьшения затрат на производство отмечается целесообразность замены хотя бы части пленчатого ячменя на голозерный.

1.6. Хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя

Для получения стабильного урожая ячменя с высоким качеством зерна в различных эколого-географических зонах необходимо учитывать агробиологические и биохимические признаки, погодные условия и агротехнику возделывания. В настоящее время селекция ячменя для правильного подбора исходного материала основывается на изучении основных хозяйственных признаков: продолжительность вегетационного периода, устойчивость к полеганию, высота растений, структура урожая, урожайность, устойчивость к болезням, содержание биохимических компонентов в зерновках.

1.6.1. Продолжительность вегетационного периода и фотопериодическая чувствительность ячменя

В последние годы наблюдается тенденция к «продвижению» сельского хозяйства на север. Для этого одной из основных задач селекции зерновых культур является создание сортов с оптимальной продолжительностью вегетационного периода в соответствии с главными климатическими факторами для определенной зоны возделывания (температура, количество осадков, продолжительность светового дня) и реализации всех возможностей конкретного генотипа (Анатов и др., 2010).

Продолжительность вегетационного периода – важный биологический признак ячменя, который влияет на получение стабильных и высоких урожаев. Продолжительность вегетационного периода в среднем составляет 60–110 дней, т.е. ячмень – наиболее скороспелая зерновая культура. Вследствие короткого лета, обилия осадков, поздней холодной весны, раннего наступления осенних холодов на северных территориях, в условиях высокогорья и на засушливых территориях к растениям предъявляются жесткие требования по продолжительности периода вегетации, что способствует возрастанию интереса к скороспелым сортам (Мережко, 1982; Кошкин, 2012). Скороспелость для ячменя является важным сортовым признаком для получения гарантированного урожая и качественного зерна даже в неблагоприятные годы. Многие исследователи отмечают низкую урожайность скороспелых сортов в сравнении с позднеспелыми (Lupton, 1980; Сурин, 1999). Однако некоторые сорта при оптимальном уровне всех агротехнических приемов способны давать стабильно хороший урожай с высоким качеством зерна, а сочетание в одном сорте укороченного вегетационного периода с высокой продуктивностью и качеством зерна поможет решить ряд важных задач на территориях с рискованным земледелием.

Время колошения у ячменя определяется локусами, контролирующими тип развития *VRN* (vernalization response) и чувствительность к фотопериоду *Ppd* (photoperiod response). Комбинация аллелей *VRN* и *Ppd* достоверно влияет на скорость развития растений, структуру

урожайности, морозо- и зимостойкость, потребность в яровизации, засухоустойчивость, «уход» от высоких летних температур, устойчивость к болезням (Злотина и др., 2013; Абдуллаев и др., 2017). Гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* локализованы в хромосомах 2Н и 1Н соответственно. Доминантный аллель *Ppd-H1* контролирует быструю реакцию на удлинение фотопериода и раннее колошение ячменя в условиях длинного дня, а задержка колошения на длинном дне обусловлена рецессивным аллелем *ppdH1*. Доминантный аллель *Ppd-H2* при коротком дне ускоряет наступление колошения, рецессивный аллель задерживает колошение. Гены *VRN-H1* (локализован в хромосоме 4Н) и *VRN-H3* (1Н) контролируют потребность растений в яровизации для перехода к колошению и, следовательно, участвуют в регуляции развития ячменя. Собственно, скороспелость и нечувствительность к длине светового дня контролируется различными генами раннего созревания (early maturity): *Eam5*, *Eam6*, *eam7*, *eam8*, *eam9* и *eam10*, локализованными соответственно на хромосомах 5Н, 2Н, 6Н, 1Н, 4Н и 3Н (Franckowiak, Lundqvist, 2012).

Проблема скороспелости ячменя в северо-западных и северо-восточных районах Российской Федерации не теряет своей значимости. Улучшение сортимента скороспелых сортов для севера России является одной из важнейших задач селекции в настоящее время. Продолжительность вегетационного периода – основное биологическое свойство, отражающее взаимодействие генотипов и окружающей среды. Создание скороспелых сортов актуально не только для Европейского Севера, но и для Урала, Сибири, Северного Казахстана, Нечерноземной зоны России. Многолетнее изучение образцов коллекции позволило выделить довольно много скороспелых образцов, однако вследствие изменяющихся климатических условий, такие работы остаются актуальными и в настоящее время. И.А. Звейнек на основе изучения 884 образцов ярового ячменя коллекции ВИР установил, что частоты скороспелых образцов из стран Азии располагается следующим образом: Япония > КНДР > Китай ≥ Индия > Пакистан ≥ Афганистан ≥ Монголия, что позволяет более целенаправленно искать образцы с признаком скороспелости (Звейнек, 2013).

Длительное возделывание и широкое распространение ячменя в различных климатических зонах способствовало формированию разнообразия агроэкологических групп внутри вида, которые по-разному отзываются на факторы окружающей среды. К одному из таких факторов относят продолжительность светового дня – фотопериодическую реакцию (Трофимовская, Иванова, 1976). Явление фотопериода открыли в начале XX века американские ученые У. Гарнер и Г. Аллард. Ячмень и многие зерновые культуры (овес, пшеница, рожь, тритикале) относятся к растениям длинного дня, однако исследования показывают значительные различия по степени фотопериодической чувствительности среди сортов ячменя (Мережко, 1982). Отмечено, что именно генетическая изменчивость реакции на фотопериод имела

решающее значение для успешного продвижения ячменя от его центра происхождения на север (Jones et al., 2008). Длина светового дня является главным фактором, влияющим на сроки прохождения межфазного периода всходы-колошение. Ответная реакция на фотопериод позволяет уточнить сроки посева для различных зон возделывания. Знание требовательности сортов к длине дня позволяет наилучшим образом использовать потенциальные возможности растений (Мережко, 1982). Часто скороспелость коррелирует со слабой фотопериодической реакцией (Мережко, 1982; Кошкин, 2012).

Сорта с нейтральной или слабовыраженной реакцией на продолжительность светового дня представляют большой интерес, так как они более пластичны и могут выращиваться в любой зоне (Михкельман и др., 2000). У многих растений продолжительность светового дня оказывает влияние на время цветения в течение года, которое является важным адаптивным признаком, сильно влияющим на урожайность. S. Faure с коллегами показали, что мутации гена *Eam8* влияют на экспрессию генов, которые являются компонентами циркадных часов, и тем самым приводят к раннему цветению (Faure et al., 2012). Ген *Eam8* является ортологом гена регулятора циркадных часов *EARLY FLOWERING3 (ELF3)* у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и приводит к ускорению перехода от вегетативного к репродуктивному росту, развитию соцветий и обуславливает нечувствительность к фотопериоду. Показано, что эта стратегия способствует адаптации к короткому сезону роста и расширению ареала ячменя.

Рано созревающие мутанты ячменя со слабой или нейтральной реакцией на фотопериод широко используются в шведских, исландских, австралийских и южноамериканских селекционных программах для адаптации сортов к короткому периоду вегетации (Laurie et al., 1995; Lundqvist, 2009; Zakhrabekova et al., 2012). Ячмень с нейтральным фотопериодом возделывается в северных районах, где период вегетации—ограничен вследствие низких температур, а также и в близких к экватору районах, что позволяет получать более одного урожая в год. Индуцированными мутантами, которые активно используют в селекции, являются скороспелые нечувствительные к фотопериоду сорта *Maja* и *Maria*, созданные в 1941 г. и 1951 г. соответственно. Сорта *Kinai 5* (аллель *eam8.k*), *Kagoshima Gold* (аллель *eam8.k*), *Русский ранний* (аллель *eam8.w*) и местный образец *Lulu* (аллель *eam8.l*) относятся к естественным образцам ячменя с нейтральным фотопериодом (Zakhrabekova et al., 2012; Xia et al., 2017). Растения ячменя с нейтральным фотопериодом представляют большой интерес для селекционеров, так как они быстро цветут, их можно выращивать в пограничных условиях, где период вегетации ограничен климатическими условиями (Zakhrabekova et al. 2012; Mao et al. 2022).

Работы по выявлению образцов со слабой чувствительностью к фотопериоду ведутся в ВИР уже длительное время (Максимов, 1929; Разумов, 1961; Кошкин и др., 2002). В 2018 г. И.А. Звейнек и О.Н. Ковалева опубликовали результаты изучения 1460 сортов местного ячменя

по выявлению рецессивного аллеля гена *Eam8*. Данный аллель обнаружен у 81 образца. Среди изученных форм образцы с рецессивным аллелем происходят преимущественно из Переднеазиатского и Среднеазиатского центров разнообразия ячменя (Звейнек, Ковалева, 2018). Среди ячменей Дагестана выделено 26 слабочувствительных к продолжительности светового дня образцов (Звейнек и др., 2021). И.А. Звейнек с коллегами (2022) изучили 200 образцов ячменя из Японии и выявили образец к-17545 (Jar.456) с аллелем *eam8.k*, контролирующим слабую чувствительность к фотопериоду (Звейнек и др., 2022). Выделенные образцы являются источниками нейтрального фотопериода и представляют интерес для селекции в регионах, где длина вегетационного периода является лимитирующим фактором.

1.6.2. Устойчивость ячменя к полеганию и высота растений

Увеличение урожайности сортов является наиболее актуальной проблемой селекционного процесса. Недостаточная прочность соломины может ограничивать потенциальную урожайность ячменя и оказывать влияние на устойчивость к полеганию. Полегание приводит к снижению общей урожайности растений, ухудшению качества зерна из-за развития болезней, способствует прорастанию на корню, а также затрудняет механизированную уборку. Поэтому особое значение в современных селекционных программах приобретают устойчивые к полеганию сорта (Ковригина, Заушинцева, 2010).

Устойчивость к полеганию – комплексный признак, контролируемый сложной системой генов, тесно взаимодействующих между собой и условиями внешней среды (Калашник и др., 2005). На полегание ячменя оказывает влияние большое количество факторов, главными из которых являются анатомо-морфологическое строение растений и условия окружающей среды. Устойчивость к полеганию уменьшается из-за густоты посева, облиственности и кустистости (Григулецкий, 2019). Полегание может наблюдаться как в период выхода в трубку, что приводит к формированию меньшего числа зерен в колосе, так и на более поздних стадиях, что может сильно осложнить механизированную уборку посевов (Ковригина, Заушинцева, 2012). Потери урожая при полегании составляет от 10 до 50%, что обуславливает необходимость поиска устойчивых к полеганию образцов и внедрение их в селекционный процесс (Родина, 2006).

В работе И.Ю. Зайцевой и И.Н. Щенниковой (2020) обсуждаются корреляции между устойчивостью к полеганию и урожайностью ($r = 0,72$), высотой растений ($r = -0,60$), кустистостью ($r = 0,40$), числом узловых корней при созревании ($r = 0,44$) (Зайцева, Щенникова, 2020). Взаимосвязь между устойчивостью к полеганию и морфологическими особенностями второго нижнего междоузлия не обнаружена. Отмечено также, что образцы с высокой устойчивостью к полеганию характеризовались большей урожайностью, кустистостью, массой 1000 зерен, а также более длинным и плотным колосом.

Решение проблемы устойчивости к полеганию ячменя селекционными методами связывают, прежде всего, с уменьшением высоты растений. Многими исследованиями показана высокая или средняя отрицательная корреляция между высотой и устойчивостью к полеганию (Левакова, 2018; Зайцева, Щенниковой, 2020), однако в некоторых исследованиях такая корреляция не обнаружена (Зобова, 2008; Исамитдинов, 2008), что еще раз подтверждает сложность признака. Устойчивость к полеганию связывают также с анатомо-морфологическими признаками: диаметр стебля, отношение длины стебля к его диаметру, конусность (интенсивность изменения толщины соломины снизу-вверх) (Исамитдинов, 2010).

Одно из основных направлений в селекции по увеличению устойчивости к полеганию – создание короткостебельных сортов. Если короткий стебель способен удерживать озерненный колос, то это способствует более эффективному использованию продуктивной влаги и питательных веществ; улучшается освещенность листьев, повышается фотосинтетический потенциал растений, может увеличиваться число продуктивных стеблей на единице площади. В процессе формирования урожая укороченные междоузлия короткостебельных сортов способствуют более эффективному накоплению и поступлению питательных веществ на развитие и налив зерновок (Шевцов, 2008). Высота растений сложный признак и может контролироваться разными генами, которые наследуются по принципу промежуточного доминирования и сверхдоминирования. При этом тип наследования будет определяться различиями родительских сортов по высоте растений. Высота растений зависит не только от генотипических особенностей сорта, но и от условий периода вегетации (Репко и др., 2017).

Конечная высота растений определяется удлинением междоузлий, которое регулируется генами, участвующими в биосинтезе или сигнальных путях двух важнейших растительных фитогормонов – гиббереллинов (GA) и брассиностероидов (BR). Нарушение в синтезе или реакции растений на эти фитогормоны приводит к снижению высоты растений, однако сигнальные механизмы для контроля высоты по отдельности или при их совместном взаимодействии до сих пор остаются неясны (Braumann et al., 2017). Гены полукарликовости сыграли решающую роль в зеленой революции в 60-х годах XX века, их использование для зерновых культур значительно увеличило мировое производство продуктов питания (Hedden, 2003). У ячменя идентифицировано более 30 генов карликовости и полукарликовости, в том числе *brachytic (brh)*, *semibrachytic (uzu)*, *slender 1 (sln1)*, *breviaristatum (ari)*, *erectoides (ert)*, *semi-dwarf (sdw)*, *slender dwarf (sld)* и *dense spike (dsp)*, наиболее распространенные представлены в таблице 1.1 (Kuczynska et al., 2013). Лишь немногие из этих генов используются в селекции ячменя вследствие их негативного плейотропного эффекта. Наибольшее распространение в селекционных программах получили аллели короткостебельности *sdw1/denso (HvGA20ox2)*, *uzu1 (HvBRI1)* и *ari-e (HvDep1)*. Ген *sdw1/denso (HvGA20ox2)* расположен на длинном плече 3Н

хромосомы и кодирует гиббереллин-20-оксидазу, участвующую в предпоследнем этапе биосинтеза гиббереллина. В настоящее время, насчитывается 5 аллелей гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): *sdw1.c*, является единственным аллелем со спонтанной мутацией, *sdw1.a*, *sdw1.e*, *sdw1.d* и *sdw1.Lockyer* (Xu et al., 2017; Dang et al., 2020). Ген *uzu1* (*HvBRI1*) расположен на длинном плече хромосомы 3Н и кодирует протеинкиназу, участвующую в процессах рецепции фитогормонов роста – брассиностероидов. Аллель *uzu1.a* гена *uzu1* (*HvBRI1*) наиболее изучен и представлен в восточноазиатских короткостебельных сортах (Chono et al., 2003). Еще одним источником короткостебельности является ген *ari-e* (*HvDep1*), расположенный на хромосоме 5Н (Thomas et al., 1984). Он кодирует γ -субъединицу гетеротримерного G-белка, который принимает участие в регуляции роста органов и зерна (Chakravorty et al., 2011; Wendt et al., 2016). Наибольшее распространение в сортах европейской селекции получил аллель *ari-e.GP* гена *ari-e* (*HvDep1*).

Таблица 1.1 – Наиболее распространенные гены короткостебельности ячменя (Kuczynska et al., 2013)

Символ локуса (синоним)	Локализация на хромосоме	Название локуса или фенотипа
<i>ari-a</i> (<i>ari-6</i> , <i>lk7</i>)	3HS	<i>breviaristatum-a</i>
<i>ari-e</i> (<i>ari-1</i> , <i>lk9</i> , <i>GPert</i>)	5HS	<i>breviaristatum-e</i>
<i>ari-m</i> (<i>ari-28</i>)	7HS	<i>breviaristatum-m</i>
<i>ari-o</i> (<i>ari-40</i>)	7HL	<i>breviaristatum-o</i>
<i>ari-r</i> (<i>ari-14</i>)	5H	<i>breviaristatum-r</i>
<i>Ari-s</i> (<i>ari-265</i>)	5H или 7H	<i>breviaristatum-s</i>
<i>brh1</i> (<i>br</i> , <i>ari-i</i> , <i>dx1</i>)	7HS	<i>brachytic 1</i>
<i>ert-a</i> (<i>ert-6</i>)	7HS	<i>erectoides-a</i>
<i>ert-c</i> (<i>ert-1</i>)	3HL	<i>erectoides-c</i>
<i>ert-v</i> (<i>ert-57</i>)	6H	<i>erectoides-v</i>
<i>ert-zd</i> (<i>ert-159</i> , <i>br7</i>)	7HL	<i>erectoides-zd</i>
<i>hcm1</i>	2HL	<i>short culm 1</i>
<i>uzu1</i>	3HL	<i>uzu 1</i> или <i>semi brachytic 1</i>
<i>sdw1</i> (<i>denso</i>)	3HL	<i>semidwarf 1</i>
<i>sdw2</i>	3HL	<i>semidwarf 2</i>
<i>sdw3</i>	2HS	<i>semidwarf 3</i>
<i>sdw4</i>	7HL	<i>semidwarf 4</i>

Ген *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*), мутации в котором приводят к короткостебельности, широко распространен среди пивоваренных сортов ячменя, особенно в Западной Европе (Jia et al., 2009). По результатам работы С.Б. Тепляковой с соавторами (2017) оценено влияние мутантного аллеля *sdw1.d* на основные хозяйственно ценные признаки (Теплякова и др., 2017; Terplyakova et al., 2017). Мутация в данном гене повлияла на уменьшение высоты в среднем на 13 см по сравнению с носителем дикого типа. Кроме того, мутантный аллель вызывал задержку колошения, но не оказал значимого влияние на массу 1000 зерен, содержание белка и крахмала

(Теплякова и др., 2017). Мутанты по гену *uzu1* (*HvBRI1*) наиболее представлены в сортах Восточной Азии. Аллель *uzu1.a*, хоть и широко применяется в селекции, но оказывает многостороннее воздействие на различные части растения: укороченный coleoptиль; небольшой крючок или выступ на верхушке coleoptиля; укороченные, широкие, темно-зеленые листья; укороченные стебель, колос, ости, цветковые чешуи; небольшие зерновки (Saisho et al., 2004; Chen et al., 2016). Стоит упомянуть, что большее количество мутантов, у которых выявлены различные гены короткостебельности обладают негативными изменениям, что резко отражается на урожайности. Мутанты типа *erectoides* (*ert*) характеризуются уменьшенной длиной члеников колосового стержня, что делает их колосья плотными и широкими (Persson, Hagberg, 1969). В то же время для многих из них характерны череззерница, стерильность и уменьшение длины соломины. Мутантный аллель *brh1.a* гена полукарликовости *Brachytic1* (*Brh1*) не оказал значимого влияния на качество солода, однако приводил к снижению урожайности (Braumann et al., 2018).

Сорта с укороченной соломиной имеют как преимущества, так и недостатки. Зачастую уменьшение высоты, связанное с укорочением междоузлий, приводит к близкому расположению листьев на стебле, тем самым вызывая затенение и их преждевременное отмирание, а также более интенсивному развитию заболеваний из-за низкого расположения листовых пластинок. Все это может приводить к снижению равномерности налива зерна и ухудшению его качества. Кроме того, короткостебельные сорта формируют менее мощную корневую систему, особенно в засушливых регионах (Глуховцев, 2001). Поэтому необходимо оптимальное сочетание таких признаков, как устойчивость к полеганию, высота и урожайность.

1.6.3. Структура продуктивности и урожайность ячменя

Урожайность ячменя является комплексным признаком, на который влияют все основные хозяйственно ценные показатели. Величину урожайности определяют признаки, составляющие структуру урожая, такие как продуктивная кустистость, длина колоса, число колосков и зерен в главном колосе, масса зерна с главного колоса, плотность колоса, масса 1000 зерен (Трофимовская, 1972; Сурин, 2011).

Для повышения урожайности в целом, при подборе пар для скрещиваний, отборе элитных растений, то есть при рациональной организации селекционного процесса, необходимо предъявлять высокие требования к элементам структуры урожая. Все эти элементы формируются на разных этапах органогенеза в процессе роста и развития растений и в значительной степени зависят от биологических особенностей самого сорта, а также погодных условий периода вегетации (Трофимовская, 1972; Сурин, 2011).

Масса 1000 зерен

Масса 1000 зерен (крупнозерность) является одним из важнейших элементов структуры урожая (Сурин и др., 2014). Крупность зерна определяет запас питательных веществ, всхожесть и жизнеспособность семян, технологические и биохимические показатели качества зерна. Сорта ячменя с крупным зерном формируют мощные и продуктивные растения с повышенным выходом готовой продукции с высокими технологическими свойствами (Сурин и др., 2016). Часто массу 1000 зерен связывают с продуктивностью растений и урожайностью в целом, особенно для засушливых условий. Данный элемент структуры урожая является сортовым признаком, но в значительной степени зависит от погодных условий и условий выращивания (Грязнов, 1996), а его стабильность отражает устойчивость растений к экстремальным условиям.

Многолетнее изучение районированного голозерного сорта Нудум 95 в условиях Северного Зауралья выявило превышение массы 1000 зерен над пленчатыми сортами (Губанова, Губанов, 2018), что указывает на потенциал голозерных сортов по данному признаку, особенно у двурядных образцов. Авторами отмечено, что засушливые погодные условия значительно сказывались на крупности зерна и приводили к уменьшению в среднем на 3,5–9,4 г массы 1000 зерен в разные годы. На территории северного Кавказа при изучении более 100 образцов голозерного ячменя коллекции ВИР выделены перспективные источники крупнозерности (более 55 г): Голозерный (Россия), Nigohadaka (Япония), Голозерный 1 (Россия), К-266 (Пакистан), Сложный гибрид (Мексика) (Дорошенко и др., 2019).

Длина колоса

Длина колоса, как один из параметров структуры урожая, тесно связана с продуктивностью растений. Чаще всего длина колоса положительно сказывается на числе колосков и числе зерен в колосе, то есть озерненности колоса и на продуктивности самого растения (Захарова и др., 2019). Одним из основных факторов, лимитирующих формирование длины и общей продуктивности колоса, считается влагообеспеченность растения на ранних этапах органогенеза (Куперман и др., 1955). Изучение голозерных образцов последних лет показало, что длина колоса может превышать 10 см: Акка (Израиль) – 10,2 см, к-19109 (Индия) – 10,5 см, Дублет (Беларусь) – 10,2 см (Дорошенко, 2021); к-4058 Местный из Монголии (11,0 см) и к-27730 (95683/76) из Германии (10,6 см) (Губанов и др., 2018).

Число колосков и зерен, масса зерна с колоса

Число колосков, число зерен в колосе и масса зерна с колоса являются важнейшими составляющими зерновой продуктивности самого растения и урожайности сорта в целом. Число колосков напрямую связано с типом колоса, его плотностью и длиной, то есть всеми параметрами развития колоса. Считается, что число колосков – мало изменчивый признак, который определяется генотипом и влияет на количество зерен в колосе. Число зерен и масса зерна с колоса

имеют важное значение в селекции ячменя на продуктивность (Баташева, 2000). Многорядный ячмень по числу зерен в колосе имеет преимущество перед двурядным, так как все три колоска плодovиты и имеют нормально развитые зерновки. Продуктивность колоса является комплексным признаком и находится в прямой зависимости от числа и крупности зерен в колосе. Есть сведения, что повышенное число колосков и зерен в колосе зерновых культур формируется при благоприятных условиях увлажнения и питания растений в период всходов-выхода в трубку, когда происходит их закладка, а масса зерна с главного колоса больше зависит от числа сформированных зерен и его налива во время созревания (Грязнов, Лойкова, 2010). Однако важно, чтобы растения имели все необходимое не только в период образования колосков и цветков, но и в дальнейшие периоды цветения и налива зерна (Дорошенко и др., 2016).

При изучении ячменя в условиях лесостепи Красноярского края и Западной Сибири установлена ведущая роль озерненности колоса в формировании урожая ($r = 0,61 - 0,81$) (Сурин, Ляхова, 1993; Заушинцева, 2007). Однако в работе О.Б. Батаковой (2011) в условиях Европейского Севера России отмечено, что число зерен в колосе зависит от типа колоса, который мало влияет на общую продуктивность растения. По результатам корреляционного анализа показано – масса зерна с главного колоса двурядных образцов ячменя является одним из основных количественных параметров, определяющих конечную продуктивность ($r = 0,40$), что говорит о тесной связи массы зерна с главного колоса и урожайности зерна с единицы площади (Батакова, 2011).

Урожайность зерна

Основной задачей селекционного процесса выступает создание высокопродуктивных сортов, адаптированных к конкретным условиям окружающей среды. Еще Н.И. Вавилов отмечал, что селекция на продуктивность является одной из сложнейших задач селекционных программ, что связано с необходимостью сочетания большого числа хозяйственно ценных признаков в одном сорте (Вавилов, 1957). Урожайность – главный показатель оценки конкретного сорта, а все ранее перечисленные элементы продуктивности в той или иной степени неразрывно связаны с ней и участвуют в ее формировании. В работе М. Gocheva выявлена корреляция всех элементов продуктивности. Так, прямое влияние на продуктивность отмечено для продуктивной кустистости, массы зерна с главного колоса, числа зерен в колосе и массы 1000 зерен, следовательно, отбор на продуктивность у образцов ячменя можно проводить с учетом любого из этих признаков (Gocheva, 2014).

Главные ограничивающие факторы распространения голозерного ячменя – его низкая урожайность и плохая адаптивность. Показано, что сорта голозерного ячменя менее продуктивны, чем пленчатого (Грязнов, 2014). Голозерный ячмень существенно различается по урожайности в зависимости от сортовых особенностей. Отмечается большая вариабельность урожайности и от условий окружающей среды, особенно в засушливых зонах (Грязнов, 2014;

Аниськов и др., 2016). В работе Н.В. Тетянникова и Н.А. Боме (2020) при изучении набора голозерных образцов в Тюменской области урожайность лишь нескольких образцов составила более 200 г/м². Отмечено, что наибольшим потенциалом урожайности характеризовались многорядные голозерные образцы С.И. 10975 к-30624, Schwarze Nackte Kraftborn к-25788, Liguleless к-29894 (Тетянников, Боме, 2020). В условиях Северного Кавказа голозерные сорта ячменя Омский голозерный 2, к-26648, CDC MC Gwire, Голозерный (Россия) и Дублет характеризовались наиболее высокой урожайностью (более 7 т/га) (Дорошенко и др., 2019). В условиях Сибири при изучении продуктивности и качества зерна выделились двурядные образцы 1218-524, Namoі и Morrell, а также многорядные сорта Алар-Эрд-Эне, Karan 4 и Olga (Заушинцена, 2007). Результаты показывают, что среди образцов коллекции ВИР можно найти источники, которые в разных регионах Российской Федерации могут послужить исходным материалом для создания высокопродуктивных сортов голозерного ячменя.

1.7. Химический состав зерна

Основной особенностью голозерного ячменя в сравнении с пленчатым является его биохимический состав зерна. Зерно ячменя в среднем содержит 65–68% крахмала, 10–17% белка, 4–8% β -глюканов, 2–3% свободных липидов, 1,5–2,5% минеральных компонентов, уникальные комбинации растворимых и нерастворимых пищевых волокон, и полисахаридов (Сиркач, Иванов, 1958; Czuchajowska et al., 1998; Madakemohekar et al., 2018). Конечный состав зерна будет варьировать в зависимости от генотипа и условий окружающей среды. Переменные, которые трудно контролировать, такие как состав почвы, влажность, температура и количество солнечного света, могут обуславливать локальные и сезонные изменения в составе зерна (Duffus, Cochrane, 1993). Голозерный ячмень превосходит пленчатый по содержанию питательных веществ, таких как белок, некоторые заменимые и незаменимые аминокислоты, β -глюканы, витамины, макро- и микроэлементы, фенольные и флавоноидные соединения. Установлено, что при переработке зерна голозерного ячменя сохраняются все его полезные компоненты, в том числе проантоцианидины, являющиеся активными антиоксидантами (Железнов и др., 2013; Полонский и др., 2021).

Согласно большому количеству исследований, уровень белка в зерне ячменя может сильно варьировать от 7 до 25%. По растворимости он делится на четыре группы: альбумины (водорастворимые), глобулины (растворимые в разбавленном солевом растворе), проламины или гордеины (растворимые в смесях спирта и воды) и глютелины (растворимые только в разбавленной кислоте или щелочи) (Kreis, Shewry, 1992). Содержание белка в зерне ячменя зависит от сорта и условий роста, в частности, от фазы внесения азотных удобрений (Duffus, Cochrane, 1993). Содержание белка в голозерном ячмене в среднем существенно выше, чем в

пленчатом, о чем свидетельствуют многочисленные исследования (Трофимовская, 1972; Лукьянова и др., 1990; Железнов и др., 2013; Грязнов, 2014; Аниськов и др., 2016; Дорошенко и др., 2019). Для получения зерна высокого качества необходимо учитывать не только содержание белка, но и четыре незаменимых аминокислоты – лизин, метионин, треонин и триптофан, которые важны для роста организма, восстановления тканей, производства и регуляция гормонов и ферментов. Сравнительный анализ пленчатого сорта Челябинский 99 и голозерного сорта Нудум 95 показал, что сумма этих критических аминокислот в зерне голозерного ячменя на 4,2% больше, чем в зерне пленчатого (Грязнов и др., 2019). Аналогичное сравнение голозерных сортов Омский голозерный 1 и Омский голозерный 2 с пленчатым сортом Омский 89 показало более высокое содержание белка и лизина в голозерных сортах (Аниськов и др., 2015).

Физиологически важным диетическим компонентом в зерне голозерного ячменя являются (1,3;1,4)- β -D-глюканы, которые относятся к высокомолекулярным углеводам растительного происхождения и являются преобладающим компонентом клеточных стенок эндосперма. β -глюканы представляют собой линейные полимеры, состоящие из 3-D-глюкопиранозильных молекул, которые могут образовывать β -(1-4) и β -(1-3) связи в соотношении примерно 2,5:1 (Buckeridge et al., 2004). В отличие от пленчатого ячменя, голозерный ячмень существенно богаче β -глюканами. В сухом веществе зерновки пленчатого ячменя в среднем содержится 4–8% β -глюканов, а в зерновке голозерного ячменя этот показатель может достигать 16%. Его содержание в зерне ячменя определяется сортовыми особенностями и факторами окружающей среды (Huth et al., 2002). Считается, что увеличение в почве азота, сухая и жаркая погода способствует увеличению уровня β -глюканов, в то время как орошение и прохладная погода может привести к его снижению (Meints et al., 2015; Choi et al., 2020). Содержание β -глюканов в ячмене является важной характеристикой в селекционных программах (Geng et al., 2021), однако их содержание относят к количественным признакам с несколькими ассоциированными QTL (локусы количественных признаков – quantitative trait loci – QTL). Высокое содержание β -глюканов оказывает положительное воздействие на организм человека: способствует снижению риска сердечно-сосудистых заболеваний, поддержанию или снижению количества холестерина в крови, уменьшает риск гипергликемического синдрома, улучшает функции печени и снижает избыточную массу тела, благотворно влияет на важные функции желудочно-кишечного тракта (Wirkijowska et al., 2012; Лоскутов, Полонский, 2017; Bozbulut, Sanlier, 2019).

Ячмень содержит витамины группы В, А, D, Е. Витамины группы В участвуют в метаболических процессах, в регуляции функций многих систем организма человека: нервной, пищеварительной, мышечной, сердечно-сосудистой, а также поддерживают в балансе гормональный фон. Витамины А, D, Е поддерживают в норме зрение, кожу, хрящевую, костную ткани, слизистые оболочки органов, укрепляют иммунитет, обеспечивают профилактику

онкологии и инфекционных заболеваний, обладают антиоксидантными свойствами (Сичкарь, Иванов, 1958). Ячмень богат витамином Е (Moreau et al., 2007), однако его содержание сильно варьирует в зависимости от генотипа, начиная от 8,5 до 68,8 мкг/г сухого веса. Ячмень уникален среди зерновых тем, что содержит все 8 природных токоферолов, которые сосредоточены в зародышевой ткани.

Зерно ячменя содержит значительное количество различных фенольных соединений, проявляющих биологическую активность, в том числе антиоксидантное, противовоспалительное и антипролиферативное действие. Генотип, связанная с ним окраска зерна и условия окружающей среды могут влиять на тип, содержание и активность фенольных соединений в зерне (Abdel-Aal et al., 2006). Голозерный ячмень считается хорошим источником фенольных соединений, таких как производные коричной и бензойной кислот, проантоцианидинов, флавонолов, флаванолов, флавонов. Флавоноидные соединения влияют на рост и развитие растений, играют защитную роль при различных типах биотического и абиотического стресса, участвуют в поддержании состояния покоя семян, а меланины вносят вклад в устойчивость зерновых культур к заболеваниям (Shen et al., 2016). Большой интерес в последние годы проявляют к антоцианам, содержащимся в различных зерновых культурах. Антоцианы выполняют большое количество функций в растениях (Nam et al., 2006; Khlestkina, 2013), в том числе они обладают полезными для здоровья человека свойствами: антиоксидантными, противовоспалительными (Tsuda et al., 2002), антидиабетическими (Prior, Wu, 2006), противораковыми (Kang et al., 2003), гипогликемическими (Jurgoński et al., 2008; Grace et al., 2009), нейропротекторными и другими (Юдина и др., 2021). Антоцианы относятся к группе водорастворимых флавоноидов, отвечающих за различную пигментацию тканей растений (Castañeda-Ovando et al., 2009). У ячменя антоциановую окраску могут иметь различные части растений: листовые пластинки и влагалище, ушки листового влагалища, стебель, ости, жилки колосковой чешуи и зерновки (Lundqvist et al., 2003). Профиль антоцианов и их количество варьирует в ячмене в зависимости от генотипа и условий окружающей среды. Антоцианы могут синтезироваться в перикарпе и алейроновом слое зерновки, придавая фиолетовую и голубую окраску соответственно (Harlan, 1914; Adzhieva et al., 2016). При этом в перикарпе преобладает цианидин-3-глюкозид, тогда как в алейроновом слое – дельфинидин-3-глюкозид (Kim et al., 2007; Siebenhandl et al., 2007). Сорта ячменя с фиолетовой и синей окраской зерновки имеют более высокое среднее содержание антоцианов, чем черные и желтые (Siebenhandl et al., 2007). Распространение местных сортов ячменя с антоциановой окраской зерновки преимущественно характерно для земледельческих районов Малой Азии, Сирии, Палестины, Эфиопии, Эритреи, Месопотамии и Закавказья (Вавилов, 1965), особенно в высокогорных и предгорных районах, где резко возрастает интенсивность солнечной радиации (Тихвинский, Доронин, 2007).

1.8. Устойчивость ячменя к болезням

Устойчивость сортов – один из важных признаков, который направлен на поддержание в стабильном состоянии урожайности и качества зерна, а также сохранение экологической чистоты и безопасности получаемой продукции. Известно большое число грибных, бактериальных и вирусных заболеваний, а также вредителей, которые могут оказывать негативное влияние на ячмень и тем самым снижать его урожайность и качество зерна. Они отрицательно воздействуют на рост и развитие растений, повреждают стеблестой, отрицательно влияют на налив зерна, тем самым снижают его крупность и выполненность. Кроме того, многие грибные патогены образуют и накапливают токсины, что усиливает их вредоносность как при выращивании, так и при использовании ячменя, поэтому селекция на устойчивость к болезням и вредителям тесно связана с селекцией на качество зерна (Лукьянова и др., 1990).

Известно, что ячмень может быть заражен широким спектром патогенных для растений грибов, многие из которых могут сохраняться в зерне. Грибы, относящиеся к родам *Bipolaris* Shoem., *Pyrenophora* Fr., *Phaeosphaeria* Miyake., *Alternaria* Nees., *Ustilago* Roussel., *Puccinia* Pers., *Blumeria* Hedroig и *Fusarium* Link наиболее часто поражают ячмень во всем мире (Chen et al., 2016). По многолетним наблюдениям сотрудников Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР), в условиях Северо-Западного региона России основное распространение получили гельминтоспориозные пятнистости (сетчатая (*Pyrenophora teres* Drechs), темно-бурая (*Cochliobolus sativus* (Itoet Kurib.) Drechsler ex Dastur.) пятнистость и ринхоспориоз (*Rhynchosporium commune*), а повсеместно встречаются болезни, вызываемые облигатными паразитами, такими как возбудители пыльной головки (*Ustilago nuda* (Jens) Kell. et Swing), карликовой ржавчины (*Puccinia hordei* Otth., syn. *P. simplex* Korn. Erikss. Et Henn.), фузариоза (*Fusarium graminearum* Schwabe) и мучнистой росы (*Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal) (Гагкаева, Гаврилова, 2009; Лашина, Афанасенко, 2019). С целью уменьшения потерь урожая и ценных качеств зерна необходимо тщательно подбирать исходный материал для селекции, использовать эффективные источники устойчивости при создании новых селекционных сортов. Группы голозерного ячменя отличаются небольшим числом выявленных источников устойчивости к вредным организмам, а количество отдельных поисковых работ на голозерных образцах ограничено (Богданова и др., 2001; Гагкаева, Гаврилова, 2009; Дорошенко, Дорошенко, 2018; Лашина, 2024).

Гельминтоспориозные пятнистости, такие как сетчатая пятнистость (возбудитель – гриб *Pyrenophora teres* Drechs), темно-бурая пятнистость (возбудитель – *Cochliobolus sativus* (Itoet Kurib.) Drechsler ex Dastur.), ринхоспориоз (возбудитель – *Rhynchosporium commune*) наблюдаются во всех зонах возделывания ячменя. Эпифитотии по данным заболеваниям

возникают с частотой 1 раз в 3–4 года, а потери урожая восприимчивых сортов ячменя в такие годы составляют от 20 до 40% (Афанасенко и др., 2014). Сетчатая пятнистость проявляется на листьях, стеблях и колосковых чешуях в виде коричневых полосок и черточек или округлых коричневых пятен в период от кущения до налива зерна (Smedegard-Petersen, 1977). Возбудитель темно-бурой пятнистости поражает листья и стебли (округлые и овальные темно-бурые пятна, обычно окруженные хлорозами), вызывает также обыкновенную гниль корней и прикорневых органов (Хасанов, 1992). Ринхоспориоз проявляется в виде пятен темно-оливкового цвета, которые чуть позже приобретают сизую окраску, места поражения усыхают, пятна становятся сероватыми или светло-коричневыми, с темно-коричневой или темно-пурпурной каймой (Коновалова, 2008). Для всех гельминтоспориозных пятнистостей характерна высокая гетерогенность популяций по признаку вирулентности и сильные различия между географическими популяциями патогенов (Афанасенко и др., 2010).

Устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости контролируется олигогенно и/или полигенно (Steffenson et al., 1996), а геномные районы, связанные с устойчивостью, выявлены на всех хромосомах ячменя (Steffenson et al., 1996; Grewal et al., 2008; Koladia et al., 2017), особенно на хромосомах 3Н и 6Н (Steffenson et al., 1996; Afanasenko et al., 2022). Предположительно в районе центромеры хромосомы 6Н имеется кластер из нескольких генов, либо устойчивость контролируется серией не менее трех аллелей устойчивости (Koladia et al., 2017). Гены устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости локализованы также на всех хромосомах ячменя (Steffenson et al., 1996; Bilgic et al., 2006; Bovill et al., 2010; Grewal et al., 2012; Afanasenko et al., 2015). Зачастую QTL, контролирующие устойчивость взрослых растений и проростков к *S. sativus*, локализованы на разных хромосомах (Bilgic et al., 2006). Steffenson с коллегами показали, что устойчивость на ювенильной стадии контролируется геном *Rcs5* (7Н) (Steffenson et al., 1996). Этот ген, который является эффективным во многих странах, несет линия NDB 112. Однако в последнее время появились сведения об утрате устойчивости этой линией в Канаде и США, что обуславливает необходимость продолжения поиска новых доноров устойчивости к опасному патогену (Fetch et al., 2008).

В одной из последних работ Н.М. Лашиной (2024) проверена устойчивость к сетчатой и темно-бурой пятнистостям 42 образцов голозерного ячменя коллекции ВИР при помощи изолятов, отобранных по географическому происхождению, спектру вирулентности и способности к обильному конидиальному спороношению. На ювенильной стадии и стадии взрослых растений образцы различались по устойчивости как к сетчатой, так и темно-бурой пятнистостям. В качестве источников устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости выделены образцы: к-3945 из Китая, к-2946, к-29334 и к-29709 из России, к-8755 и к-19979 из

Эфиопии; к-19395 из Австралии, к возбудителю темно-бурой пятнистости – к-30617 из Чехии и к-28083 из Мексики (Лашина, 2024).

Фузариоз (возбудители – грибы рода *Fusarium*) может привести к резкому снижению урожайности и ухудшению качества зерна ячменя. Некоторые виды *Fusarium* могут приводить к образованию микотоксинов (Salas et al., 1999), которые влияют на организм человека, вызывают рвоту, диарею, а в высоких дозах и кровотечение кишечника (Polisenska et al., 2020). Отечественные исследователи выявили 14 высокоустойчивых к фузариозу образцов, пять из которых относятся к голозерным образцам (к-2946, к-11070, к-11073, к-11076, к-11082) (Гагкаева, Гаврилова, 2009).

Одним из наиболее вредоносных заболеваний ячменя является мучнистая роса (возбудитель – *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal), которая встречается повсеместно (Kusch, Panstruga, 2017). Болезнь затрагивает все надземные зеленые части растения (листовые пластинки, листовые влагалища, может поражать даже колосковые чешуи и ости колосьев) и вызывает преждевременное старение пораженных тканей, замедляется интенсивность роста, снижается масса семян и озерненность колоса. В среднем поражение мучнистой росой приводит к снижению урожайности на 5–10%, а в годы эпифитотий потери могут достигать более 50% (Tratwal, Bocianowski, 2014; Каурри et al., 2021). Для ячменя идентифицировано более 100 аллелей, контролирующих устойчивость к мучнистой росе, которые обозначены символами *Mla*, *Mlo* и *Ml* (Jorgensen, 1992; Wei et al., 1999; Kusch, Panstruga, 2017). Большая часть аллелей утратили эффективность против возбудителя вследствие изменения популяционной структуры гриба и появления новых рас. В Северо-Западном регионе России эффективными являются аллели *mlo1*, *mlo3-mlo5*, *mlo8-mlo11*, *Mla16*, *Mla18*, *Mla19*, *Mlai* (Abdullaev et al., 2021), но эффективную и длительную устойчивость ячменя к различным популяциям возбудителя мучнистой росы обеспечивают только *mlo11* и *mlo9* (Радченко и др., 2020).

Гены *Mlo* растений кодируют интегральные мембранные белки, которые действуют как катионные каналы, данные белки связываются с сенсором Ca^{2+} калмодулином и препятствуют накоплению в зараженной клетке активных форм кислорода и реакции сверхчувствительности (Buschges et al., 1997; Gao et al., 2022). Рецессивные аллели *mlo* предотвращают проникновение гриба в эпидермальные клетки хозяина и, таким образом, препятствуют образованию гаусториев (Baker et al., 1998). В целом, это связано со спонтанным образованием богатых каллозой клеточных стенок, а также ранним хлорозом и некрозом листьев, что свидетельствует о преждевременном старении зараженных клеток (Freh et al., 2024).

Ячмень из Абиссинского (Эфиопского) центра происхождения представляет исключительный интерес и значение в ботанико-географическом и агрономическом отношении,

а также является источником многих ценных признаков. В работе российского исследователя-селекционера А.А. Орлова показано, что ячмень из Абиссинии и Эритреи характеризуется многими ценными положительными качествами. В том числе устойчивостью к мучнистой росе в полевых условиях и относительной устойчивостью против других грибных болезней – различных видов ржавчины, листовых пятнистостей и головни (Орлов, 1929). В дальнейшем именно из местных образцов Эфиопии созданы устойчивые к мучнистой росе пленчатые сорта ячменя Atem в 1979 г., Salome в 1981 г. и Apex в 1982 г. (Berhane, 1997; Dreiseitl, 2024), которые вошли во многие родословные современных пленчатых сортов с *mlo11*. По данным А. Dreiseitl аллель *mlo11* широко используется в европейской селекции ячменя и присутствует в большей части сортов, однако за пределами Европы встречается значительно реже (Dreiseitl, 2017; Dreiseitl, 2024).

Коллекция генетических ресурсов ячменя ВИР содержит образцы, сохраняющие устойчивость к мучнистой росе в течение 30 лет: к-2930 из Китая, к-5983 из Афганистана и к-3282 из Эфиопии (Богданова и др., 2001). В условиях южной зоны Ростовской области выявлены устойчивые и средне устойчивые к мучнистой росе образцы голозерного ячменя: Дублет из Беларуси, Омский голозерный 1 из России, к-26648 из Пакистана, CDC Buck, CDC Gwire, CDC Dawn из Канады и др. (Дорошенко, Дорошенко, 2018).

Восприимчивость к головневым грибам также сильно влияет на востребованность голозерного ячменя. Головневые распространены повсеместно и вызывают не только общее снижение урожайности, но и значительное ухудшают качество зерна (Бехтольд, Орлова, 2018). Пыльная головня ячменя (возбудитель – *Ustilago nuda* (Jens) Kell. et Swing.) вызывает частичное или полное разрушение колоса, пораженный колос состоит из споровой массы оливково-черного цвета или светло-коричневого, слегка мажется. Зараженные зерновки имеют меньшую абсолютную массу (на 10–20%), наблюдается ухудшение их полевой всхожести (Жичкина, Столпивская, 2015). Отмечено, что наиболее сильно поражаются среднеспелые образцы голозерного ячменя в сравнении с позднеспелыми и раннеспелыми сортами. Образцы голозерного ячменя коллекции ВИР к-23851 из Таджикистана и к-21544 из Боливии обладали длительной устойчивостью к пыльной головне в течение 12 лет (Богданова и др., 2001).

Карликовая ржавчина ячменя (возбудитель – *Puccinia hordei* Otth., syn. *P. simplex* Korn. Erikss. Et Henn.) – одно из наиболее распространенных заболеваний, которое может значительно снижать урожайность растений. В России карликовая ржавчина встречается во всех зонах возделывания озимого и ярового ячменя, а эпифитотии болезни могут возникать 1–2 раза за 10 лет (Данилова, 2015). Поражение наблюдается на листьях, реже на листовых влагалищах и осях в виде ржавых мелких пустул на нижней стороне листовой пластинки. На яровом ячмене болезнь проявляется в начале молочной/восковой спелости, на озимом может наблюдаться уже на

всходах. Потери урожая в среднем составляют 10–25%, а на восприимчивых сортах могут достигать 30% и более (Dreiseitl, Jurecka, 1997). К настоящему моменту известно 27 главных генов устойчивости к карликовой ржавчине (*Rph1* – *Rph27*) (Rothwell et al., 2020), локализованных на всех хромосомах ячменя. Многие гены потеряли свою эффективность вследствие появления вирулентных патотипов гриба.

1.9. Полногеномный анализ ассоциаций (GWAS) на ячмене

Понимание генетической основы признаков является важной частью для возможного улучшения урожайности и адаптивности зерновых культур к различным климатическим условиям. В последнее время использование полногеномного анализа ассоциаций (GWAS – genome-wide association study) стало подходом для раскрытия молекулярно-генетической основы многих хозяйственно ценных признаков и свойств, влияющих на адаптивность растений в различных условиях среды к абиотическим и биотическим стрессорам (Alqudah et al., 2020). Кроме работы непосредственно с одной культурой, полученные данные могут использоваться и для поиска аналогичных признаков у других родственных культур. Ячмень может выступать в качестве модельного объекта, а полученные данные о геноме использоваться для генетических исследований других представителей трибы Triticeae L. Так, многочисленные генетические и геномные исследования на ячмене использовались при работе с одной из важнейших хлебных культур – пшеницей (Розанова, Хлесткина, 2020).

Полногеномный анализ ассоциаций является современным биоинформационным методом, который успешно используется для идентификации взаимосвязи между фенотипической изменчивостью и генетическим полиморфизмом и обнаружения причинных локусов/генов. Сам метод заключается в расчете ассоциаций между каждым маркером и фенотипическим проявлением признаков, оцененных по неродственным генотипам разнообразной коллекции (Huang, Han, 2014). Основной целью проведения GWAS является выявление причинных факторов для конкретного признака и/или определение генетической архитектуры изучаемого признака. Число локусов, лежащих в основе фенотипической изменчивости признаков, может сильно различаться, т. е. признак может иметь простую генетическую архитектуру с небольшим числом локусов, или сложную генетическую архитектуру и контролироваться многими локусами. В настоящее время GWAS дает возможность найти варианты полиморфизма в геномных локусах, выявить хромосомные районы, связанные с агрономическими признаками. Данный метод можно использовать для одновременного обнаружения многих аллельных вариаций в одном исследовании с дальнейшим направленным поиском генов, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками (Gasparis, 2017).

Полногеномный анализ ассоциаций способен выявлять большое число новых геномных локусов, обладает высокой пропускной способностью и возможностью использования на больших популяциях (Pauli et al., 2014; Alqudah et al., 2020; Розанова, Хлесткина, 2020). Несмотря на то, что GWAS является чрезвычайно эффективным и надежным методом, проведенные за последнее десятилетие исследования выявили некоторые недостатки: GWAS на основе SNP (single nucleotide polymorphism) опирается на уже существующий референсный геном, который используется для секвенирования и картирования конкретных образцов. Такая специфика метода может привести к пропуску точечного полиморфизма и не позволит обнаружить редкие мутации сложных признаков (Alqudah et al., 2020). А.М. Alqudah с соавторами (2020) выделили основные преимущества и ограничения полногеномного анализа ассоциаций.

Преимущества: не надо вести подбор родителей и проводить скрещивание; для исследования можно использовать неограниченное количество контрастных образцов; предполагает использовать чипы высокой плотности маркеров; можно изучать большое количество фенотипических изменений; высокое разрешение по позициям маркеров.

Ограничения: структура популяции влияет на ложное родство; необходимо большое количество образцов (оптимальный диапазон 100–500 образцов); низкая чистота аллелей для больших геномов; естественная изменчивость признака в разных условиях может приводить к заблуждениям при интерпретации полученных данных; низкое значение наследуемости; необходимо большое число маркеров; возникновение ошибок I или II типа, то есть возникновение ложноположительных или ложноотрицательных ассоциаций соответственно (Alqudah et al., 2020).

GWAS из-за его преимуществ предпочтителен перед традиционными методами генетического картирования. GWAS обладает высокой эффективностью и разрешением. Для данного метода используют естественные популяции, что сокращает время исследований. Естественные популяции обладают высоким генетическим разнообразием. GWAS проводится в полногеномном масштабе, что позволяет выявлять несколько аллелей в одном локусе. Генетическая архитектура таких признаков, как урожайность и устойчивость к болезням, сложна, поэтому применение GWAS для их изучения привлекло значительное внимание. Материалы и генетическая информация из одной природной популяции могут быть использованы для анализа множества признаков, что сокращает затраты на секвенирование генов (Xiao et al., 2022).

По сравнению с исследованиями на человеке и животных GWAS на растениях имеет преимущество благодаря возможности использования генотипов, не меняющихся от репродукции к репродукции (сорта самоопыляющихся растений, инбредные линии или вегетативно размножаемые растения). После того, как образцы один раз генотипированы, можно фенотипировать выборку в различных климатических зонах в течение нескольких лет. Это дает

возможность изучить признаки в различных средовых условиях и снизить случайные эффекты от воздействия окружающей среды (Wang et al., 2020).

Одним из основных преимуществ метода является возможность выявления однонуклеотидного полиморфизма. На основе SNP можно создать ДНК-маркеры различного типа: KASP (kompetitive allele specific PCR) или CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) маркеры (Semagn et al., 2014), затем валидировать их на независимых выборках. При успешной валидации такие маркеры можно рекомендовать для отбора и ускорения селекции.

Сейчас активно осуществляется полногеномный анализ ассоциаций у зерновых, так как метод позволяет выявить значимые маркеры, связанные с хозяйственно ценными признаками, для отбора материала с желаемыми признаками и ускорения селекционного процесса (Belcher et al., 2015).

GWAS на ячмене применяется уже с 2010 г. (Cockram et al., 2010; Lorenz et al., 2010), а в течение последних 15 лет количество работ значительно возросло. Благодаря этому подходу обнаружены геномные районы, ассоциированные со многими признаками ячменя: различные стадии развития растений (Pasam et al., 2012; Alqudah et al., 2014), высота растения (Pasam et al., 2012; Alqudah et al., 2014; Bai et al., 2021), площадь листовой пластинки (Alqudah et al., 2014), длина колоса, строение колоса, число зерен в колосе (Wang et al., 2012), масса 1000 зерен (Pasam et al., 2012), развитие корневой системы (Thabet et al., 2018; Ogradowicz et al., 2023), устойчивость ячменя к болезням и вредителям (Novakazi et al., 2019), устойчивость к абиотическому стрессу (Thabet et al., 2018; Luan et al., 2022; Elakhdar et al., 2023). Кроме того, выполнено большое количество работ по изучению биохимического состава зерновок ячменя: содержание и свойства крахмала (Pasam et al., 2012; Li et al., 2021), белка (Pasam et al., 2012), β -глюканов (Geng et al., 2021), антоцианов (Cockram et al., 2010) и др. Полученные данные востребованы в селекционных программах для создания высокоурожайных адаптивных сортов высокого качества.

GWAS применяется не только для поиска важных хозяйственно ценных признаков, но и для анализа различных морфологических и биохимических признаков. С. Wabila с соавторами (2019) провели полногеномный анализ ассоциаций с использованием чипа iSelect 9k для раскрытия генетической основы признака пленчатости/голозерности зерновки ячменя. Для этого был подобран набор из 222 двурядных и 303 шестирядных местных сортов ярового ячменя, включающий как пленчатые, так и голозерные образцы. В результате идентифицированы локусы на четырех хромосомах: 2Н, 3Н, 6Н и 7Н. Ассоциация фенотип-генотип на 7Н обнаружена во всех субпопуляциях, которая полностью соответствует хорошо описанному гену *Nud*. Связи маркер-признак для трех других хромосом (2Н, 3Н, 6Н) оказались специфичными для субпопуляции; первый локус на 2Н обнаружен только у шестирядных образцов, второй локус на 3Н обнаружен у двурядных образцов из Евразии, а третий локус на 6Н обнаружен у шестирядных

образцов из Эфиопии. Однако такие ассоциации связывают не с признаком голозерности, а, возможно, со следами отбора голозерного ячменя в различных центрах формообразования из-за предпочтения в конечном использовании или отражения характера отбора по адаптивным признакам (Wabila et al., 2019).

К.Н. Kunze с соавторами (2024) выполнил поиск ассоциаций у голозерного ячменя с локусами устойчивости к четырем грибным болезням: желтой и карликовой ржавчинами, темно-бурой пятнистости и ринхоспориозу. Всего было изучено 350 генотипов голозерного ячменя. В результате поиска ассоциаций по всему геному выявили 10 значимых маркеров для желтой ржавчины ячменя, четыре – для карликовой ржавчины, один – для ринхоспориоза и пять – для пятнистости. В то же время наиболее значимые ассоциации фенотип-генотип уже были обнаружены и результаты анализа только подтвердили локализацию идентифицированных ранее генов и QTL (Kunze et al., 2024).

1.10. Селекционная работа с голозерным ячменем

Изучение голозерного ячменя в нашей стране проводится уже свыше 100 лет – с самого начала основания биоресурсной коллекции ВИР. Такие ученые, как Н.И. Вавилов, А.А. Орлов и Ф.Х. Бахтеев обратили внимание селекционеров, генетиков и агрономов на разнообразие голозерных образцов, имеющих в мировой коллекции, определили их отличительные особенности, территории распространения, дали агроэкологическую характеристику, описали область применения, а также положили начало сбору голозерного ячменя со всего мира (Ходьков, 1985). В России голозерный ячмень выращивали на очень ограниченных территориях, первые сведения о его посевах в Восточной Сибири относятся к началу XIX в. Уже в те года среди посевов ячменя появился так называемый гималайский ячмень, который был заимствован в 1826 г. вице-президентом Императорского Московского сельскохозяйственного общества С.И. Гагариным у австрийского герцога Иоанна (Сурин, 2011). По данным Л.Е. Ходькова (1985), в ранний период отечественной селекции лишь некоторые сельскохозяйственные учреждения интересовались голозерным ячменем. В 1914 г. на Днепропетровской опытной станции был получен первый российский селекционный сорт голозерного ячменя Нудум 155, выведенный путем индивидуального отбора. Позже появились новые сведения о возделывании голозерных образцов на территории России. Анализ ископаемых растительных остатков, обнаруженных экспедицией Дагестанского филиала АН СССР во время раскопок древних поселений в районе селения Гильяр в южном Дагестане, показал, что 4,5–5 тыс. лет тому назад (в эпоху древней бронзы) местные жители возделывали пшеницу и ячмень. Примечательно, что наиболее распространен был именно голозерный ячмень (Омаров, 1981). Голозерный ячмень возделывали исключительно в горных и высокогорных районах Дагестана, где его зерно использовали на

продовольственные цели. Местные горцы выделяли голозерный ячмень как самостоятельную культуру, отличную от обычного культурного ячменя.

С 1929 г. Госсортсеть проводит испытания новых сортов голозерного ячменя почти регулярно, а исследования в этой области становятся систематическими. В 1920–1930-е гг. выведены голозерные сорта Нудум Ростовский 0289 и 3001, Целесте 086, Нудум 021, Целесте 08, Былое, Колхозный 7, Нудум 92, однако по разным причинам почти все они не были районированы. Послевоенная селекция не добилась выдающихся результатов в выведении новых голозерных сортов. Только в 1977 г. был районирован сорт Голозерный 1 (Свердловская обл.). Таким образом, уже с конца прошлого века внимание как отдельных селекционеров, так и многих селекционных учреждений было обращено к проблеме выведения голозерных сортов и внедрения их в сельскохозяйственное производство, но почти все они не были успешны.

В настоящее время целенаправленная селекция сортов голозерного ячменя проводится в Канаде, Японии, США, Швеции и Чехии, заинтересованы в этой тематике Россия, Украина и Белоруссия. В Канаде еще в конце XX века были созданы сорта Scout и Tupper (1980), Condor (1988), Buck и Richard (1990), которые в настоящее время высеваются на площади более 350 тыс. га (Аниськов и др., 2015). В Белоруссии первые селекционные исследования голозерного ячменя относят к 70-м годам XX столетия. Получены такие сорта, как Голозерный 76, Белорусский 76, Голозерный 94 и Дублет (Трофимовская, 1972). Значительные успехи достигнуты также в Швейцарии, где в конце 1980-х гг. в официальный каталог внесено несколько сортов голозерного ячменя. В Великобритании на 2011 г. в реестре сортов находился всего один сорт голозерного ячменя Penthouse, однако его использовали не на пищевые цели, а для соложения на виски (Dickin et al., 2012).

В Российской Федерации работы по селекции голозерного ячменя проводятся в Омском аграрном научном центре, Федеральном исследовательском центре Красноярском научном центре СО РАН, Сибирском НИИ растениеводства и селекции – филиале Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики СО РАН, Сибирском федеральном научном центре агrobiотехнологий РАН. В настоящее время в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию, находится уже 8 сортов голозерного ячменя: Омский Голозерный 1 (2004 г.), Оскар (2007 г.), Омский Голозерный 2 (2008 г.), Нудум 95 (2010 г.), Омский Голозерный 4 (2020 г.), Ергенинский Голозерный (2020 г.), Дева (2023 г.), Ручей (2023 г.) (Государственный реестр..., 2023). Все эти сорта адаптированы для определенных регионов, за пределами которых их количественные и качественные характеристики не проявляются. Например, сорт Ергенинский голозерный адаптирован для засушливых регионов черноземной зоны, что делает его востребованным на юге России и в других засушливых

регионах. Несмотря на то, что в Госреестре начали появляться голозерные сорта, степень проработанности материала по голозерным образцам еще сильно уступает пленчатому ячменю.

Заключение

Таким образом, голозерные образцы ячменя, несомненно, имеют ряд преимуществ перед пленчатыми, – такие, как свободное отделение цветковых чешуй от зерновок при обмолоте и сбалансированный биохимический состав с повышенным содержанием белка, аминокислот, β -глюканов и веществ, обладающих антиоксидантной активностью. В мировой коллекции ячменя ВИР сохраняется и поддерживается обширный генофонд, который насчитывает более 18000 образцов, 1200 из которых принадлежат к группам разновидностей голозерного ячменя. Большая часть этих голозерных образцов (местные и староместные сорта) собрана в период экспедиций Н.И. Вавилова, П.М. Жуковского, А.А. Орлова, Ф.Х. Бахтеева и больше не выращивается в мире. Многие разновидности являются эндемиками, встречаются крайне редко и представлены в коллекции единичными образцами, что делает коллекцию ВИР уникальным источником ценного генетического материала. Изучение генетического материала голозерного ячменя актуально и представляет практический интерес для улучшения по основным хозяйственно ценным признакам и расширения генетического пула современных как голозерных, так и пленчатых сортов. Выявленные источники хозяйственно ценных признаков голозерного ячменя могут послужить в селекционном процессе для создания высокоурожайных адаптивных сортов голозерного ячменя с высокими показателями качества зерна, а легкое отделение цветковой чешуи от зерновки облегчило бы переработку зерна.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Почвенные и агрометеорологические условия

Изучение голозерного ячменя проведено в 2021–2023 гг. на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР), расположенной на Северо-Западе Нечерноземной зоны. Почвы опытного поля дерново-подзолистые, супесчаные на мореных суглинках средней окультуренности, легкие по механическому составу, имеют хорошую воздухопроницаемость и низкую влагоемкость с пахотным горизонтом 20–25 см., со средним содержанием гумуса 3–4% на 100 г почвы, содержание подвижного P_2O_5 – 25 мг и K_2O_5 – 15–25 мг. Реакция по всему почвенному профилю слабокислая ($pH = 5,5–6,0$). Предшественник ячменя в севообороте – картофель. Климатические условия региона, благодаря влиянию Ладожского озера и Финского залива, характеризуются переходом морского климата в слабо континентальный. Сумма активных температур 1600–2000°C. Почвенно-климатические условия Северо-Запада Нечерноземной зоны, в целом, благоприятны для возделывания ячменя.

Погодные условия периода вегетации 2021–2023 гг. были разнообразными и отличались от средних многолетних показателей (таблица 2.1). Метеоусловия оказывали значительное влияние на хозяйственно ценные признаки ячменя: продолжительность вегетационного периода, высоту растений, показатели продуктивности и биохимический состав зерна. Различия по количеству осадков и температуре воздуха за периоды вегетации позволили изучить образцы в контрастных условиях.

В период вегетации 2021 г. погодные условия существенно отличались от средних многолетних показателей. Средняя температура в мае, июне и июле была выше нормы. В мае осадки превышали норму в 3 раза, а июнь и июль характеризовались недостаточным увлажнением. Погодные условия были неблагоприятны для роста и развития растений, что сказалось на высоте растений, стерильности пыльцы вследствие высоких температур во время колошения, формировании щуплых зерновок, низкой массе 1000 зерен и низкой урожайности.

Погодные условия 2022 г. практически не отличались от средних многолетних. В период от всходов до колошения температура воздуха соответствовала многолетним значениям, наличие осадков благоприятствовало росту и развитию растений. В конце июня и начале июля температура воздуха на 3°C превышала многолетние показатели. В конце июня осадков не наблюдали. В июле основные осадки прошли в виде ливней, что привело к полеганию растений. Наличие влаги способствовало формированию хорошо выполненного зерна. Обильные осадки в период созревания привели к развитию на растениях мучнистой росы. В целом вегетационный период 2022 г. являлся благоприятным для роста и развития ячменя.

Погодные условия в период вегетации 2023 г. отличались от средних многолетних показателей, что повлияло на рост и развитие ячменя. Первая декада мая была прохладной, во второй и третьей декадах температура превышала средние многолетние показатели на 2,5°C и 1,3°C соответственно. За месяц выпало 17 мм осадков (35% от нормы), что привело к задержке и изреженности всходов. Июнь отличался более прохладной погодой в первой декаде и высокой температурой воздуха во второй и третьей декадах. Во второй декаде июня осадков не было. Основная часть осадков выпала в конце месяца – 48 мм (70% от нормы). Дефицит влаги и высокая температура воздуха отрицательно сказались на развитии растений, что привело к низкому кущению и отставанию в росте. Июль был умеренно теплым. Средняя температура за месяц составила 18,5°C. Выпало 95 мм осадков, что привело к формированию большого числа подгонов. Август был самым жарким летним месяцем со средней температурой 19,9°C. Осадков выпало 49 мм (56% от нормы). Такая погода способствовала созреванию сформированного на подгонах зерна и компенсированию недобора зерна из-за июньской засухи. Ливневые дожди в июле и начале августа привели к сильному полеганию и развитию мучнистой росы, что позволило выявить устойчивые образцы по этим признакам.

Таблица 2.1 – Метеорологическая характеристика периода вегетации за 2021–2023 гг. (ППЛ ВИР, Санкт-Петербург)

Месяц		Средняя температура воздуха, °C			Средняя многолетняя температура воздуха, °C	Сумма осадков, мм			Средняя многолетняя сумма осадков, мм
		2021	2022	2023		2021	2022	2023	
Май	I	6,0	8,4	7,1	11,3	59,4	3,4	7,9	
	II	18,6	9,5	14,1	10,4	44,9	18,6	3,1	
	III	11,7	11,7	14,6	13,2	35,1	3,6	5,7	
	Среднее	12,1	10,0	11,9	11,5	139,4	25,6	16,7	47,0
Июнь	I	18,8	16,0	11,9	14,7	0	17,7	10	
	II	20,5	15,8	19,0	16,1	0,6	27,3	0	
	III	22,1	20,1	21,0	17,4	21,5	2	37,9	
	Среднее	21,4	17,6	17,3	16,1	22,1	47,0	47,9	69,0
Июль	I	27,5	21,5	17,5	18,6	0	19,6	47,4	
	II	25,2	18,1	18,8	19,3	1,5	41,1	10	
	III	20,1	22,1	19,2	19,3	48,8	14,8	37,5	
	Среднее	23,1	19,9	18,5	19,1	50,3	75,5	95,0	84,0
Август	I	17,8	19,5	22,3	18,6	106,5	66,5	19,9	
	II	18,6	23,0	19,9	17,6	11	0	11,7	
	III	15,9	20,4	19,5	16,2	17,6	46,1	16,9	
	Среднее	16,9	20,6	19,9	17,4	135,1	112,6	48,5	87,0

2.2 Материал исследования

В качестве объекта исследования использовали набор из 268 образцов: 115 образцов двурядного и 153 – многорядного голозерного ячменя коллекции ВИР (Приложение 1). В состав набора вошли местные образцы, селекционные линии, староместные и современные сорта различного эколого-географического происхождения: Азия, Передняя Азия, Европа, Российская Федерация, Северная Америка, Южная Америка, Африка, Австралия и Океания (рисунок 2.1). Подавляющее большинство образцов относится к разновидностям *Hordeum vulgare* var. *nudum* (L.) (80 образцов) и *Hordeum vulgare* var. *coeleste* (L.) (60 образцов). Выборка голозерного ячменя различалась по окраске зерновок: 181 образец с желтой окраской, 30 – с зеленой, 23 – с фиолетовой и 34 – с черной.

Для сравнительной характеристики основных хозяйственно ценных признаков подобрали 31 адаптивный и современный районированный в России сорт пленчатого ячменя.

В качестве стандартов использовали районированные в Северо-Западном регионе среднеспелый и широко возделываемый сорт Суздалец (к-30314, var. *nutans*, Московская обл.), рекомендованный к выращиванию многорядный среднеранний сорт Белогорский (к-22089, var. *pallidum*, *rikotense*, Ленинградская область), а для определения скороспелости – сорт Potra (к-26209, var. *parallelum*, Финляндия). В качестве стандартов для голозерных сортов использовали рекомендованные к выращиванию в Сибири сорта Омский голозерный 4 (к-31419, var. *coeleste*, Омская обл.) и Нудум 95 (к-31125, var. *nudum*, Челябинская обл.) из-за отсутствия раонированных голозерных сортов в нашей зоне.

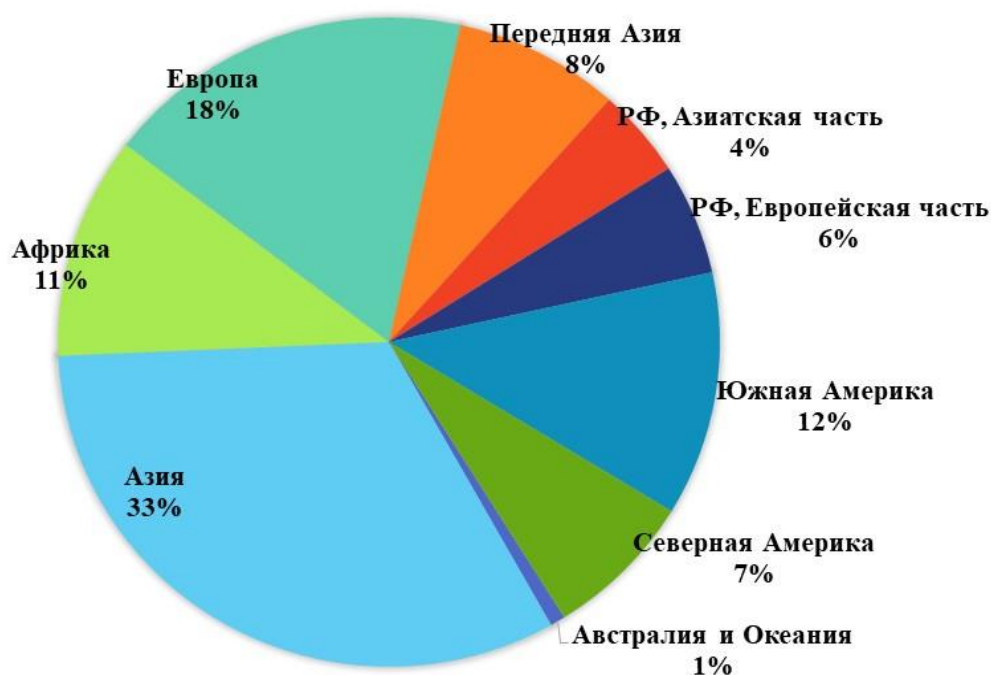


Рисунок 2.1 – Распределение образцов ячменя по эколого-географическому происхождению.

Материалом для исследования по признаку короткостебельности послужили 32 контрастных по высоте растений образца ячменя. Образцы представлены 14 разновидностями и происходят из 19 стран: Россия, Германия, Чехия, Беларусь, Финляндия, Великобритания, Швеция, Дания, Япония, Китай, Йеменская Народная Республика, Индия, Пакистан, Турция, Боливия, Мексика, США, Перу, Австралия. В качестве контролей взят набор из 12 сортов и почти изогенных линий, характеризующихся наличием аллелей *sdw1.a*: к-30291 Yerong (Австралия), к-31757 (Швеция); *sdw1.c*: к-19308 Dayton (США), к-19808 Deba Abed (Дания); *sdw1.d*: к-19691 Diamant (Чехословакия), к-30293 Franklin (Австралия), к-31247 Tipple (Великобритания), к-31355 Braemar (Германия) гена *HvGA20ox2*; аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1*: к-20491 Golden Promise (Великобритания). В качестве дикого типа: к-26959 Morex и к-29576 Bowman (США), к-19036 Jotun (Швеция) (Jia et al., 2009; Wendt et al., 2016; Teplyakova et al., 2017; Xu et al., 2017).

Исследование фотопериодической реакции растений проводили у отобранных по скороспелости 37 образцов голозерного ячменя.

Материалом для биохимического изучения зерна по содержанию β -глюканов послужили 111 образцов репродукции 2022–2023 гг. Содержание антоцианов в зерне определяли у 30 образцов репродукции 2021 г.

Для проведения генотипирования и дальнейшего GWAS использовали 209 образцов. В эту выборку входили 202 голозерных и 7 пленчатых образцов.

2.3. Методы исследований

Агробиологическое изучение. Посев осуществляли в оптимальный срок на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР. Образцы высевали вручную на делянках площадью 1 м², междурядья – 15 см. Уборку растений проводили вручную с последующим обмолотом снопов на молотилке.

Наблюдения и оценку образцов по хозяйственно ценным признакам проводили с использованием «Методических указаний по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса» (Лоскутов и др., 2012) и «Международного классификатора СЭВ рода *Hordeum* L.» (Лекеш и др., 1983). В полевых условиях определяли продолжительность периода вегетации, высоту растений, устойчивость к полеганию и степень поражения растений болезнями, в лабораторных условиях – массу зерна с делянки и признаки структуры урожая (длина колоса, число колосков и зерен в колосе, масса зерна с главного колоса и масса 1000 зерен).

Для наблюдения за продолжительностью вегетационного периода растений отмечали 3 ключевых стадии развития: полные всходы (на поверхности почвы показались развернувшиеся в верхней части листочки более 75% растений на делянке), колошение (колос наполовину выдвинулся из влагалища флагового листа у 75% растений на делянке) и полное созревание

(изменение окраски зерна или цветковых чешуй, зерно становится твердым). Учитывали число дней межфазных периодов для трех ключевых стадий развития.

Высоту растений измеряли в стадии молочной спелости от поверхности почвы до вершины колоса (без учета остей) в середине делянки в трехкратной повторности. Более точное измерение высоты и подсчет числа междоузлий проводили в лабораторных условиях для образцов, выбранных для идентификации аллелей короткостебельности. Градацию растений по высоте осуществляли по Я. Лекешу с соавторами (Лекеш и др., 1983): карликовые (<41 см), очень низкие (41-60), низкорослые (61-70), средненизкие (71-80), среднерослые (81-95), средневысокие (96-110), высокорослые (111-125), очень высокие (126-140), крайне высокорослые (>140).

Устойчивость к полеганию оценивали два раза – в период колошения и в стадию полной спелости перед уборкой урожая, при этом в усредненных данных устойчивость к полеганию учитывали по минимальному баллу за трехлетний период. Степень устойчивости образцов к полеганию определяли глазомерно по шкале:

- 1 – очень низкая (растения лежат на земле в разных направлениях, колосья лежат на земле или на других растениях);
- 3 – низкая (растения изогнуты в нижней части соломины, почти лежат на земле);
- 5 – средняя (растения наклонены, часть находится почти в горизонтальном положении);
- 7 – высокая (растения стоят вертикально, стебель слегка наклонен с середины последнего междоузлия);
- 9 – очень высокая (растения не полегают, стоят вертикально вместе с колосом или колос слегка поник).

Устойчивость к болезням

Оценку устойчивости образцов к мучнистой росе на естественном фоне заражения патогеном осуществляли в период колошения и в фазу молочной спелости, при этом учитывали максимальное поражение растений патогеном за трехлетний период проведения исследования. Использовали девятибалльную шкалу ВИР:

- 1 — устойчивость очень низкая (подушечки в изобилии покрывают все листья и междоузлия, в том числе верхние, поражение может захватить и колос);
- 3 — низкая (подушечки в массе развиваются главным образом на нижних листьях и междоузлиях, на верхнем ярусе листьев — отдельные рассеянные пятна);
- 5 — средняя (умеренное количество подушечек на листьях и междоузлиях нижнего яруса);
- 7 — высокая (единичные мелкие подушечки на листьях и междоузлиях нижнего яруса, подушечки могут быть и более многочисленные, но мелкие, в виде слабого налета);
- 9 — очень высокая (поражение отсутствует).

Устойчивость к темно-бурой пятнистости оценивали на естественном фоне в полевых условиях в период колошения и в фазу молочной спелости по девятибалльной шкале:

- 1 — устойчивость очень низкая (сильный некроз, распространяющийся по всему листу);
- 3 — низкая (сливающиеся некротические пятна, окруженные хлорозом);
- 5 — средняя (некротические пятна, окруженные хлорозом);
- 7 — высокая (небольшие некротические пятна без хлороза или окруженные слабым хлорозом);
- 9 — очень высокая (поражение отсутствует).

Поражение пыльной головней учитывали после колошения, по мере появления колосьев. Отмечали количество пораженных растений. Поражение карликовой ржавчиной ячменя учитывали в конце периода вегетации, отмечали наличие или отсутствие поражения растений.

Оценку устойчивости ячменя в фазе проростков к мучнистой росе в лаборатории проводили для выделившихся в 2021–2022 гг. устойчивых и среднеустойчивых образцов при инокуляции в лабораторных условиях. Для этого по 15 зерен каждого образца высевали в пластиковые кюветы на смоченную проточной водой вату и помещали в климатическую камеру Barnstead 845-2 (США) при 16-часовом фотопериоде и температуре 16°C. Через неделю проростки заражали путем стряхивания на них конидий гриба. В качестве инокулюма использовали северо-западную популяцию *B. graminis*, которую поддерживали на восприимчивом сорте Белогорский (к-22089, Ленинградская обл.). Ежедневно для создания оптимальной влажности растения опрыскивали водой из пульверизатора. Контролем устойчивости служил сорт Solist, который характеризуется наличием рецессивного аллеля *mlo11* (Абдуллаев и др., 2020). Тип реакции на заражение в лабораторных условиях оценивали с помощью модифицированной шкалы E.B. Mains, S.M. Dietz (Кривченко и др., 2008):

- 0 — иммунный (нет видимого мицелия);
- 1 — высокоустойчивый (слабое развитие мицелия); 2 — умеренно устойчивый (умеренное развитие мицелия);
- 3 — умеренно восприимчивый (умеренное развитие мицелия и умеренная споруляция);
- 4 — высоко восприимчивый (обильное развитие мицелия, обильная споруляция).

Оценка фотопериодической чувствительности образцов

Чувствительность к фотопериоду оценивали на фотопериодической площадке ППЛ ВИР в 2022–2024 гг. Образцы выращивали по 10 растений в восьмилитровом вегетационном сосуде на дерново-подзолистой почве в условиях естественного длинного (18 ч.) и короткого (12 ч.) светового дня. Фотопериодическую чувствительность (ФПЧ) рассчитывали по величине задержки колошения на коротком дне по сравнению с длинным днем ($T_2 - T_1$), а также по коэффициенту ФПЧ (Кфпч), который вычисляли по формуле $КФПЧ = T_2/T_1$, где T_1 и T_2 —

продолжительность периода «всходы-колошение» (сут.) у растений ячменя, выращенных в условиях длинного естественного и короткого дня соответственно (Кошкин, Матвиенко, 1996). В качестве стандарта для оценки ФПЧ выступал сорт Bankuti Karai к-18095, который в результате многолетних исследований выделен как стабучувствительный к изменению фотопериода. Образцы, задерживающие развитие на коротком дне по сравнению с длинным днем в пределах 1–10 суток и имеющие Кфпч от 0,8 до 1,2, классифицировали как слабочувствительные к фотопериоду. Если задержка колошения составляла 17–37 дней и более (Кфпч – 1,44–1,70), то такие образцы относили к наиболее чувствительным к фотопериоду.

Разработка праймеров. Последовательности аллелей генов *HvGA20ox2* и *HvDep1* выравнивали с помощью программ MEGA XI (Tamura et al., 2021) и Unipro UGENE (Okonechnikov et al., 2012). Специфичность отжига проверяли путем *in silico*-ПЦР, используя геномные сборки сортов Morex и Golden Promise. Геномную сборку сорта Morex (MorexV3) использовали в качестве источника аллелей дикого типа генов *HvGA20ox2* и *HvDep1*. Последовательность аллеля *sdw1.c* извлекали согласно данным Y. Xu (Xu et al., 2017). Аллель *ari-e.GP* гена *HvDep1* извлекали из геномной сборки сорта Golden Promise (GPv1). Сайты рестрикции определяли с помощью программы SnapGene v.7.0.1 (из GSL Biotech, www.snapgene.com (дата обращения 1 декабря 2023 г.)). Разработку праймеров для dCAPS-маркеров осуществляли с помощью программы dCAPS Finder 2.0 (Neff et al., 2002). Контроль качества праймеров, т.е. склонность к образованию вторичных структур (шпильки, гомо- и гетеродимеры) проводили при помощи интернет-ресурса OligoAnalyzer (Integrated DNA Technologies, Inc., Coralville, IA, USA).

Выделение ДНК. Для молекулярно-генетического скрининга на различные аллели короткостебельности ДНК выделяли из верхних листьев индивидуальных растений (по 3 растения на образец), собранных в период колошения в полевых условиях; для идентификации аллеля *mlo11* геномную ДНК выделяли из 5–10 проростков. Для выделения ДНК использовали метод SDS-экстракции (Дорохов, Клоке, 1997). Концентрацию выделенной ДНК контролировали при помощи нанофотометра Implen N60 (Германия) и электрофорезом в 0,8%-ном агарозном геле.

Для идентификации аллеля *mlo11* использовали ДНК-маркеры ADUP7-Mlo6 и Mlo6-Mlo10, взятые из литературных источников (Piffanelli et al., 2004), программа и характеристика представлена в таблице 2.2. ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, которая содержала 50 нг матричной ДНК, ×1 реакционный буфер (Диалат, Россия), 2 mM MgCl₂, по 0,2 mM каждого dNTP's, по 0,25 мкМ прямого и обратного праймеров (Евроген, Россия) и 1 единицу Taq-полимеразы (Диалат, Россия). Амплификацию выполняли на приборе MiniAmp Plus (Thermo FS, США). ПЦР-продукты разделяли электрофорезом в 1,5 % агарозном геле при напряжении 5 В/см в течение 1,5 ч. Гели окрашивали бромистым этидием и визуализировали в УФ-свете. Для

оценки размера фрагментов использовали ДНК-маркер FastRuler Middle Range DNA Ladder (Fermentas).

Таблица 2.2 – Праймеры и программы для идентификации аллеля *mlo11* у ячменя, использованные в исследовании (Piffanelli et al., 2004)

Название праймера	Нуклеотидная последовательность 5'→3'	Фрагмент – целевой аллель
ADUP7	F: CTCAAGCTTGCCACCATGTCTGGACAAAAAAGGG	1200 п. н. – <i>mlo11</i>
Mlo6	R: CATCTACTACTAGCATGTACC	
Программа	94 °C — 3 мин 30 с; 37 циклов (94 °C — 45 с, 47 °C — 45 с, 72 °C — 1 мин); 72 °C — 7 мин	
Mlo10	F: GTCCTGCCACCTAAGTAGCAG	440 п. н. – <i>mlo11</i>
Mlo6	R: CATCTACTACTAGCATGTACC	380 п. н. – <i>Mlo11</i>
Программа	94 °C — 3 мин 30 с; 37 циклов (94 °C — 45 с, 54 °C — 45 с, 72 °C — 1 мин); 72 °C — 7 мин	

Для молекулярно-генетического скрининга по признаку короткостебельности для аллелей *sdw1.c* и *sdw1.d* гена *HvGA20ox2* и аллеля *uzu1.a* гена *HvBRI1* подобрали внутригенные ДНК-маркеры по литературным источникам (Chono et al., 2003; Xu et al., 2017) с использованием рекомендованных авторами условий. Для *sdw1.c*, а также для аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1* были разработаны dCAPS-маркеры, для которых программы и условия подбирались экспериментально (таблица 2.3). Для ПЦР с праймерами MC40861P3F/R и праймерами для выявления аллеля *uzu1.a* реакционная смесь в объеме 20 мкл содержала 40 нг матричной ДНК, ×1 реакционный буфер (Диалат, Россия), 1,5 mM MgCl₂, по 0,3 mM каждого dNTP's, по 200 нМ прямого и обратного праймера (Евроген, Россия) и 1 единицу Taq-полимеразы (Диалат, Россия). Для всех остальных праймеров ПЦР смесь содержала 2,5 mM MgCl₂. Рестрикцию ПЦР-продуктов осуществляли в течение ночи в 15 мкл реакционной смеси согласно протоколу фирмы-изготовителя (СибЭнзим, Россия). ПЦР-продукты разделяли электрофорезом в 2% и 3% агарозных гелях при напряжении 5 В/см в течение 2–3 ч. Гели окрашивали бромистым этидием и визуализировали в УФ-свете.

Секвенирование. Для секвенирования нуклеотидных последовательностей использовали продукты амплификации, сгенерированные праймерами MC40861P3 F/R и праймерами dCsdw1.c-F/R. Полученные ПЦР-продукты очищали при помощи набора Cleanup Standard Kit (Евроген, Россия). Секвенирование по Сэнгеру проводили на установке 24-capillary 3500xL Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США) в центре ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ. Прочтение и выравнивание последовательностей осуществляли в программах MEGA XI (Tamura et al., 2021) и Unipro UGENE (Okonechnikov et al., 2012), и BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999).

Таблица 2.3 – Праймеры и программы для идентификации аллелей короткостебельности ячменя

Ген	Название праймера	Тип маркера	Последовательность 5'→3'	Целевая мутация	Способ идентификации целевого аллеля	Литературный источник
HvGA20ox2	Идентификация <i>sdw1.c</i> и <i>sdw1.ins</i>					
	MC40861P3F	InDel	F: tatggcgtgaccaaagggttc	– 312-311 (+GTТА)	Отсутствие ПЦР- <i>sdw1.a</i> или <i>sdw1.e</i> 247 п.н. - <i>sdw1.c</i> , 410 п.н. - <i>sdw1.ins</i>	Xu et al., 2017
	MC40861P4R		R: caccaatccaccacgaaga			
	Программа: 94 °C – 3 мин 30 с; 37 циклов (94 °C – 45 с, 54 °C – 45 с, 72 °C – 1 мин); 72 °C – 7 мин					
	dCsdw1.c-F	dCAPS	F: cgtgaccaaagggttcgtgcc	– 312-311 (+GTТА)	Отсутствие ПЦР- <i>sdw1.a</i> или <i>sdw1.e</i> <i>HpaII</i> : CCGG 276 п.н. – <i>sdw1.ins</i> 113 п.н. (сайт отсутствует) – <i>sdw1.c</i>	Lukina et al., 2024
	dCsdw1.c-R		R: attgctgaggcggccatgttacc			
	Программа: 94 °C – 3 мин 30 с; 37 циклов (94 °C – 45 с, 61 °C – 45 с, 72 °C – 30 с); 72 °C – 7 мин					
	Идентификация <i>sdw1.d</i>					
	Hv20ox2-F	CAPS	F: cgctgattaactgggacaca	1665 G→A	Отсутствие ПЦР- <i>sdw1.a</i> или <i>sdw1.e</i> <i>HaeIII</i> : GGCC 194 п.н. (сайт отсутствует)	Jia et al., 2009; Алабушев и др., 2019
	Hv20ox2-R		R: gttcgctcgttaggaagcag			
	Программа: 94 °C – 3 мин 30 с; 8 циклов (94 °C – 45 с, 59 °C с понижением на 0.5 °C на 1 цикл – 1 мин 30 с, 72 °C – 1 мин); 30 циклов (94 °C – 45 с, 55 °C – 45 с, 72 °C – 45 с); 72 °C – 7 мин					
HvBr11	Идентификация <i>uzu1.a</i>					
	–	dCAPS	F: gaaatggagaccattggcaagatca agc	2612 A→G	<i>BstHNI</i> : GCGC 265 + 29 п.н. (сайт присутствует)	Saisho et al., 2004
	–		R: ccttgctccagattctcatcaac			
	Программа: 94 °C – 3 мин 30 с; 8 циклов (94 °C – 45 с, 67 °C с понижением на 0.5 °C на 1 цикл – 1 мин 30 с, 72 °C – 1 мин); 30 циклов (94 °C – 45 с, 63 °C – 45 с, 72 °C – 45 с); 72 °C – 7 мин					
HvDep1	Идентификация <i>ari-e.GP</i>					
	dCari-e.GP-F	dCAPS	F: caagcagaacgtgagactggat	1508 (+A)	<i>FokI</i> : CATCC 154 п.н. (сайт отсутствует)	Lukina et al., 2024
	dCari-e.GP-R		R: agcagcaccaattctctcgtaa	<i>FokI</i> : CATCC		
	Программа: 94 °C – 3 мин 30 с; 37 циклов (94 °C – 45 с, 60 °C – 45 с, 72 °C – 30 с); 72 °C – 7 мин					

Биохимический анализ проводили в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР. Определение белка и крахмала в зерне выполняли методом измерения спектральных характеристик образцов в ближнем ИК-диапазоне электромагнитного излучения с помощью заводских калибровок на приборе Inframatic 1241 Grain Analyzer, Foss (Швеция). Определение белка в образцах с черным цветом зерновки проводили по методу Кьельдаля на приборе Анализатор белка по Кьельдалю UDK 159 Velp Scientifica (Италия), общее содержание белка рассчитывали по азоту с коэффициентом 6,25. Определение крахмала в образцах с черным цветом зерновки осуществляли поляриметрическим методом Эверса, используя автоматический поляриметр SAC-i (ATAGO, Япония), с коэффициентом перерасчета для ячменя равный 181,5. Содержание β-глюканов проводили весовым методом согласно (Porov et al., 2023). Данный метод

включает последовательные этапы разделения сопутствующих соединений из перетертых в муку образцов (белок, крахмал, сахара, некрахмальные полисахариды) выделение β -глюканов спиртом, высушивание их до постоянной массы с последующим взвешиванием и определением процентного содержания в муке в пересчете на сухое вещество.

Содержание антоцианов определяли спектрофотометрическим методом (Abdel-Aal, Hucl, 1999). Для этого зерновки ячменя измельчали до однородной массы с последующим экстрагированием антоцианов 1%-ным раствором HCl в метаноле (соотношение образца и растворителя 1:5 w/v). Проводили инкубацию при 4°C в течение ночи, с последующим центрифугированием и отбором пробы для измерения. Оптическую плотность антоцианов определяли при длине волны $\lambda=530$ нм, с поправкой на содержание зеленых пигментов – при $\lambda=700$ нм. Измерения проводили на спектрофотометре SmartSpec TM Plus spectrophotometer (Bio-Rad Laboratories, USA). Сумму антоцианов рассчитывали с использованием коэффициента экстинкции равного $25,965 \text{ моль}^{-1} \text{ см}^{-1}$ (в пересчете на цианидин-3-глюкозид, мг/кг). Коэффициент экстинкции выбран по ранее опубликованным результатам по изучению различных антоцианов у ячменя (Abdel-Aal, Hucl, 1999).

Проведение GWAS

Для первоначального генотипирования и фенотипирования сформирована выборка из 209 образцов ярового ячменя коллекции ВИР, среди которых 199 отобраны для анализа генотип-фенотип после удаления образцов с высокой гетерозиготностью. В состав набора вошли местные формы, селекционные линии, староместные и современные сорта, при этом 96 образцов относятся к двурядному ячменю, а 103 к шестирядному. Помимо этого, набор представлен в основном группой голозерного (192 образца) и 7 образцами пленчатого ячменя разного эколого-географического происхождения: 2 образца из Австралии, 12 из Южной Америки, 19 из Северной Америки, 33 из Европы, 22 из Африки, 84 из Азии, 16 из Европейской части России, 11 из Азиатской части России.

ДНК выделяли из 10 проростков каждого образца, которые предварительно проращивали в чашках Петри. Выделение ДНК проводили на базе лаборатории постгеномных исследований ВИР с использованием набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen) по протоколу фирмы-изготовителя. Концентрацию выделенной ДНК контролировали при помощи спектрофотометра NanoDrop 2000 (Thermo Scientific) и электрофоретическим методом в 1,5%-ных агарозных гелях с окрашиванием бромистым этидием и визуализацией на гель документирующей системе Biorad Gel DocTMXR+.

Генотипирование образцов осуществляли с использованием SNP-чипа «Barley 50K Illumina Infinium iSELECT» (Bayer et al., 2017) по 44040 маркерам в Traitgenetics GmbH (Gatersleben, Germany). Для фильтрации маркеров был установлен порог частоты минорного аллеля ($\text{MAF} \leq 5\%$) и доля пропущенных данных ($\text{missing rate} > 5\%$).

Генетические позиции выявленных локусов определяли с помощью ресурсов BARLEYMAP (<http://floresta.eead.csic.es/barleymap> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)) (Cantalapiedra et al., 2015) на картах POPseq_2017 и POPseq_2012 (Mascher et al., 2017). Физические позиции уточняли на основе последней версии референсного генома MorexV3 (Mascher et al., 2021). Для осуществления поиска генов и их аминокислотных последовательностей использовали открытые информационные платформы с геномом ячменя последней версии (<https://plants.ensembl.org/> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)), а также национальный центр биотехнологической информации (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)).

Анализ популяционной структуры рассчитывался с помощью пакета LEA в R (Frichot, François, 2015). Количество субпопуляций (k) оценивалось от 1 до 20. Оптимальное значение k было определено по минимуму среднеквадратичной ошибки критерия перекрестной энтропии (cross-entropy criterion).

Полногеномный анализ ассоциаций выполнен в R при использовании библиотек BGLR, rrBLUP, qqman (Hussain, 2018). Для выявления локусов, ассоциированных с признаком, использована смешанная линейная модель с учетом матрицы родства (MLM). Результат анализа выводили на графики Manhattan Plot и QQ plot, построенные с помощью скрипта в программном пакете R (Hussain, 2018). Для определения уровня значимости SNP использована коррекция по Бонферрони (Hommel, 1988), где порог значимости (0,05) поделен на общее количество исследуемых маркеров (33097), в результате уровень значимости составил $1,51 \times 10^{-6}$. На Manhattan and QQ plots пороговое значение определялось как $-\log_{10}(p\text{-value}) = 5,82$. Кроме этого отбирали маркеры «предполагаемые», уровень которых составлял $p\text{-value}$ менее 10^{-5} , но не превышал пороговое значение.

Для оценки белок-белок взаимодействий (protein-protein interaction – PPI), связанных с продуктивностью колоса, использовали базу данных STRING (<http://www.string-db.org> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)).

Статистический анализ результатов исследования проведен по Б.А. Доспехову (Доспехов, 2012) с использованием программного продукта STATISTICA 10. Проводили тест на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка, средние значения сравнивали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA), корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента Пирсона, влияние генотипа и среды на хозяйственно ценные признаки оценивали с помощью однофакторного и многофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, MANOVA). Выделение лучших образцов осуществляли по превышению НСР (наименьшей существенной разнице) над стандартами. Коэффициент адаптивности рассчитывали по методике Л.А. Живодкова (Живодков, Морозова, 1994).

Глава 3. Результаты

3.1. Хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя

3.1.1. Продолжительность вегетационного периода

Продолжительность вегетационного периода – важный биологический признак ячменя, в значительной степени определяющий его продуктивность. Необходим правильный подбор исходного материала по продолжительности вегетационного периода и отдельных его фаз при создании сортов для различных почвенно-климатических условий, что позволит полностью реализовать потенциальную урожайность. Изучение продолжительности вегетационного периода голозерного ячменя необходимо для выделения источников с определенной группой спелости, позволяющих рекомендовать их в разные зоны возделывания для получения стабильной урожайности.

Условия вегетации растений за 2021–2023 гг. были неодинаковы. Большие положительные значения температуры и недостаток влагообеспеченности в 2021 г. привели к более раннему колошению и созреванию части образцов. Гидротермический режим 2022 и 2023 гг. был более сходен со среднемноголетними данными. Контрастные условия за три года изучения позволили выделить образцы голозерного ячменя, по-разному реагирующие на изменения условий окружающей среды. Генотип, погодные условия 2021–2023 гг. и пленчатость/голозерность оказывали существенное влияние ($p < 0,05$) на продолжительность вегетационного периода и отдельных межфазных периодов (рисунок 3.1.1). Существенное различие по продолжительности вегетационного периода и отдельных его фаз у двурядных и шестирядных образцов не выявлено.

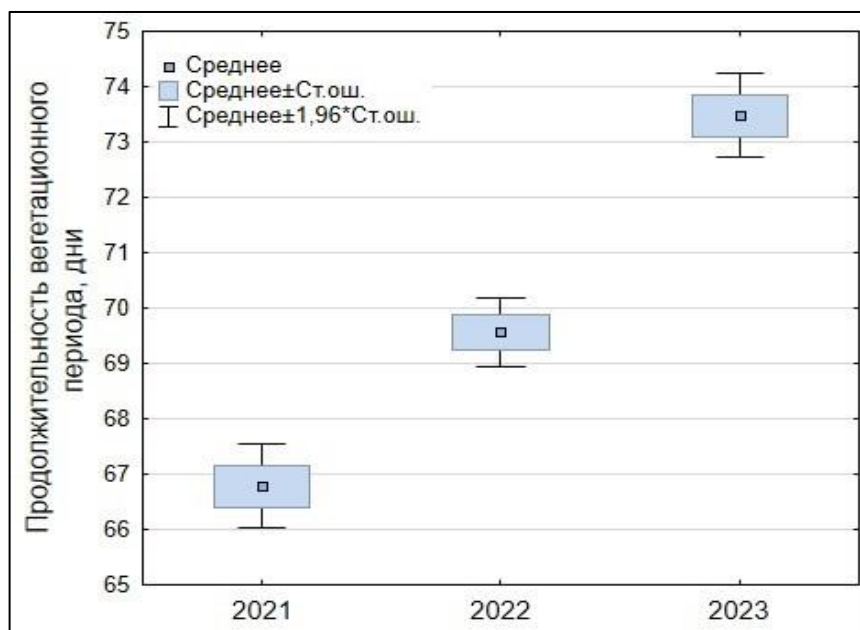


Рисунок 3.1.1 – Изменчивость признака продолжительность вегетационного периода голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Продолжительность вегетационного периода у среднеспелого двурядного пленчатого сорта-стандарта Суздалец в среднем составила 81 день (период «всходы-колошение» 48 дней, период «колошение-созревание» 33 дня), у среднераннего шестирядного пленчатого сорта Белогорский – 71 день (период «всходы-колошение» 42 дня, период «колошение-созревание» 29 дней), у двурядного голозерного сорта Нудум 95 – 78 дней (период «всходы-колошение» 46 дней, период «колошение-созревание» 32 дня), у шестирядного голозерного сорта Омский голозерный 4 – 73 дня (период «всходы-колошение» 41 день, период «колошение-созревание» 32 дня).

Продолжительность периода «всходы-колошение» в 2021 г. у голозерных образцов варьировала в пределах 32–59 дней ($CV = 9,5\%$), в 2022 г. – 31–52 дня ($CV = 7,2\%$) и в 2023 г. – 26–68 дней ($CV = 14,6\%$). Продолжительность периода «колошение-созревание» в 2021 г. составила 20–53 дня ($CV = 23,1\%$), в 2022 г. – 24–46 дней ($CV = 10,7\%$) и в 2023 г. – 26–48 дней ($CV = 9,3\%$). Продолжительность всего вегетационного периода у набора голозерных образцов в 2021 г. находилась в диапазоне 58–88 дней ($CV = 9,4\%$), в 2022 г. – 61–89 дней ($CV = 7,3\%$) и в 2023 г. – 60–103 дня ($CV = 8,6\%$). Наибольший коэффициент вариации отмечен для второго межфазного периода в 2021 г., что связано с неблагоприятными погодными условиями, которые сказались на колошении и созревании растений ячменя. В целом отмечено широкое разнообразие образцов по данным признакам и их зависимость от условий выращивания (Приложение 2).

Продолжительность межфазного периода «всходы–колошение» у пленчатых образцов за три года в среднем составила 43 дня ($CV = 12,7\%$), периода «колошение–созревание» – 30 дней ($CV = 22,0\%$), продолжительность вегетационного периода – 72 дня ($CV = 9,5\%$).

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние на продолжительность вегетационного периода и отдельных межфазных периодов ($p < 0,05$) условия года и генотипа. Наибольший вклад в признак продолжительность периода «всходы-колошение» внес фактор «генотип» 47%, доля влияние фактора «год» составила 28%, ошибка составила 25% (рисунок 3.1.2). Схожая ситуация выявлена и для продолжительности вегетационного периода, где фактор «генотип» внес 54%, доля влияние фактора «год» составила 18%, ошибка равнялась 28%. Большая ошибка указывает на сильную вариабельность признака и разнообразие генетического материала. Для признака продолжительность периода «колошение-созревание» наибольший вклад внес фактор «год» (64%), доля влияние фактора «генотип» составила 15%, ошибка составила 21%. Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что продолжительность вегетационного периода и продолжительность первого межфазного периода в большей степени определяется генотипом, а продолжительность второго межфазного периода больше зависит от условий окружающей среды конкретного года. Аналогичная закономерность наблюдалась и для пленчатого ячменя (рисунок 3.1.3).

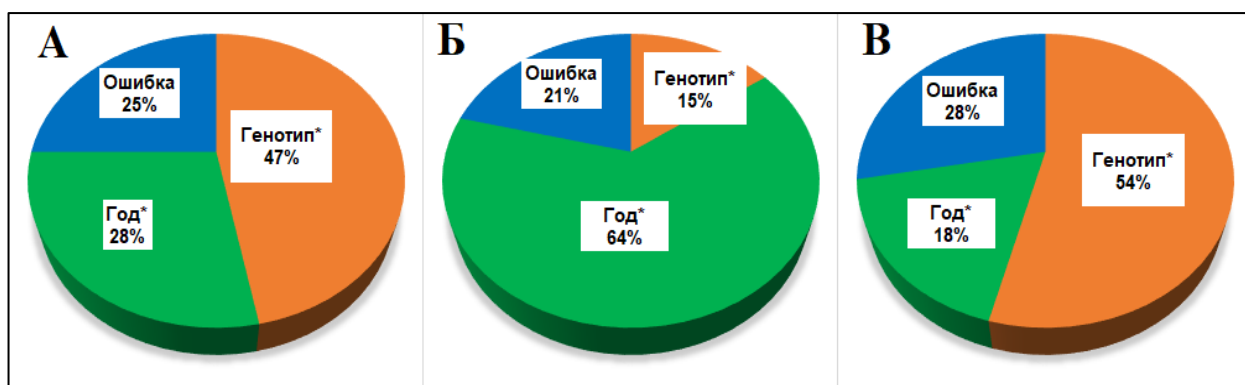


Рисунок 3.1.2 – Влияние факторов на период «всходы-колошение» (А), «колошение созревание» (Б) и продолжительность вегетационного периода (В) образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

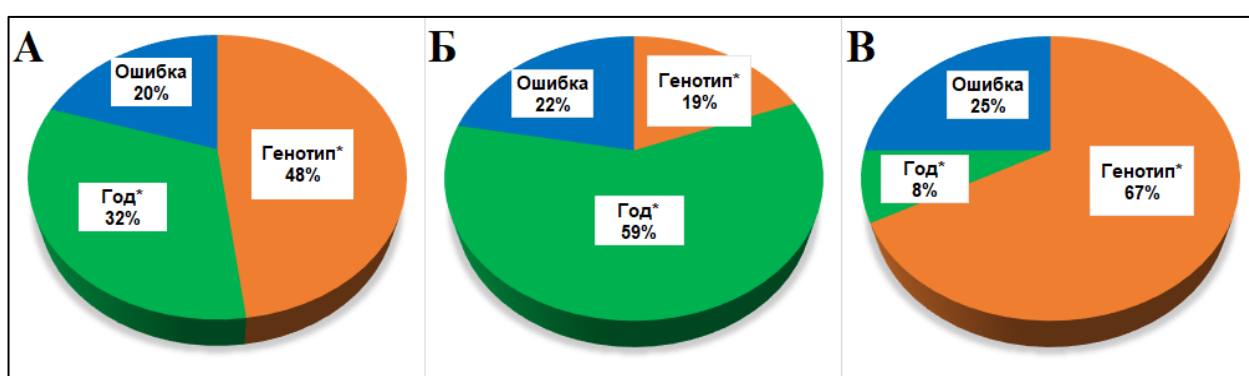


Рисунок 3.1.3 – Влияние факторов на период «всходы-колошение» (А), «колошение созревание» (Б) и продолжительность вегетационного периода (В) образцов пленчатого ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

В изучаемом наборе голозерного ячменя выделили все группы спелости по продолжительности вегетационного периода сортов-стандартов. К ультраскороспелым (60–63 дня) относятся 12 образцов, скороспелым (64–66 дней) – 53 образца, раннеспелым (67–72 дня) – 142 образца, среднеспелым (73–78 дней) – 46 образцов, позднеспелым (более 79 дней) – 15 образцов. Среди данного набора голозерного ячменя в условиях Северо-Западного региона преобладает группа раннеспелых образцов. Среди пленчатых образцов по продолжительности вегетационного периода выделено 7 скороспелых образцов, 9 раннеспелых, 11 среднеспелых и 4 позднеспелых, преобладают образцы из среднеспелой и раннеспелой групп.

В целом для всех групп ячменя показано значимое различие урожайности по группам спелости. За три года изучения наиболее урожайными показали себя скороспелые, раннеспелые и среднеспелые образцы, средняя урожайность которых составила 206–222 г/м². Позднеспелые и ультраскороспелые образцы в условиях северо-запада менее урожайные.

Вместе с тем в 2021 г. (рисунок 3.1.4) показано, что урожайность скороспелых ($172,2 \pm 10,2$ г/м²) и ультраскороспелых ($177,8 \pm 21,9$ г/м²) групп голозерного ячменя значимо превышала урожайность других групп спелости. Вероятно, эти отличия связаны с экстремальными

условиями окружающей среды, а именно с повышенной температурой и недостатком влаги в период вегетации. Группа скороспелых и ультраскороспелых образцов «ушла» от засухи и ей хватило накопленной влаги в почве для формирования урожая.

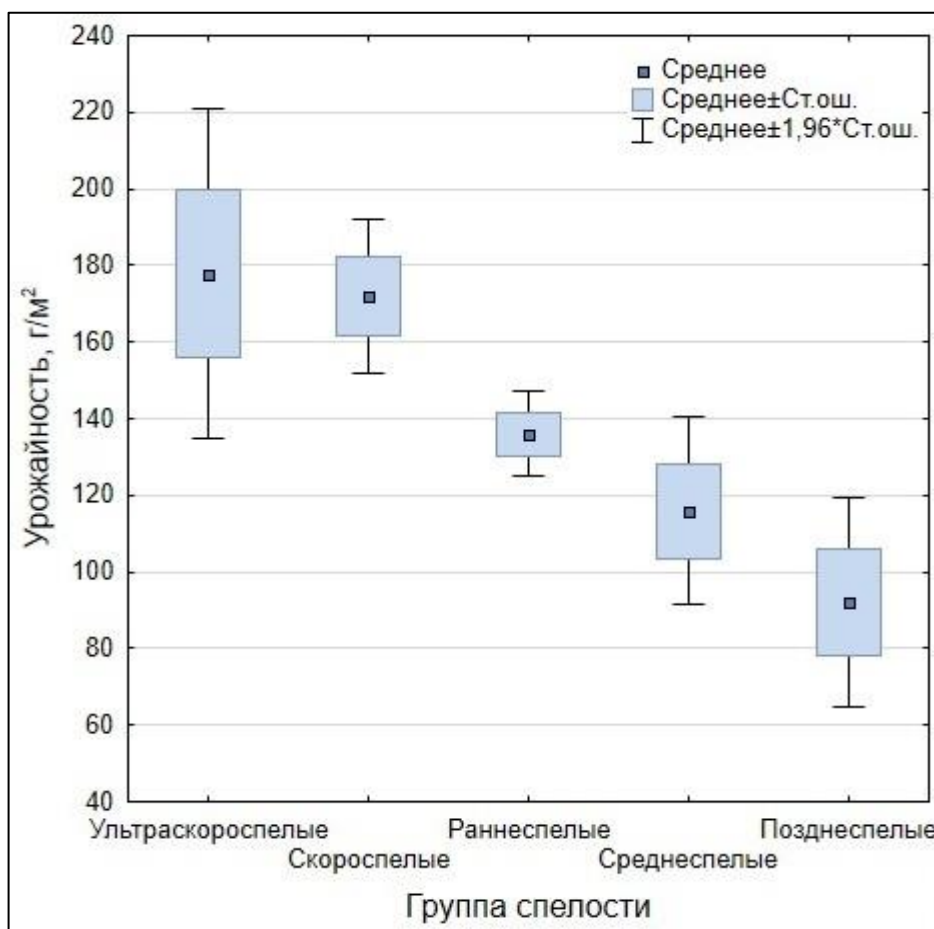


Рисунок 3.1.4 – Изменчивость урожайности разных групп спелости образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021 г.).

Каждая группа спелости представляет интерес для селекции в конкретных климатических условиях и обладает своими преимуществами и недостатками. Внутри разных групп спелости выделены самые высокоурожайные образцы голозерного ячменя за три года изучения:

- ультраскороспелые: к-9425 Местный (Республика Коми, var. *coeleste*) – 286 г/м², к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия, var. *nigrinudum*) – 280 г/м²;
- скороспелые: к-3519 Orqe nue petite (Франция, var. *coeleste*) – 335 г/м², к-3664 Nackt kleine (Германия, var. *coeleste*) – 450 г/м², к-4736 Неведомый (Кировская обл., var. *coeleste*) – 471 г/м², к-16448 Колхозный 7 (Ленинградская обл., var. *nudum*) – 341 г/м², к-16535 (Ставропольский край, var. *nudum*) – 375 г/м², к-16623 24 (Псковская обл., var. *coeleste*) – 483 г/м², к-17948 Местный (Ленинградская обл., var. *coeleste*) – 454 г/м²;
- раннеспелые: к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл., var. *coeleste*) – 482 г/м², к-31049 Bear (США, var. *nudum*) – 340 г/м², к-31187 Омский голозерный 2 (Омская обл., var. *coeleste*) – 338 г/м²;

- среднеспелые: к-6099 Местный (Афганистан, var. *coeleste*) – 370 г/м², к-20928 Nackta (Германия, var. *nudum*) – 345 г/м², к-26742 Beerhadaka (Япония, var. *nudum*) – 365 г/м²; к-31520 Казацкий (Украина, var. *nudum*) – 346 г/м²;
- позднеспелые: к-26947 CF-115 (Франция, var. *nudum*) – 329 г/м².

Наиболее интересными для Северо-Западного региона являются скороспелые образцы. Укороченный вегетационный период гарантирует формирование урожая и позволяет избежать неблагоприятного влияния условий среды (ранние весенние и осенние заморозки, недостаток влаги, развитие многих заболеваний). Скороспелые образцы ячменя проходят быстрее основные этапы развития (выход в трубку, колошение, цветение, налив зерна и полное созревание), что может отразиться на их общей продуктивности и уменьшить ее по сравнению со среднеспелыми сортами.

В качестве источников скороспелости за три года изучения выделено 53 образца с продолжительностью вегетационного периода на уровне скороспелого сорта Potra и 12 ультраскороспелых образцов (таблица 3.1.1): к-12272 Shantung (var. *coeleste*) и к-15950 N1060 (var. *coeleste*) Китай; к-11070 N167 (var. *coeleste*) и к-11073 N995 (var. *coeleste*) Приморский край; к-31756 Кибцел (Ленинградская обл., var. *coeleste*); к-16885 Гаринский (Свердловская обл., var. *coeleste*); к-9425 Местный (Республика Коми, var. *coeleste*); к-28184 Местный (Йемен, var. *viride*); к-22784 Abyssinian 1102 (var. *nigrinudum*), к-25008 Местный (var. *dupliatrum*) и к-28684 EP 79=L 92 (var. *duplialbum*) Эфиопия; к-25862 Nec Falla (Италия, var. *coeleste*) (Лукина и др., 2024а).

Проведенное нами изучение набора голозерного ячменя показало, что к ультраскороспелым образцам преимущественно относятся шестирядные голозерные образцы. Подавляющее большинство шестирядных образцов относятся к разновидности *coeleste* и представлены селекционными линиями, местными и староместными сортами. По происхождению многие ультраскороспелые образцы были из Китая, Эфиопии и различных регионов России, особенно выделялся Приморский край.

Однофакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние ($p < 0,05$) происхождения на продолжительность вегетационного периода в условиях Северо-Западного региона. Наиболее скороспелыми были образцы из разных регионов России, Африки (Эфиопия) и Передней Азии (Иран), а самый продолжительный вегетационный период наблюдался у образцов из Южной Америки. По разновидностям у скороспелых образцов преобладают var. *coeleste*, var. *duplinigrum*, var. *himalayense*, var. *nigrinudum*, var. *nudum*. Среди скороспелых голозерных образцов самые высокоурожайные образцы (к-3519 Orqe nue petite, к-3664 Nackt kleine, к-4736 Неведомый, к-16623, к-17948) относятся к шестирядной группе и представлены местными и староместными сортами.

Таблица 3.1.1 – Образцы голозерного ярового ячменя с укороченным вегетационным периодом (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Продолжительность периода всходы-колошения, дни	Продолжительность периода колошение-созревание, дни	Продолжительность вегетационного периода, дни	Урожайность, г/м ²
St. 26209	Potra	Финляндия	<i>parallelum</i>	40±3,8	26±3,6	66±0,6	195±81,7
Шестирядные							
31756	Кибцел	Россия, Ленинградская обл.	<i>coeleste</i>	30,3±2,3*	29,7±2,6	60,0±0,6*	187±16,8
12272	Shantung	Китай	<i>coeleste</i>	30,7±2,4*	30,7±3,8	61,3±1,7*	95±17,9
11073	N995	Россия, Приморский край	<i>coeleste</i>	34,3±0,7*	27,7±2,0	62,0±1,5*	237±47,1
11070	N167	Россия, Приморский край	<i>coeleste</i>	35,3±1,5*	27,0±2,6	62,3±1,2*	220±72,1
15950	N1060	Китай	<i>coeleste</i>	33,3±2,6*	29,0±3,2	62,3±0,7*	126±23,6
9425	Местный	Россия, Республика Коми	<i>coeleste</i>	36,3±2,2*	26,3±2,6	62,7±0,9*	286±14,2
28684	EP 79=L 92	Эфиопия	<i>duplialbum</i>	34,7±1,9*	28,0±2,6	62,7±1,5*	270±33,6
16885	Гаринский	Россия, Свердловская обл.	<i>coeleste</i>	37,3±1,2*	26,0±2,9	63,3±1,8*	257±28,3
25862	Nec Falla	Италия	<i>coeleste</i>	33,3±1,3*	30,0±0,6	63,3±0,9*	71±19,2
Двурядные							
28184	Местный	Йемен	<i>viride</i>	33,7±1,5*	27,7±2,0	61,3±1,8*	95±11,1
22784	Abyssinian 1102	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	36,0±2,0*	27,0±2,3	63,0±1,2*	280±28,2
25008	Местный	Эфиопия	<i>dupliatrum</i>	36,7±1,9*	26,3±3,2	63,0±1,5*	188±36,9
			HCP _{0,5}	0,4	0,3	0,6	10,8

* – образцы, которые превзошли стандарт.

Различные погодные условия повлияли на корреляции между продолжительностью вегетационного периода и отдельных фаз вегетации (рисунок 3.1.5). Так, в 2021 г. выявлена положительная корреляция между продолжительностью вегетационного периода и продолжительностью периодов «всходы-колошение» ($r = 0,59$) и «колошение-созревание» ($r = 0,74$). Это показывает, что в засушливый год оба межфазных периода оказывают влияние на продолжительность вегетационного периода, особенно второй межфазный период. В 2022 г. установлена еще более тесная корреляция для первого ($r = 0,82$) и второго ($r = 0,86$) межфазных периодов. В 2023 г. также была выявлена положительная корреляция, но более тесная связь наблюдалась уже только для первого межфазного периода ($r = 0,86$ и $r = 0,47$). Очевидно, оба

межфазных периода вносят большой вклад в продолжительность периода вегетации голозерного ячменя, а их вклад в общий признак сильно зависит от погодных условий.

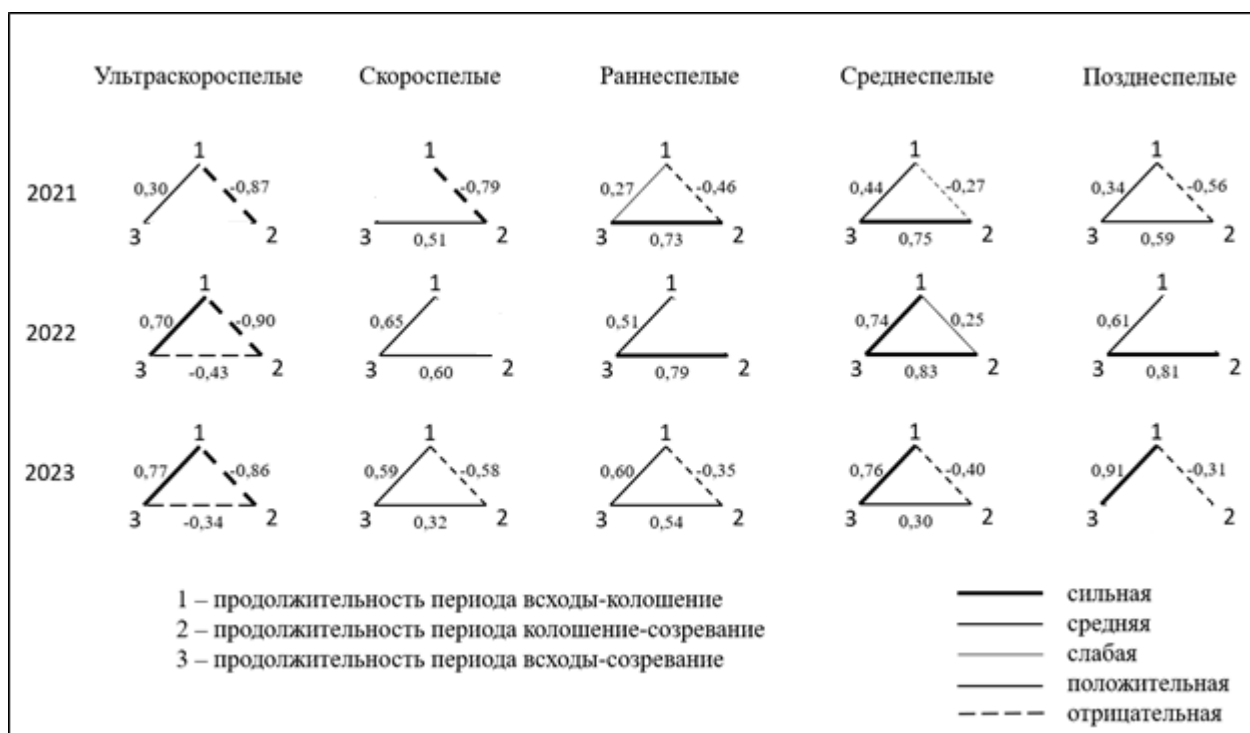


Рисунок 3.1.5 – Корреляции вегетационного периода разных групп спелости с продолжительностью отдельных фаз у ярового голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

За три года изучения выявлена положительная корреляция между продолжительностью вегетационного периода и периодами «всходы-колошение» и «колошение-созревание» для двурядного ($r = 0,89$, $r = 0,75$) и шестирядного ($r = 0,83$, $r = 0,70$) голозерного ячменя. Кроме того, для двурядного ячменя наблюдалась положительная корреляция между продолжительностью периода «всходы-колошение» и «колошение-созревание» ($r = 0,37$). Таким образом, продолжительность вегетационного периода и его отдельных фаз очень сильно связаны между собой, зависят от условий окружающей среды и оказывают влияние на урожайность.

В 2022–2024 гг. проведена оценка на фотопериодической площадке 37 образцов скороспелого и раннеспелого голозерного ячменя из изучаемого набора. В результате выделено 12 образцов со слабой фотопериодической чувствительностью (таблица 3.1.2): Местный к-3082 (Иран), к-10573 и CN 294 к-19412 (Индия), Местный к-4526 (Россия, Ивановская обл.), Колхозный к- 16448 (Россия, Ленинградская обл.), N167 к-11070 и N995 к-11073 (Россия, Приморский край), Shantung к-12272 и N1060 к-15950 (Китай), Местный к-28184 (Йемен), Grannenlose Zaizailige к-30299 (Польша), Namoi к-30284 (Австралия). Задержка колошения на коротком дне по сравнению с естественным длинным днем составила от 2 до 6 дней. Кфпч – от 1,05 до 1,20.

Самыми чувствительными оказались образцы: Orge nue petite к-3519 (Франция), к-16535 (Россия, Ставропольский край), Abyssinian 1102 к-22784 (Эфиопия), задержка колошения которых составила на коротком дне по сравнению с естественным длинным более 30 дней, а Кфпч – более 1,60.

Таблица 3.1.2 – Характеристика образцов ярового ячменя по фотопериодической чувствительности (ППЛ ВИР, 2022–2024 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Продолжительность периода всходы-колошение, дни		T1-T2	Кфпч
			T1	T2		
St. 18095	Bankuti Karai	Венгрия	36,0±0,00	35,1± 0,28	-0,9	0,98
2022						
3082	Местный	Иран	42,4±0,83	44,7±0,50	2,3	1,05
10573		Индия	39,7±1,00	42,9±0,46	3,2	1,08
16448	Колхозный	Россия, Ленинградская обл.	38,9±0,74	43,7±0,47	4,8	1,12
19412	CN 294	Индия	38,2±0,49	44,3±0,29	6,1	1,16
2023						
4526	Местный	Россия, Ивановская обл.	39,5±0,17	43,4 ±0,27	3,9	1,10
11070	N167	Россия, Приморский край	36,3±0,15	42,9±0,64	6,6	1,18
11073	N995	Россия, Приморский край	36,2±0,22	41,0±0,53	4,8	1,13
12272	Shantung	Китай	32,9±0,26	37,7±0,63	4,8	1,15
15950	N1060	Китай	33,1±0,20	39,8±0,73	6,7	1,20
28184	Местный	Йемен	37,0±0,30	39,4±0,60	2,4	1,06
30299	Grannenlose Zaizailige	Польша	39,4±0,45	46,3±1,11	6,9	1,18
2024						
30284	Namoi	Австралия	36,3±1,24	42,7±0,37	6,4	1,18

Примечание: T1 и T2 – продолжительность периода всходы-колошение (сут) у растений ячменя, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого (12-часового) дня. T2 - T1 – задержка колошения растений ячменя на коротком дне по сравнению с длинным. Кфпч = T2/T1 – коэффициент фотопериодической чувствительности

Однофакторный дисперсионный анализ показал значимое ($p<0,05$) различие чувствительных и слабочувствительных к фотопериоду образцов по продолжительности периода «всходы-колошение» (рисунок 3.1.6), периода колошение-созревание, продолжительности вегетационного периода, высоте растений, урожайности, содержанию белка, содержанию крахмала. Образцы со слабой чувствительностью к фотопериоду характеризовались укороченной продолжительностью периода «всходы-колошение» по сравнению с чувствительными. В 2021 г.

продолжительность периода «всходы-колошения» для них составила 39,8 дней, у чувствительных к фотопериоду – 43 дня, в 2022 г. – 36,4 и 39,7 дней, в 2023 г. – 33,2 и 37 дней соответственно. Продолжительность периода «колошение-созревание» в среднем была короче у чувствительных к фотопериоду образцов, однако в целом продолжительность вегетационного периода у них была длиннее, чем у слабочувствительных. Отмечено, что голозерные образцы со слабой чувствительностью к фотопериоду обладали более коротким стеблем, невысокой урожайностью, повышенным содержанием белка и пониженным содержанием крахмала по сравнению с чувствительными к фотопериоду образцами.

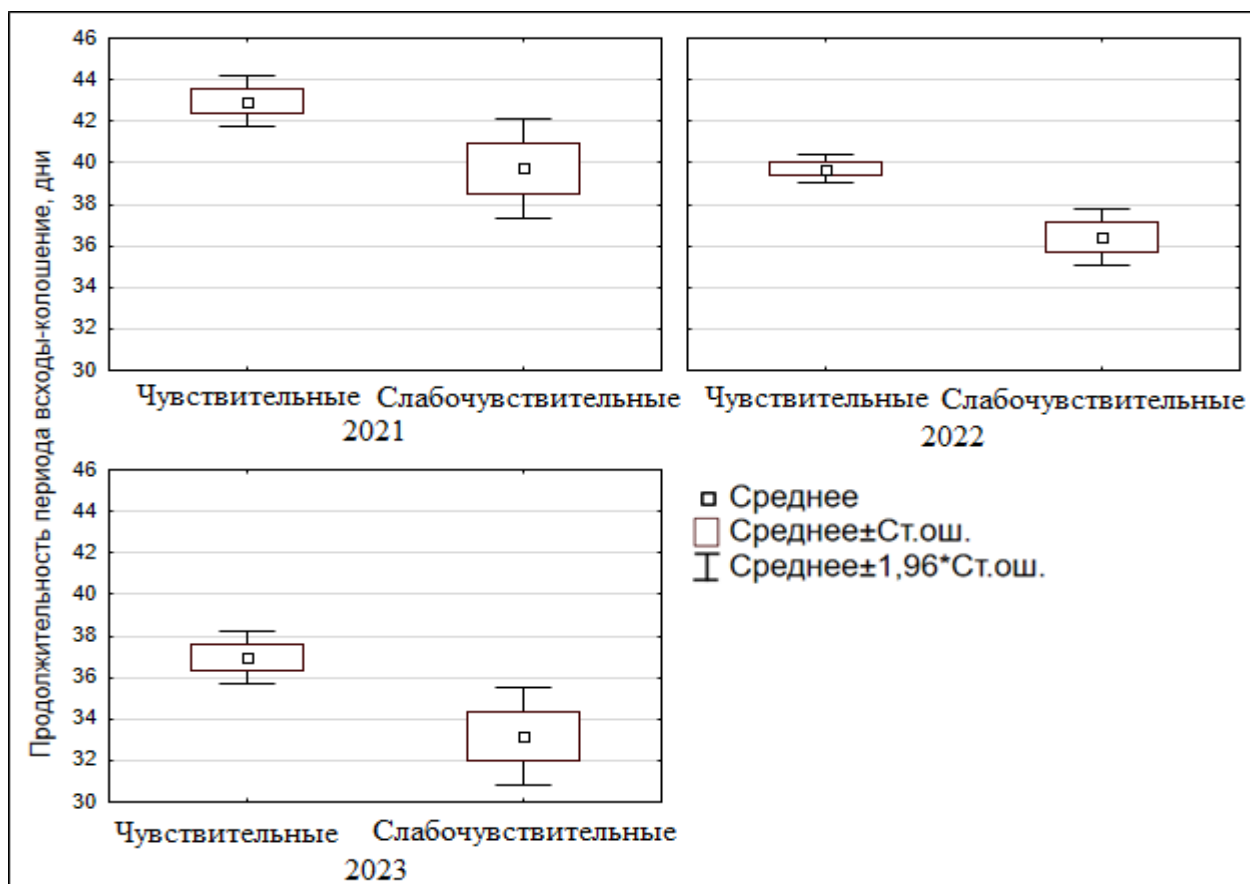


Рисунок 3.1.6 – Изменчивость продолжительности периода всходы-колошение голозерного ячменя в зависимости от чувствительности к изменению фотопериода (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

3.1.2. Устойчивость к полеганию и высота растений

Устойчивость к полеганию – один из наиболее значимых хозяйственно ценных признаков, на совершенствование которого направлена селекция ячменя. Полегание посевов голозерного ячменя сильно ограничивает получение высоких и стабильных по годам урожаев зерна, а также может повлиять на качество получаемой продукции. Устойчивость к полеганию может стать лимитирующим фактором, ограничивающим повышение и стабильность урожайности.

Следует отметить, что засушливые погодные условия 2021 г. для оценки устойчивости к полеганию были мягкими, так как отсутствовали факторы, его вызывающие (обильные дожди и

ветры). Ливневые дожди в период вегетации 2022 и 2023 гг. привели к полеганию посевов, что позволило выявить устойчивые по этому признаку образцы.

За три года изучения устойчивость к полеганию отмечали по минимальному баллу устойчивости. Среди набора голозерного ячменя выделено 4 образца с высокой устойчивостью к полеганию, 28 устойчивых образцов (таблица 3.1.3), 75 среднеустойчивых (5 баллов) и 161 образец оказался неустойчив к полеганию (1–3 балла) (Приложение 2). У пленчатого ячменя выделено 9 образцов неустойчивых к полеганию, 13 среднеустойчивых и 9 устойчивых. Самую высокую устойчивость среди изученного набора показали три образца из Японии: к-20291 Nakatehadaka, к-21338 Ehimehadaka N 4, к-21378 Shinjinryoku N 1, и один образец из Беларуси к-27345. Устойчивость в 7 баллов была у шестирядных образцов из Японии, США и Мексики, у двурядных – из Европы (Германия, Чехия, Украина, Беларусь, Франция).

Таблица 3.1.3 – Источники устойчивости к полеганию образцов голозерного ярового ячменя (ПЛЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Устойчивость к полеганию, балл	Высота растений, см	Урожайность, г/м ²
1	2	3	4	5	6	7
Шестирядные						
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	3	70,8±4,5	235,3±34,8
St. 22089	Белогорский	Россия, Ленинградская обл.	<i>pallidum, rikotense</i>	3	73,1±4,2	406,0±107,4
6094	Местный	Афганистан	<i>coeleste</i>	7	71,9±2,9	198,7±32,1
7000		Япония	<i>asiaticum</i>	7	74,2±5,4	197,0±12,5
31756	Кибцел	Россия, Ленинградская обл.	<i>coeleste</i>	7	59,3±7**	187,3±16,8
11062	Shinrikihadaka	Япония	<i>revelatum</i>	7	67,7±3,0**	191,3±44,3
11203		Япония	<i>revelatum</i>	7	67,2±8,5**	226,7±63,4
20923	Arabische	Германия	<i>duplinigrum</i>	7	72,5±8,8	257,0±21,1
21315	Kobai N 10	Япония	<i>brevisetum</i>	7	40,2±5,7**	152,3±51,3
21341	Jamatohadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	7	43,2±7,1**	238,7±49,6
21363	Shikokuhadaka N 3	Япония	<i>brevisetum</i>	7	33,9±5,5**	100,0±45,4
26254	Аbyssinian 2231	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	7	74,6±5,4	165,0±14,6
27471	Korona Laschego	Польша	<i>coeleste</i>	7	70,1±1,7	278,7±14,8
28078	S-306	Мексика	<i>coeleste</i>	7	56,0±7,9**	190,0±45,1
28641	S-269	Мексика	<i>coeleste</i>	7	61,7±2,9**	152,3±28

Продолжение Таблица 3.1.3

1	2	3	4	5	6	7
28868	Сложный гибрид	Мексика	<i>himalayense</i>	7	47,0±3,4**	117,7±44,4
29730	Xima La 6	Китай	<i>coeleste</i>	7	38,8±8,5**	56,7±7,1
31048	Azhul	США	<i>revelatum</i>	7	46,2±3,2**	46,0±10,7
31059	Tamalpais	США	<i>coeleste</i>	7	45,7±2,8**	139,3±32,1
31187	Омский голозерный 2	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	7	85,6±10,7	338,3±135,8
31286	C-105	Россия, Челябинская обл.	<i>coeleste</i>	7	71,8±4,6	272,3±64,3
20291	Nakatehadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	34,6±5,8**	115,0±37,2
21338	Ehimehadaka N 4	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	42,4±6,6**	87,3±43,3
21378	Shinjinryoku N 1	Япония	<i>brevisetum</i>	9	33,0±5,6**	98,7±51,7
Двурядные						
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	3	83,2±5,8	245,0±49,5
St. 30314	Суздавец	Россия, Московская обл.	<i>nutans</i>	3	65,0±7,2**	321,7±88,7
18823	Mutante 4129	Германия	<i>nudum</i>	7	74,8±8,6	264,3±100,9
20028	Л. АНОР 2537	Эфиопия	<i>daghestanicum</i>	7	85,9±5,6	168,7±35,1
20928	Nackta	Германия	<i>nudum</i>	7	66,2±4,0**	345±120,5*
22752	Местный	Эфиопия	<i>nudimelanocritum</i>	7	65,8±5,7**	86,0±8,5
25816	Select Bifarb	США	<i>viride</i>	7	65,0±8,0**	107,7±36,6
25967	CF-113	Франция	<i>nudum</i>	7	76,3±11,7	289,0±86,4
28670	S-326	Мексика	<i>nudum</i>	7	64,0±5,5**	204,3±36,1
31431	AF Cesar	Чехия	<i>nudum</i>	7	52,1±4,3**	284,3±98,8
31520	Казацкий	Украина	<i>nudum</i>	7	66,2±1,5**	346,0±46,4*
27345	Гибр. линия	Беларусь	<i>nudum</i>	9	84,9±1,2	253,7±39,7
			НСР _{0,5}		1,2	10,8

* – образцы, которые превосходили пленчатый стандарт. ** – образцы с укороченной соломиной. Жирным шрифтом выделены устойчивые к полеганию образцы.

Дисперсионный анализ показал, что признак рядности колоса не влиял на устойчивость к полеганию, а значимое влияние оказало происхождение образцов, пленчатость/голозерность и генотип ($p < 0,05$). Наиболее устойчивы к полеганию образцы из Северной Америки и Африки, наименее – из Передней Азии, Европейской части России и Южной Америки. Пленчатые образцы превышали по устойчивости к полеганию голозерные.

В среднем высота голозерных образцов за 3 года колебалась от 22,4 см до 128 см ($CV = 20,6\%$). В 2021 г. у двурядных образцов высота варьировала от 42,2 до 87,2 см ($CV = 16,1\%$), у шестирядных от 22,4 до 84,4 см ($CV = 22,4\%$); в 2022 г. у двурядных – от 46,2 до 128,0 см ($CV = 16,9\%$), у шестирядных – от 34,3 до 104,0 см ($CV = 19,8\%$); в 2023 г. у двурядных – от 45,0 до 112,3 см ($CV = 15,7\%$), у шестирядных – от 34,0 до 99,7 (CV = 18,7%). На высоту растений у

образцов голозерного ячменя значимое влияние оказали погодные условия (рисунок 3.1.7), генотип растений и рядность колоса ($p < 0,05$).

Наиболее короткостебельными среди двурядных оказались образцы из Северной Америки (США, Мексика), Австралии, Передней Азии и современные сорта Европы, среди шестирядных образцов – из Северной Америки (США, Мексика) и Азии (Япония, Китай). Самый короткий стебель отмечен у образцов к-29730 Xima La 6 (Китай, var. *coeleste*), к-6777 Лючак (Иран, var. *coeleste*) и к-31069 IG 24550 (Пакистан, var. *coeleste*), высота которых составляла в среднем всего 34–38 см. Большая часть короткостебельных образцов относится к азиатской эколого-географической группе.

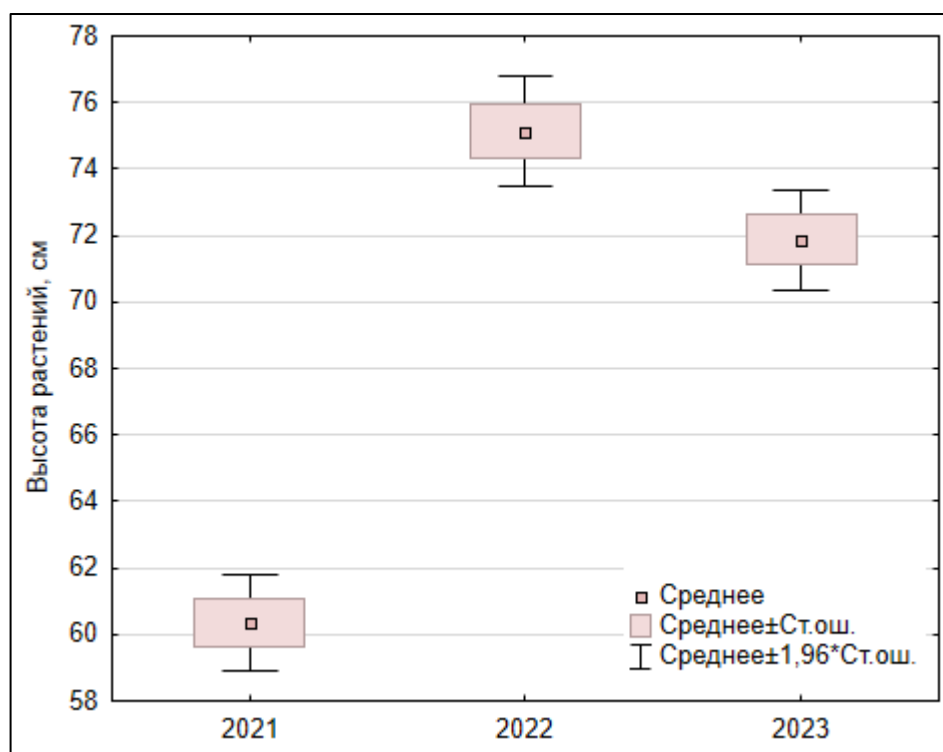


Рисунок 3.1.7 – Изменчивость высоты растений в разные года изучения образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

В наборе голозерного ячменя представлены почти все группы различной высоты. Выделено 5 карликовых образцов с высотой менее 41 см, 42 очень низких образца (41–60 см), 89 низкорослых образцов (61–70 см), 98 средненизких образца (71–80 см), 33 среднерослых образца (81–95 см) и 1 средневысокий образец (96–110 см) (Приложение 2). Среди данного набора голозерного ячменя в условиях Северо-западного региона преобладают низкорослые и средненизкие образцы. Изучение отдельных групп по высоте растений показало, что все карлики устойчивы и среднеустойчивы к полеганию, 62% образцов – в группе очень низких, 37% образцов – в группе низкорослых, 33% – в группе средненизких и 30% – в группе среднерослых.

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние на устойчивость к полеганию и высоту растений ($p < 0,05$) условий года и генотипа. Наибольший вклад в признак

устойчивость к полеганию внес фактор «генотип» 42%, доля влияние фактора «год» оказалась немного меньше и составила 31%, ошибка составила 27% (рисунок 3.1.8А). Наибольший вклад в признак высота растений внес фактор «генотип» 58%, доля влияние фактора «год» составила 20%, ошибка составила 22% (рисунок 3.1.8Б). Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что высота растений и устойчивость к полеганию в большей степени определяются генотипом.

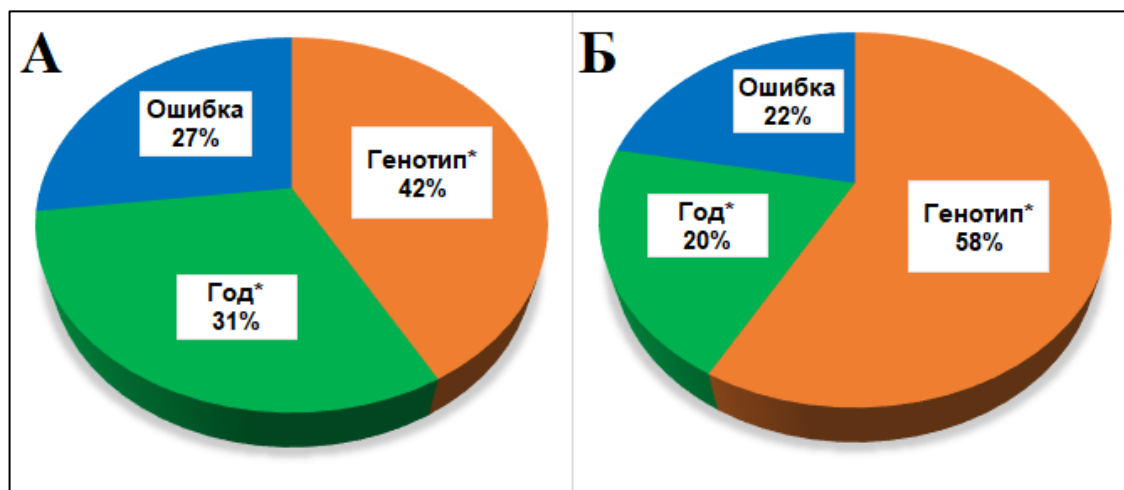


Рисунок 3.1.8 – Влияние факторов на устойчивость к полеганию (А) и высоту растений (Б) образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

Для современных сортов важно, чтобы устойчивость к полеганию сочеталась с оптимальной высотой растений, необходимой для механизированной уборки. Таким требованиям отвечают многие современные пленчатые сорта из Европы, которые характеризуются устойчивостью к полеганию и укороченной соломиной. У голозерного ячменя выделены устойчивые к полеганию образцы с укороченной соломиной, которые представлены в таблице 3.1.4.

В некоторых регионах России, где жаркое и сухое лето, высота растений уменьшается, что обуславливает необходимость подбора в качестве исходного материала устойчивых к полеганию среднерослых образцов. В изучаемом наборе выделено 3 таких образца: к-31187 Омский голозерный 2 (Омская обл., var. *coeleste*), к-20028 Л. АНОР 2537 (Эфиопия, var. *daghestanicum*), к-27345 Гибридная линия (Беларусь var. *nudum*).

Таблица 3.1.4 – Источники устойчивости к полеганию голозерного ярового ячменя с укороченной соломиной (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Устойчивость к полеганию, балл	Средняя высота растений, см
Шестирядные					
28078	S-306	Мексика	<i>coeleste</i>	7	56,0±7,9
31756	Кибцел	Ленинградская обл.	<i>coeleste</i>	7	59,3±7,0
28641	S-269	Мексика	<i>coeleste</i>	7	61,7±2,9
11203		Япония	<i>revelatum</i>	7	67,2±8,5
11062	Shinrikihadaka	Япония	<i>revelatum</i>	7	67,7±3,0
31286	C-105	Челябинская обл.	<i>coeleste</i>	7	71,8±4,6
6094	Местный	Афганистан	<i>coeleste</i>	7	71,9±2,9
20923	Arabische	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	7	72,5±8,8
26254	Abyssinian 2231	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	7	74,6±5,4
Двурядные					
31431	AF Cesar	Чехия	<i>nudum</i>	7	52,1±4,2
28670	S-326	Мексика	<i>nudum</i>	7	64,0±5,5
25816	Select Bifar C.I.14145	США	<i>viride</i>	7	65,0±8,0
22752	Местный	Эфиопия	<i>nudimelanocrithum</i>	7	65,8±5,7
20928	Nackta	Германия	<i>nudum</i>	7	66,2±3,9
18823	Mutante 4129 nudoides aus Haisa	Германия	<i>nudum</i>	7	74,8±8,6
25967	CF-113	Франция	<i>nudum</i>	7	76,3±11,7
			HCP _{0,5}		1,2

За три года изучения выявлена отрицательная корреляция между высотой растений и устойчивостью к полеганию ($r = -0,31$), что подтверждает литературные данные. Для двурядной и шестирядной группы отмечена отрицательная зависимость устойчивости к полеганию и длиной главного колоса ($r = -0,30$; $r = -0,46$), массой зерна с главного колоса ($r = -0,30$; $r = -0,31$), массы 1000 зерен ($r = -0,50$; $r = -0,40$). Высота двурядных образцов положительно коррелирует с длиной колоса ($r = 0,33$) и урожайностью ($r = 0,30$). Для высоты растений шестирядных образцов отмечена корреляция с длиной главного колоса ($r = 0,54$), числом зерен с главного колоса ($r = 0,39$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,50$), урожайностью ($r = 0,61$).

Полученные данные указывают, что для получения оптимального урожая необходимо уделять внимание высоте растений и устойчивости к полеганию, особенно для шестирядной группы, так как они сильно связаны с хозяйственно ценными признаками ячменя. Для этого в нашем исследовании выделены источники как по отдельному признаку, так и по их сочетанию.

3.1.3. Элементы продуктивности и урожайность

Одна из основных задач селекции ячменя на северо-западе Российской Федерации – создание высокоурожайных и скороспелых сортов. Главным признаком, характеризующим хозяйственно-экономическую ценность таких сортов, является урожайность, которая в свою очередь зависит от многих элементов продуктивности. В связи с этим необходимо выделить элементы структуры урожая, приоритетные с точки зрения повышения урожайности, селекционным методом, которым следует руководствоваться при подборе пар для скрещивания, при отборе элитных растений, а также при определении общей стратегии селекционной работы на определенный период времени. Структура урожая определяется длиной главного колоса, числом колосков и зерен в колосе, массой зерна с главного колоса и массой 1000 зерен.

3.1.3.1. Длина главного колоса

Длина главного колоса является важным признаком сорта, значение которого в большей степени определяется генотипом, не сильно меняется по годам и влияет на продуктивность. Длина главного колоса голозерных образцов за период изучения колебалась от 2,9 см до 10,8 см ($CV = 23,6\%$) (Приложение 2). Длина колоса двурядных голозерных образцов в 2021 г. варьировала от 4,5 до 10,46 см ($CV = 14,3\%$), в 2022 г. – от 3,5 до 9,9 см ($CV = 15,3\%$), в 2023 г. – от 4,7 до 10,8 см ($CV = 15,6\%$). Длина колоса у шестьюрядных голозерных образцов в 2021 г. варьировала от 2,9 до 10,5 см ($CV = 18,7\%$), в 2022 г. – от 3,0 до 9,9 см ($CV = 20,2\%$), в 2023 г. – от 3,5 до 8,9 см ($CV = 21,6\%$). У группы пленчатых образцов длина главного колоса в среднем изменялась от 3,7 до 9,5 ($CV = 19,3\%$).

Дисперсионный анализ показал, что условия года, генотип, происхождение, пленчатость/голозерность (рисунок 3.1.9А) и рядность колоса (рисунок 3.1.9Б) значимо повлияли на длину главного колоса ($p < 0,05$). В среднем пленчатые образцы характеризовались более длинным колосом по сравнению с голозерными. Среди голозерного ячменя у двурядных образцов отмечен более удлиненный колос по сравнению с шестьюрядными.

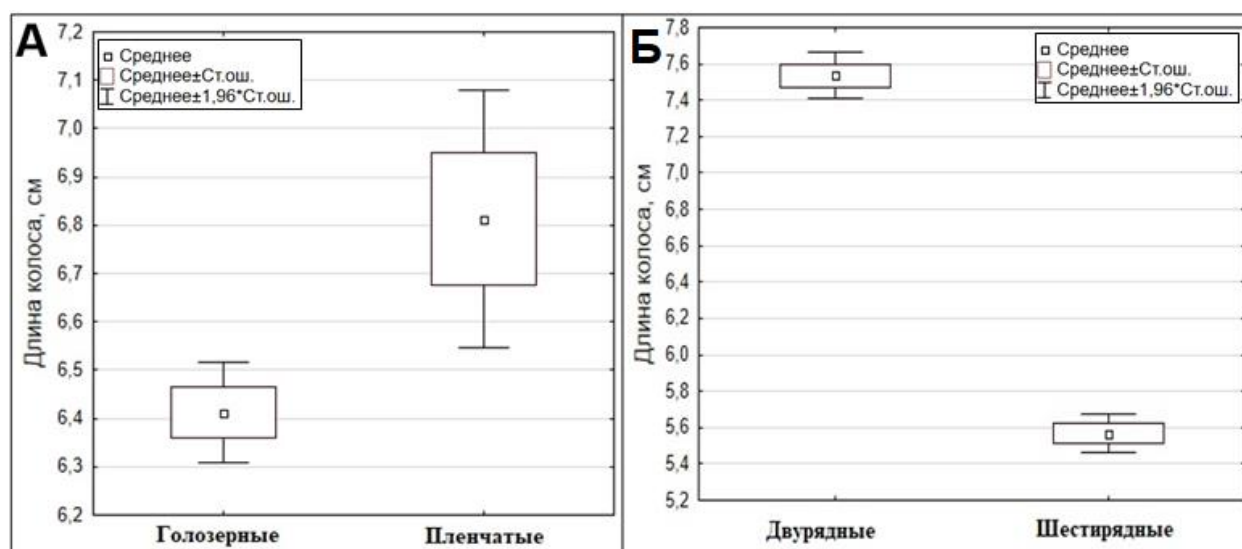


Рисунок 3.1.9 – Изменчивость длины главного колоса в зависимости от пленчатости/голозерности (А) и рядности колоса (Б) образцов ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Самый длинный колос отмечен в 2021 и 2023 гг. у двурядного голозерного образца к-26742 Beerhadaka из Японии: соответственно 10,8 см и 10,2 см, в 2023 г. – у двурядного сорта к-31050 Clearwater из США: 10,6 см, в 2021 г. – у двурядных местных образцов к-16673 (Украина) и к-16827 (Беларусь): 10,5 см и 10,3 см. Среди шестирядных голозерных образцов самый длинный колос был зафиксирован в 2023 г. у местного образца к-22579 из Монголии (8,9 см), у сорта к-27471 Korona Laschego (Польша) (8,7 см) и у линии к-30231 из США (9 см). Источники удлинённого колоса как среди двурядных, так и среди шестирядных образцов, представлены в таблице 3.1.5. Среди двурядных по происхождению преобладали образцы из Северной Америки (США, Канада), Европы (Франция, Беларусь, Украина) и различных стран Азии (Турция, Афганистан, Индия), при этом отмечен удлинённый колос как у современных сортов, так и у различного местного материала разновидности *nudum*. У шестирядного голозерного ячменя образцы с удлинённым колосом были из Европы (Польша, Греция) и стран Азии (Афганистан, Таджикистан, Турция).

Зачастую при разных погодных условиях длина колоса может варьировать. В изучаемом наборе голозерного ячменя выделено 4 образца, длина колоса которых незначительно варьировала за три года изучения ($CV < 2\%$): к-30016 C.I. 11077 (Перу, var. *himalayense*), к-20041 Л. АНОР 4256 (Эфиопия, var. *nigrinudum*), к-23389 Cayambena (Эквадор, var. *coeleste*), к-10572 (Индия, var. *violaceum*), что указывает на их возможную адаптивность.

Таблица 3.1.5 – Источники голозерного ярового ячменя с удлинённым колосом (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Длина колоса, см	Масса зерна с главного колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ²
Двурядные							
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	8,7±0,1	0,9±0,1	50,7±3,4	245±49,5
26598	Местный	Эфиопия	<i>nudum</i>	8,5±0,5	0,8±0,1	54,8±4,3*	141±34,5
31228	Ахиллес	Украина	<i>nudum</i>	8,6±0,3	0,9±0,1	46,6±3,4	294,3±53,6*
16535		Россия, Ставропольский край	<i>nudum</i>	8,6±0,4	1,0±0,1*	56,4±3,5*	375,3±93,5*
6497	Местный	Афганистан	<i>nudum</i>	8,7±0,7	1,0±0,0*	55,2±3,5*	239±41,5
27345	Гибр. линия	Беларусь	<i>nudum</i>	8,8±0,1	0,9±0,2	44,2±3,3	253,7±39,7*
10573		Индия	<i>nudum</i>	8,8±0,4	0,8±0,2	55,3±3*	278,7±32,7*
9011		Турция	<i>nudum</i>	8,9±0,5*	1,0±0,1*	53,8±4,8*	138,7±93,4
16827		Беларусь	<i>nudum</i>	8,9±0,8*	1,0±0,1*	57,1±5,6*	208±39,1
31050	Clearwater	США	<i>nudum</i>	9,0±1,0*	0,9±0,1	37,7±2,9	267,3±21,3*
31049	Bear	США	<i>nudum</i>	9,1±0,4*	0,9±0,1	40,5±2,6	339,7±25,1*
26947	CF-115	Франция	<i>nudum</i>	9,2±0,4*	1,0±0,2*	42,7±4,4	329,3±90,1*
31105	Tercel	Канада	<i>nudum</i>	9,3±0,3*	0,8±0,1	42,4±2,7	237,3±51,2
26742	Beerhadaka	Япония	<i>nudum</i>	10,2±0,4*	1,2±0,1*	49,8±4,9	365±113,4*
Шестирядные							
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	6,9±0,2	1,4±0,1	37,1±2,3	235,3±34,8
31120	Джау Кабутак	Афганистан	<i>himalayense</i>	7±0,6	1,1±0,3	40,6±0,3*	130,3±81,3
30625	C.I. 10980	Перу	<i>duplinigrum</i>	7±0,4	1,3±0,1	43±3,5*	228±42,5
18475	Джау-кабутак	Таджикистан	<i>himalayense</i>	7±0,4	0,9±0,2	44,4±3,7*	186,3±34,5
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	7,1±0,5*	1,6±0,2	37,8±2	257±11,2*
25798	Kleine Teutschenthal	Германия	<i>coeleste</i>	7,1±0,7*	1,5±0,3	34,4±3,1	253,7±86,1*
4736	Неведомый	Россия, Кировская обл.	<i>coeleste</i>	7,2±0,5*	1,7±0,1	38,4±1,5*	471,3±123,7*
17725		Турция	<i>violaceum</i>	7,2±0,4*	1,3±0,3	38±2,7*	220±66,2
17425		Греция	<i>coeleste</i>	7,2±0,3*	1,5±0,2	32,9±3,2	208,7±43,2
27471	Korona Laschego	Польша	<i>coeleste</i>	7,3±0,7*	1,5±0,2	38,1±2,3*	278,7±14,8*
			HCP _{0,5}	0,2	0,03	0,8	10,8

* – образцы, которые превзошли стандарт.

В 2022 г. для двурядного голозерного ячменя выявлено, что группы спелости значительно повлияли на длину главного колоса (рисунок 3.1.10). Показано, что длина главного колоса в

оптимальных погодных условиях 2022 г. увеличивалась от ультраскороспелых образцов к среднеспелым и позднеспелым: ультраскороспелые (5,96 см) < скороспелые (6,61 см) < раннеспелые (6,99 см) < среднеспелые (7,62 см) < позднеспелые (7,84 см). Однако в 2021 г. в условиях засухи и 2023 г. такая зависимость не наблюдалась.

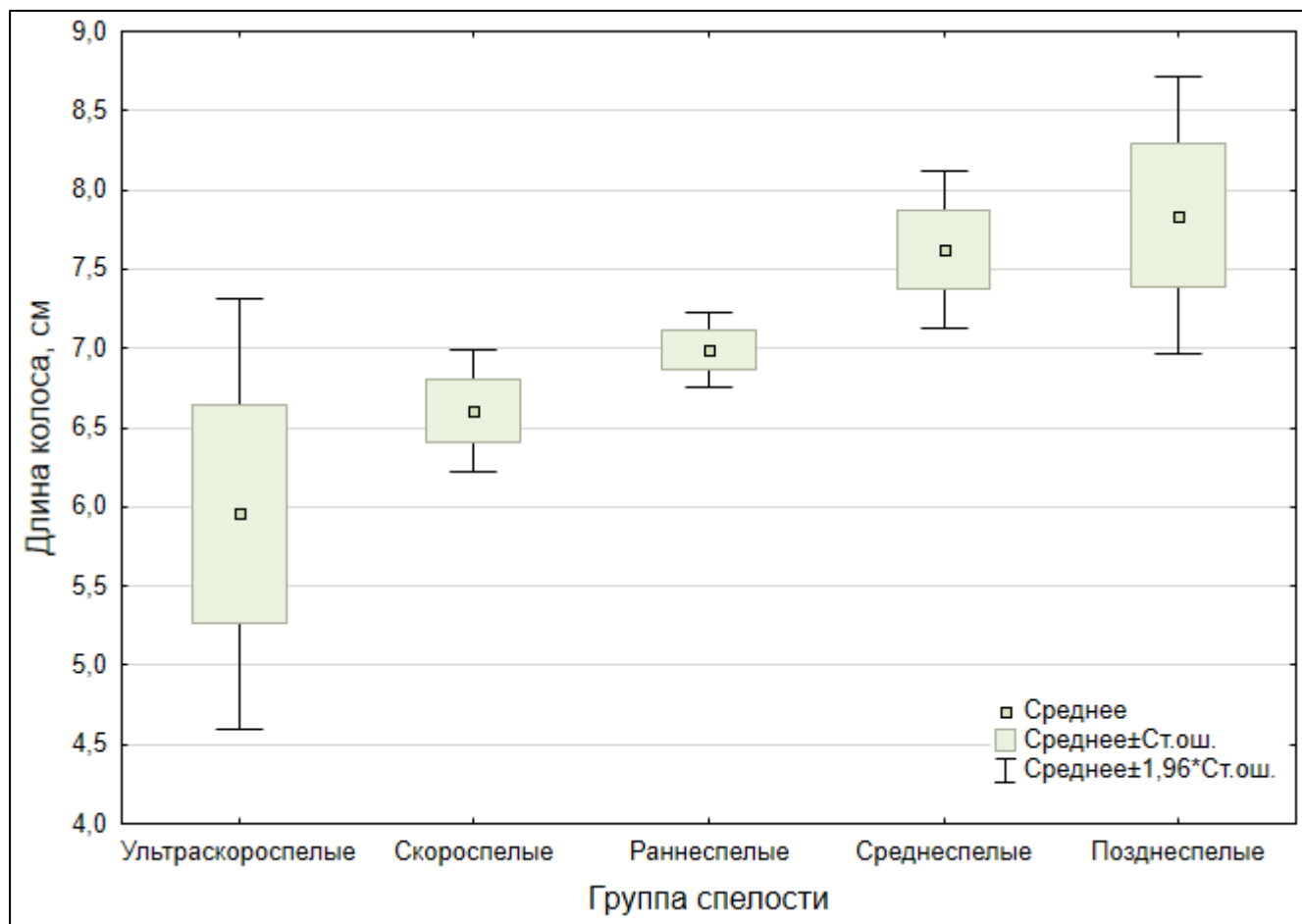


Рисунок 3.1.10 – Изменчивость длины главного колоса в зависимости от групп спелости двурядного голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2022 г.).

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние на длину главного колоса двурядного (рисунок 3.1.11А) и шестирядного (рисунок 3.1.11Б) голозерного ячменя ($p < 0,05$) условий года и генотипа. Наибольший вклад в признак длина колоса внес фактор «генотип»: 60% для двурядного и 72% для шестирядного голозерного ячменя. Доля влияния фактора «год» оказалась минимальна и составила всего 10% для двурядного и 2% – для шестирядного ячменя, ошибка составила 30% и 26% соответственно. Столь разный вклад генотипа и условий года еще раз подтверждает, что длина колоса определяется генотипом.

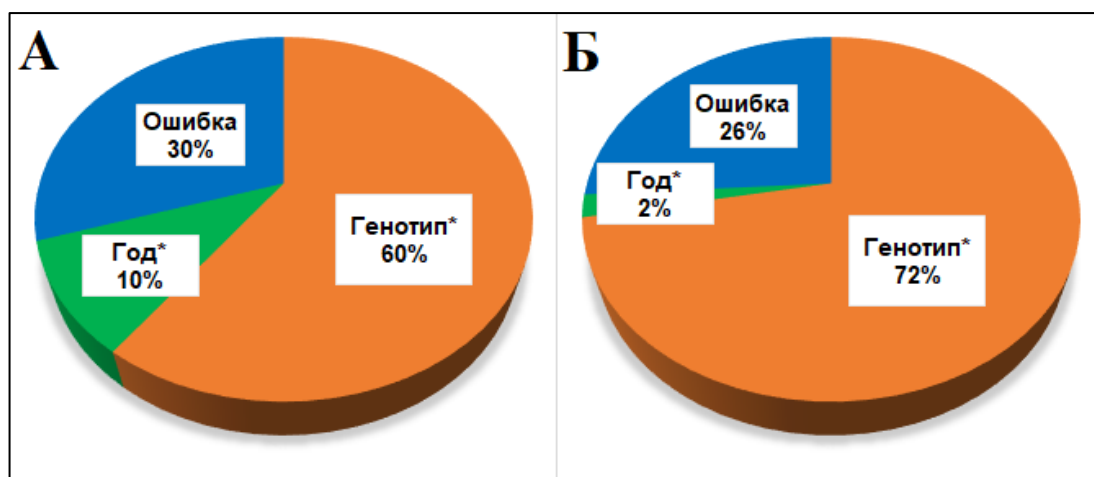


Рисунок 3.1.11 – Влияние факторов на длину главного колоса двурядных (А) и шестирядных (Б) образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

Выявлена отрицательная корреляция между длиной главного колоса и устойчивостью к полеганию для двурядных ($r = -0,30$) и шестирядных ($r = -0,46$) голозерных образцов. Кроме того, отрицательная корреляция установлена между длиной главного колоса шестирядных образцов и продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = -0,38$). Для двурядного и шестирядного голозерного ячменя выявлена положительная связь между длиной главного колоса и высотой растений ($r = 0,33$ и $r = 0,53$), числом колосков в колосе ($r = 0,56$ и $r = 0,68$), числом зерен в колосе ($r = 0,61$ и $r = 0,61$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,68$ и $r = 0,64$), массой 1000 зерен ($r = 0,25$ и $r = 0,32$), урожайностью ($r = 0,46$ и $r = 0,51$).

Полученные данные и зависимости показывают, что длина колоса определяется генотипом и связана со многими хозяйственно ценными признаками. Поэтому при подборе исходного материала следует уделять данному признаку особенное внимание.

3.1.3.2. Число колосков и зерен в колосе

Известно, что высокая урожайность ячменя формируется при оптимальном сочетании числа колосков и зерен в колосе, массы зерна с колоса, массы 1000 зерен, густоты стеблестоя на единице площади. Озерненность и продуктивность колоса зависит от типа колоса. Число колосков в колосе является мало изменчивым признаком, который определяется в большей степени генотипом, в тоже время, число сформировавшихся зерен в колосе может сильно варьировать по годам в зависимости от условий окружающей среды. Подвид шестирядного ячменя по числу колосков и зерен явно имеет преимущество над двурядным, так как все три колоска плодovиты.

В среднем число колосков у двурядного голозерного ячменя варьировало от 10 до 31 шт. ($CV = 18,3\%$), у двурядного пленчатого – от 13 до 25 шт. ($CV = 13,4\%$) (Приложение 2). Число

колосков у шестирядного голозерного ячменя изменялось по выборке от 21 до 68 шт. ($CV = 19,5\%$), у шестирядного пленчатого – от 31 до 71 ($CV = 10,1\%$). Среднее число колосков по годам изучения менялось незначительно. Наиболее выравненные по годам значения числа колосков наблюдалось у двурядного ячменя.

Число зерен в колосе двурядного голозерного ячменя в среднем за три года изучения варьировало от 6 до 26 шт. ($CV = 22,4\%$), двурядного пленчатого – от 9 до 24 ($CV = 15,1\%$). Средние значения данного показателя по годам у двурядного ячменя различались незначительно. Число зерен в колосе у шестирядного голозерного ячменя сильно варьировало от 3 до 58 шт. ($CV = 33,6\%$), что было сходно с шестирядным пленчатым – от 10 до 61 шт. ($CV = 33,1\%$). Сильный разброс наблюдался и по годам изучения, наименьшее число зерен в колосе отмечено в 2021 г. как у голозерного, так и пленчатого шестирядного ячменя. Такая черездерница, вероятно, связана с особенностями погодных условий этого года, а именно недостатком влаги и высокими температурами, что привело к стерильности пыльцы и плохой завязываемости зерен.

Дисперсионный анализ ($p < 0,05$) показал, что генотип, происхождение, пленчатость/голозерность, рядность колоса (рисунок 3.1.12) значимо повлияли на число колосков и число зерен в колосе. Однако погодные условия оказывали значимое влияние только на число зерен в колосе. Проводя дисперсионный анализ для двурядного и шестирядного голозерного ячменя, отмечено, что погодные условия не оказывали значимого влияния ни на число колосков двурядного ячменя, ни на число зерен. Для шестирядной же группы влияние погодных условий отразилось и на числе зерен, и на числе колосков в колосе. Если рассматривать группы пленчатого ячменя, то и для двурядного, и для шестирядного ячменя значимое влияние погодных условий на эти признаки не выявлено.

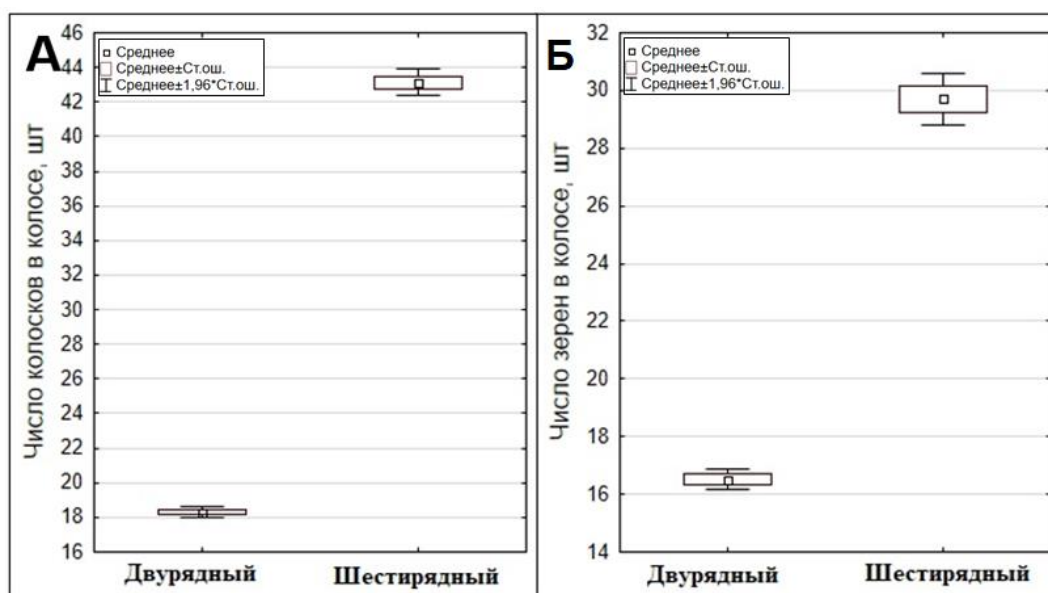


Рисунок 3.1.12 – Изменчивость числа колосков (А) и числа зерен (Б) в колосе в зависимости рядности колоса образцов ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

В изученной выборке выделены голозерные образцы с высокими средними показателями числа колосков и зерен в колосе (таблица 3.1.6). У данных образцов разница между этими показателями минимальна, что делает их перспективными источниками этого признака. По происхождению большое число таких образцов представлены староместными сортами из России (Архангельская обл., Омская обл., Кировская обл., Челябинская обл., Свердловская обл.), Европы (Германия, Греция, Латвия, Беларусь, Франция) и США.

Таблица 3.1.6 – Источники голозерного ярового ячменя с повышенным числом колосков и зерен в колосе (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Число колосков в колосе, шт	Число зерен в колосе, шт	Урожайность, г/м ²
Шестирядные					
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	52,2±0,9	43,3±2,0	235,3±34,8
9537	Местный сд-2	Россия, Архангельская обл.	51,6±1,3	45,0±2,1*	420,0±127,6*
4306	Местный	Россия, Архангельская обл.	52,9±3,4	45,1±3,6*	436,7±146,6*
3664	Nackt kleine	Германия	57,3±2,5*	45,1±1,7*	449,7±116,6*
16623	24	Россия, Псковская обл.	53,4±4,6	47,1±4,0*	482,7±97,1*
17425		Греция	56,7±4,4*	48,3±5,1*	208,7±43,2
30231	OUM5 lzd=uz	США	55,1±5,7*	48,6±7,3*	262,3±123,6*
4736	Неведомый	Россия, Кировская обл.	54,3±3,8*	48,9±3,3*	471,3±123,7*
18118	Пайтовский голозерный	Россия, Архангельская обл.	57,5±3,7	51,9±3,1*	481,7±138,8*
Двурядные					
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	18,4±0,7	16,1±1,1	245,0±49,5
31143	Irbe	Латвия	23,7±0,4*	22,0±0,7*	161,3±86,1
18822	Mutante 3041	Германия	23,5±0,6*	22,3±1,0*	212,3±89,2
21694	Голозерный 1	Россия, Свердловская обл.	23,5±0,2*	22,4±0,5*	376,7±107,0*
31050	Clearwater	США	23,6±1,6*	22,5±1,4*	267,3±21,3*
27345	Гибридная линия	Беларусь	24,4±1,1*	22,5±0,7*	253,7±39,7
31049	Bear	США	23,3±0,8*	22,8±0,7*	339,7±25,1*
26742	Beerhadaka	Япония	25,3±0,3*	23,8±0,8*	365,0±113,4*
26947	CF-115	Франция	25,6±1,2*	24,1±1,5*	329,3±90,1*
		НСР _{0,5}	1,5	1,1	10,8

* – образцы, которые превзошли стандарт.

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние генотипа на число колосков и зерен для двурядного (рисунок 3.1.13А, рисунок 3.1.13Б) и шестирядного (рисунок 3.1.14А, рисунок 3.1.14Б) голозерного и ячменя ($p < 0,05$). Аналогичная картина наблюдалась для числа колосков и зерен у двурядного (рисунок 3.13В, рисунок 3.13Г) и шестирядного (рисунок 3.1.14В, рисунок 3.1.14Г) пленчатого ячменя. Доля влияния фактора «год» оказалась минимальна и значимо повлияла только на число колосков и число зерен у шестирядного голозерного ячменя. Преобладающий вклад генотипа подтверждает, что число колосков в колосе и число зерен в колосе у голозерного и пленчатого ячменя в большей степени определяются генотипом и мало зависят от условий окружающей среды.

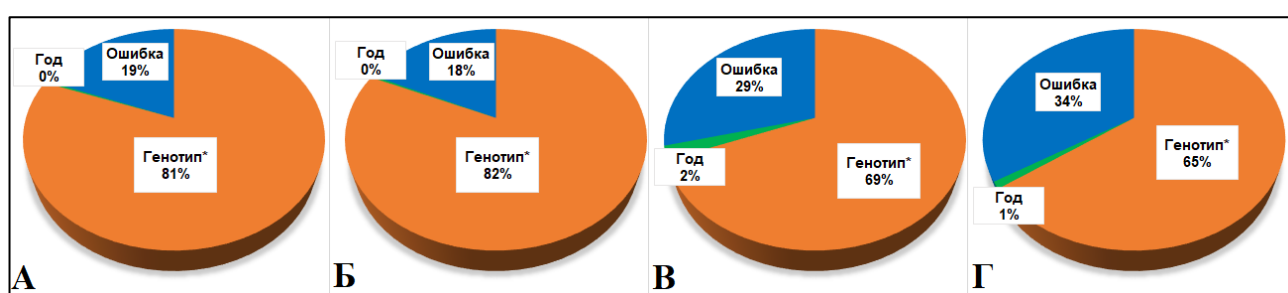


Рисунок 3.1.13 – Влияние факторов на число колосков и число зерен в колосе двурядных голозерных (А, Б) и пленчатых (В, Г) образцов ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

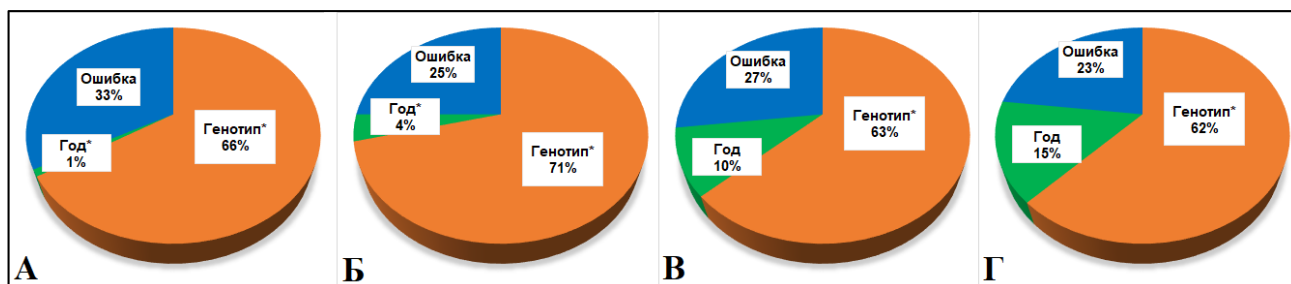


Рисунок 3.1.14 – Влияние факторов на число колосков и число зерен в колосе шестирядных голозерных (А, Б) и пленчатых (В, Г) образцов ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

Для двурядного голозерного ячменя выявлена положительная корреляция между числом зерен в колосе и продолжительностью периода «всходы-колошение» ($r = 0,56$), продолжительностью вегетационного периода ($r = 0,41$), длиной колоса ($r = 0,60$), числом колосков в колосе ($r = 0,94$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,66$), урожайностью ($r = 0,62$) и отрицательная корреляция – между числом зерен в колосе и массой 1000 зерен ($r = -0,22$). Аналогичные корреляции были показаны и для числа колосков в колосе двурядного пленчатого ячменя.

Для шестирядного голозерного ячменя также выявлена положительная связь между числом зерен в колосе и высотой растений ($r = 0,39$), продолжительностью периода «всходы-колошение» ($r = 0,23$), длиной колоса ($r = 0,61$), числом колосков в колосе ($r = 0,76$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,90$) и урожайностью ($r = 0,74$). Аналогичные корреляции были показаны и для числа колосков в колосе шестирядного пленчатого ячменя.

Полученные данные показывают, что число колосков и число зерен в колосе в большей степени определяются особенностью сорта и мало зависят от условий окружающей среды.

3.1.3.3. Масса зерна с главного колоса

Масса зерна с колоса является одной из важнейших составляющих зерновой продуктивности. В селекционном процессе данный признак часто используют при отборе на продуктивность сортов.

Масса зерна с главного колоса в среднем за три года изучения у голозерного двурядного ячменя составила 0,78 г ($CV = 26,8\%$), у двурядного пленчатого – 0,96 г ($CV = 17,6\%$), у шестирядного голозерного – 1,01 г ($CV = 38,7\%$), у шестирядного пленчатого – 1,4 г ($CV = 40,3\%$) (Приложение 2). Различия связаны не только с признаком пленчатости/голозерности, но и со структурой выборки изучаемых образцов, так как в группу голозерного ячменя вошло большое число разнообразных местных сортов.

Отмечено варьирование массы зерна с главного колоса голозерного ячменя по годам изучения. В 2021 г. этот показатель был минимальным и варьировал у двурядного голозерного от 0,2 до 1,1 г ($CV = 27,9\%$), у шестирядного – от 0,1 до 1,9 ($CV = 43,2\%$), в 2022 г. у двурядного – от 0,3 до 1,2 г ($CV = 23,8\%$), у шестирядного – от 0,3 до 2,4 ($CV = 32,2\%$), в 2023 г. у двурядного – от 0,3 до 1,4 г ($CV = 27,0\%$), у шестирядного – от 0,1 до 1,9 ($CV = 35,5\%$).

Дисперсионный анализ показал значимое влияние ($p < 0,05$) генотипа, происхождения, погодных условий (рисунок 3.1.15А), пленчатость/голозерность, рядности колоса (рисунок 3.1.15Б) на признак «масса зерна с колоса». Погодные условия 2021 г. негативно сказались на этом признаке, что связано со стерильностью пыльцы, плохой завязываемостью и щуплостью зерна из-за высоких температур и засухи во время периодов колошения, цветения и созревания. Шестирядные образцы достоверно превосходят двурядные по массе зерна с главного колоса.

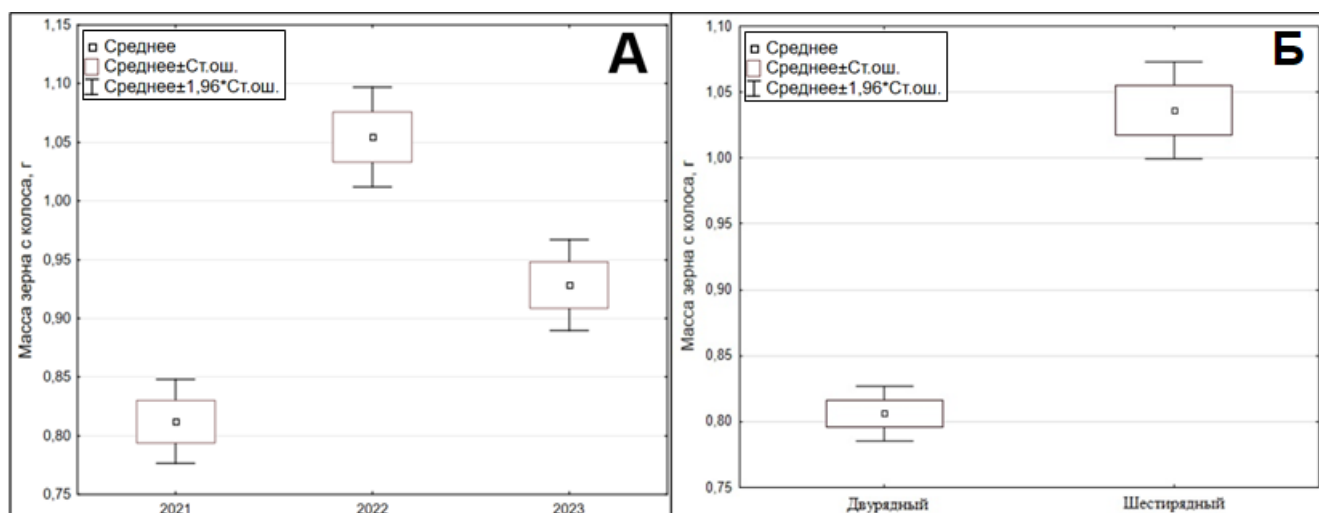


Рисунок 3.1.15 – Изменчивость массы зерна в колосе в зависимости от погодных условий (А) и рядности колоса (Б) образцов ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние генотипа и условий года на массу зерна с главного колоса для двурядного (рисунок 3.1.16А) и шестирядного (рисунок 3.1.16Б) голозерного ячменя ($p < 0,05$). Наибольший вклад в проявление признака, как и для всех остальных параметров колоса, внес фактор «генотип»: 68% для двурядного и 73% для шестирядного голозерного ячменя. Доля влияние фактора «год» оказалась минимальна и составила всего 6% для двурядного и 12% для шестирядного, ошибка составила 26% и 25% соответственно. Разный вклад генотипа и условий года подтверждает, что масса зерна с колоса в большей степени определяется генотипом и не так сильно зависит от условий окружающей среды.

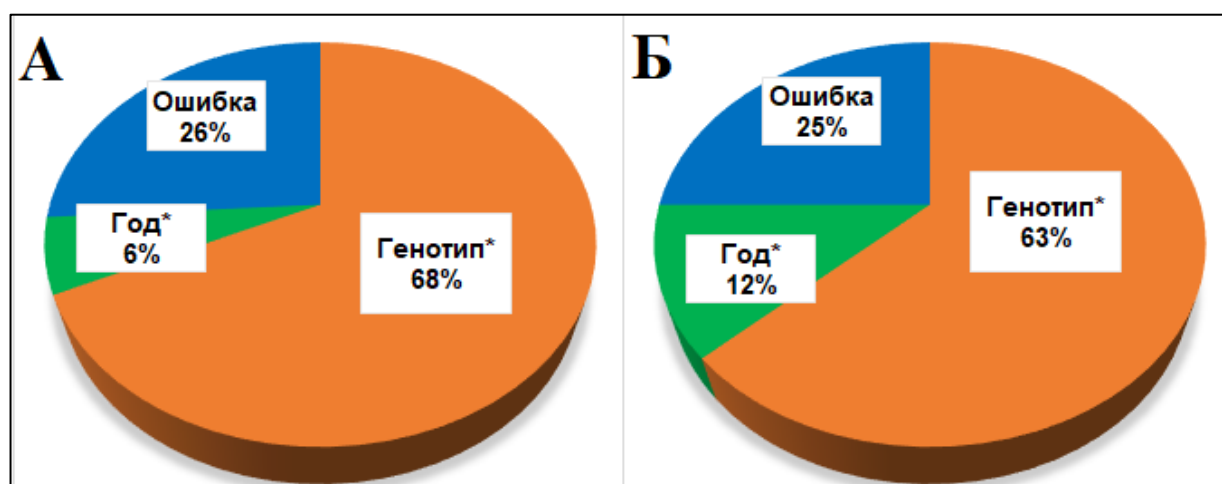


Рисунок 3.1.16 – Влияние факторов на массу зерна с колоса двурядного (А) и шестирядного (Б) образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

Масса зерна с главного колоса является одним из важных показателей продуктивности. В таблице 3.1.7 представлены образцы, характеризующиеся наиболее высокой массой зерна с

главного колоса. Некоторые шестирядные образцы характеризовались повышенной массой зерна с главного колоса наравне с пленчатыми, что делает их потенциальными источниками данного признака. Большая часть голозерного ячменя с высокой массой зерна с колоса представлена староместными и современными сортами из Европы (Германия, Австрия, Польша), Северной Америки (США, Канада) и России (Ленинградская обл., Архангельская обл., Псковская обл., Московская обл. и др), относящихся к разновидностям *var. coeleste* и *var. nudum*.

Таблица 3.1.7 – Источники голозерного ярового ячменя с высокой массой зерна с главного колоса (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Длина колоса, см	Число зерен в колосе, шт	Масса зерна с колоса, г
Шестирядные						
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	6,9±0,3	43,3±2,0	1,4±0,1
St. 22089	Белогорский	Россия, Ленинградская обл.	<i>pallidum, rikotense</i>	6,2±0,1	38,0±1,2	1,7±0,2
17948	Местный	Россия, Ленинградская обл.	<i>coeleste</i>	6,4±0,8	43,0±7,6	1,6±0,3**
17574	Tiroler nacktgerste	Австрия	<i>coeleste</i>	6,6±0,5	45,0±0,1*	1,6±0,1**
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	7,1±0,5*	45,0±2,1*	1,6±0,2**
3664	Nackt kleine	Германия	<i>coeleste</i>	7,5±0,5*	45,0±1,7*	1,6±0,1**
18118	Пайтовский голозерный	Россия, Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	7,4±0,6*	52,0±3,1*	1,6±0,1**
16623	24	Россия, Псковская обл.	<i>coeleste</i>	6,9±0,5	47,0±4,0*	1,7±0,1**
30231	OUM5 lzd=uz	США	<i>coeleste</i>	7,6±0,8*	49,0±3,3*	1,7±0,1**
4736	Неведомый	Россия, Кировская обл.	<i>coeleste</i>	6,2±0,5	38,0±5,1	1,7±0,1**
31522	H.C. Hankeye	Канада	<i>coeleste</i>	6,3±0,6	46,0±5,2*	1,8±0,3*
Двурядные						
St. 30314	Суздалец	Россия, Московская обл.	<i>nutans</i>	7,9±0,4	21,1±1,0	1,0±0,1
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	8,7±0,3	16,1±1,1	0,9±0,1
21694	Голозерный 1	Россия, Свердловская обл.	<i>nudum</i>	8,0±0,3	22,4±0,5*	1,1±0,1*
26742	Beerhadaka	Япония	<i>nudum</i>	10,2±0,4*	24±0,8*	1,2±0,1*
			HCP _{0,5}	0,2	1,1	0,03

* – образцы, которые превосходили пленчатый стандарт.

** – образцы, которые превосходили голозерный стандарт.

Выявлено достоверное различие по массе зерна с колоса у двурядного голозерного ячменя для разных групп спелости ($p < 0,05$) – рисунок 3.1.17. Наименьшая масса наблюдалась у ультраскороспелых образцов.

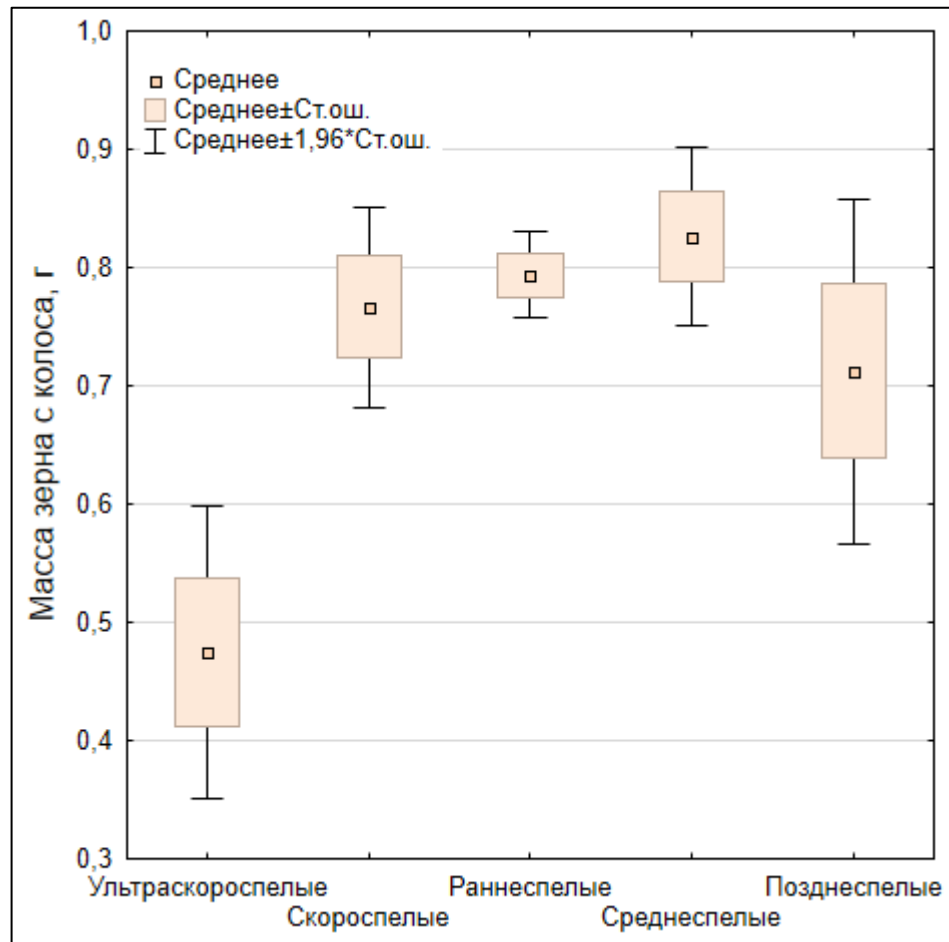


Рисунок 3.1.17 – Изменчивость массы зерна в колосе в зависимости от группы спелости образцов двурядного голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

За три года изучения выявлена положительная корреляция между массой зерна с колоса (рисунок 3.1.18) и длиной колоса ($r = 0,68$), числом колосков с колоса ($r = 0,48$), числом зерен с колоса ($r = 0,66$), массой 1000 зерен ($r = 0,52$) и урожайностью ($r = 0,60$) для двурядного голозерного ячменя, отрицательная корреляция – между массой зерна с колоса и устойчивостью к полеганию ($r = -0,30$). Для шестирядного голозерного ячменя определены положительные связи между массой зерна с главного колоса и высотой растений ($r = 0,50$), длиной колоса ($r = 0,65$), числом колосков с главного колоса ($r = 0,67$), числом зерен с главного колоса ($r = 0,90$), массой 1000 зерен ($r = 0,29$) и урожайностью ($r = 0,75$), отрицательная корреляция – между массой зерна с колоса и устойчивостью к полеганию ($r = -0,31$). Это подтверждает, что продуктивность колоса является комплексным признаком и находится в прямой зависимости от числа зерен в колосе и их крупности.

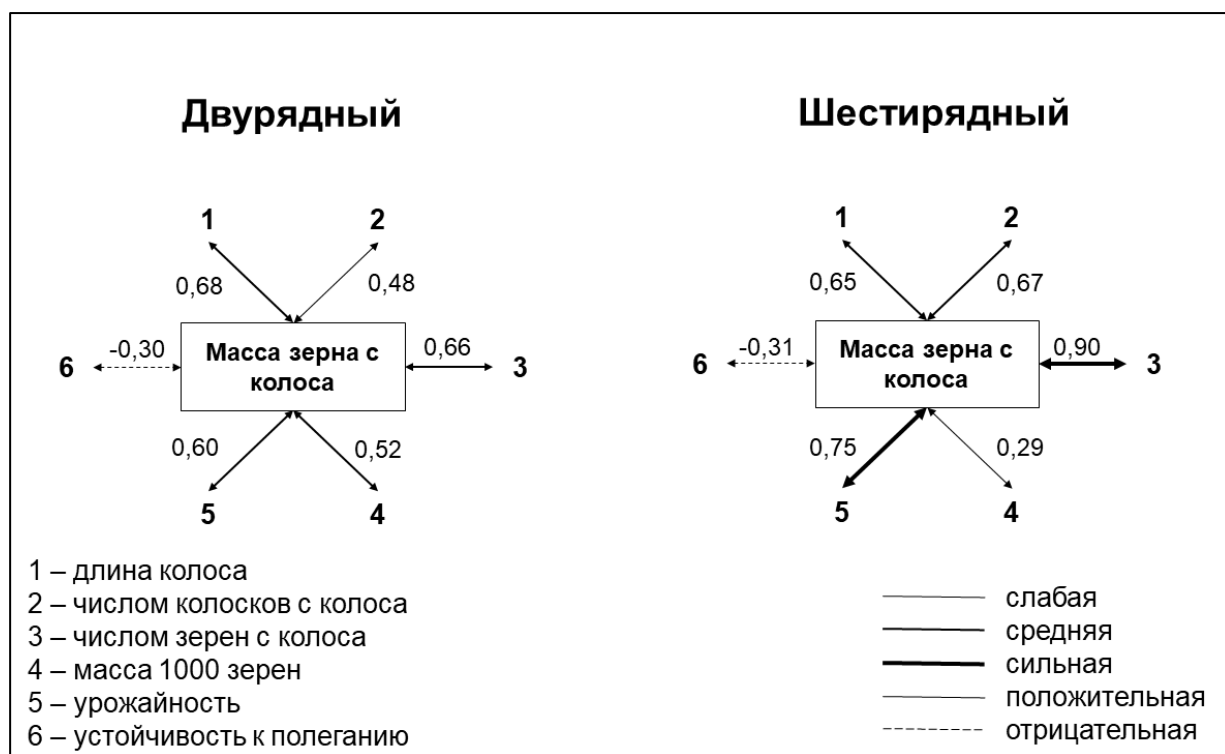


Рисунок 3.1.18 – Корреляции массы зерна с колоса с другими хозяйственно ценными признаками у двурядного и шестирядного голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

3.1.3.4. Масса 1000 зерен

Крупность зерна, или масса 1000 зерен, является одним из важнейших составляющих элементов структуры урожая, на который оказывает влияние много признаков. Стабильность массы 1000 зерен у ячменя отражает устойчивость растений к различным погодным условиям.

Масса 1000 зерен у двурядного голозерного ячменя в среднем составила 47,2 г (CV = 17,8%), для двурядного пленчатого – 48,0 г (CV = 11,4%) (Приложение 2). У шестирядного голозерного ячменя в наборе масса 1000 зерен в среднем была 37,5 г. (CV = 15,3%), у шестирядного пленчатого – 43,7 г. (CV = 10,9%). Отмечено сильное варьирование массы 1000 зерен в разные года изучения: самым благоприятным оказался 2022 г., где сочетание погодных условий способствовало наливу крупного и выполненного зерна; 2021 г. был самым неблагоприятным, зерно было мелкое и щуплое, что отразилось на массе 1000 зерен как для пленчатого, так и для голозерного ячменя.

Масса 1000 зерен у двурядного голозерного в 2021 г. варьировала от 25,3 до 55,6 г (CV = 16,4%), в 2022 г. – от 32,6 до 63,2 г (CV = 14,2%), в 2023 г. – от 32,4 до 65,9 г (CV = 18,0%). У шестирядного голозерного ячменя масса 1000 зерен изменялась в 2021 г. от 22,1 до 46,2 г (CV = 13,8%), в 2022 г. – от 28,9 до 52,2 г (CV = 12,2%), в 2023 г. – от 20,4 до 49,4 г (CV = 14,8%).

Дисперсионный анализ ($p < 0,05$) показал, что генотип, условия года, происхождение, пленчатость/голозерность и рядность колоса (рисунок 3.1.19) значимо повлияли на массу 1000

зерен. В среднем пленчатые образцы характеризовались высокой массой 1000 зерен по сравнению с голозерными. Внутри группы голозерных у двурядных образцов масса 1000 зерен больше по сравнению с шестирядными образцами.

Данные по выделившимся лучшим крупнозерным образцам (масса 1000 зерен более 55 г) приведены в таблице 3.1.8. Шестирядные образцы, превосходя двурядные по массе зерен с главного колоса, достоверно уступают им по массе 1000 зерен ($p < 0,05$). Большая часть крупнозерных образцов представлена местными сортами из Азии (Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Монголия, Кыргызстана, Индия), Передней Азии (Грузия, Иран) и России (Северная Осетия, Ставропольский край, Тульская обл.). Среди двурядных крупнозерные образцы представлены разновидностью *nudum*, среди шестирядных – *var. himalayense* и *var. coeleste*. Отмечено превышение по массе 1000 зерен многих голозерных образцов над стандартами, как пленчатыми, так и голозерными. Самая большая масса 1000 зерен отмечена в 2023 г. у местных сортов двурядного голозерного ячменя (более 65 г): к-4539 (Тульская обл., *var. nudum*), к-3115 (Таджикистан, *var. nudum*), к-16547 (Северная Осетия, *var. nudum*), к-16827 (Беларусь, *var. nudum*), к-15088 (Северная Осетия, *var. nudum*). Для шестирядного голозерного ячменя самая большая масса 1000 зерен (более 50 г.) наблюдалась в 2022 г. у местных сортов: к-30664 (Перу, *var. trifurcatum*), к-26277 (Боливия, *var. himalayense*), к-30624 (Перу, *var. coeleste*).

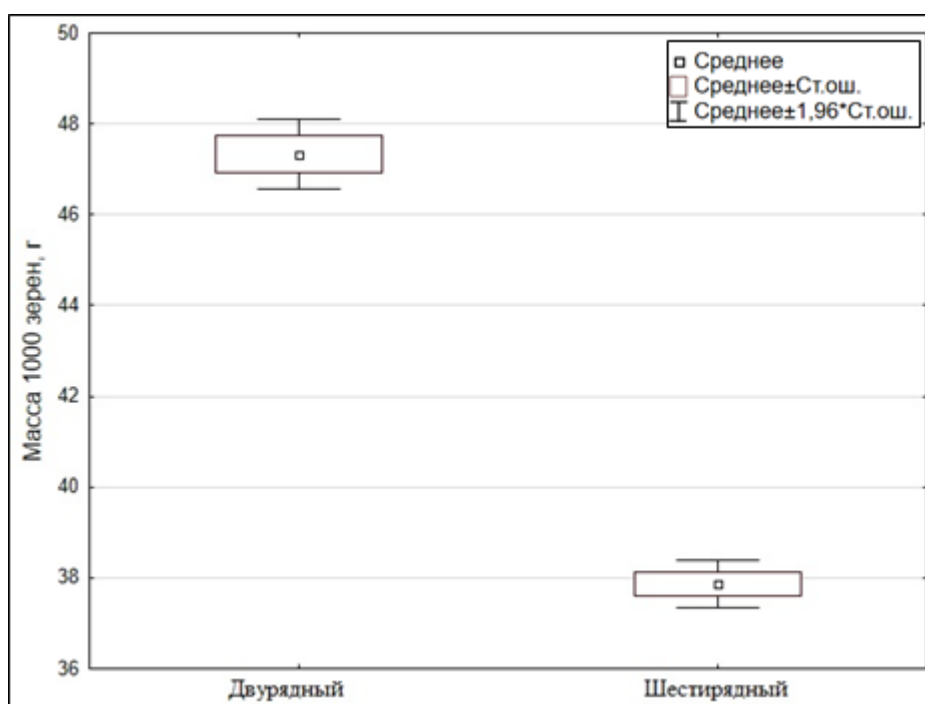


Рисунок 3.1.19 – Изменчивость массы 1000 зерен в зависимости от рядности колоса образцов ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Таблица 3.1.8 – Источники крупнозерности голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ²
Шестирядные					
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	37,1±2,3	235,3±34,8
10819		Афганистан	<i>himalayense</i>	43,5±2,6*	220,3±44,2
23389	Sayambena	Эквадор	<i>coeleste</i>	43,7±2*	291,7±25,5*
10806		Афганистан	<i>himalayense</i>	44±1,8*	206,7±50,6
3330	Местный	Азия	<i>violaceum</i>	44±2,8*	245,3±23,7*
31238	Местный	Афганистан	<i>himalayense</i>	44,3±2,2*	168,7±83,3
18475	Джау-кабутак	Таджикистан	<i>himalayense</i>	44,4±3,7*	186,3±34,5
30380	C.I. 10971 Lan	Перу	<i>coeleste</i>	45,5±1,9*	195,7±42,8
Двурядные					
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	50,7±3,4	245,0±49,5
5411	Белый голозерный	Болгария	<i>nudum</i>	55,1±3,2*	213,0±59,3
6194	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	55,2±2,3*	222,7±65,4
8952		Турция	<i>nudum</i>	55,2±3,1*	206,0±56,9
6497	Местный	Афганистан	<i>nudum</i>	55,2±3,5*	239,0±41,5
10573		Индия	<i>nudum</i>	55,3±3*	278,7±32,7*
17372		Польша	<i>nudum</i>	55,5±3,1*	144,7±62,3
16547		Россия, Северная Осетия	<i>nudum</i>	55,8±5,6*	230,0±56,5
9262	Местный	Узбекистан	<i>nudum</i>	55,9±5,3*	237,3±61,7
29415	Алаг-Эрд Эне	Монголия	<i>nudum</i>	56,1±3,2*	254,0±25,0
16738		Украина	<i>nudum</i>	56,2±2*	204,3±51,4
16535		Россия, Ставропольский край	<i>nudum</i>	56,4±3,5*	375,3±93,5*
4526	Местный	Россия, Ивановская обл.	<i>nudum</i>	56,4±4,2*	297,7±79,2*
6246	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	56,8±2,6*	215,0±29,4
16827		Беларусь	<i>nudum</i>	57,1±5,6*	208,0±39,1
19109	Местный	Индия	<i>nudum</i>	57,6±2,3*	304,7±80,5*
19412	CN 294	Индия	<i>nudum</i>	58±3,2*	282,0±20,9*
3115	Местный	Таджикистан	<i>nudum</i>	58,1±4,6*	218,3±48,8
3082	Местный	Иран	<i>nudum</i>	58,1±3,5*	249,0±53,5
15088	Местный	Россия, Северная Осетия	<i>nudum</i>	58,2±4,3*	215,7±59,8
514	Местный	Украина	<i>nudum</i>	58,5±3,8*	264,0±21*
12458		Кыргызстан	<i>nudum</i>	58,6±2,4*	189,0±30,6
6154	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	58,8±2,1*	185,0±23,7
4539	Местный	Россия, Тульская обл.	<i>nudum</i>	59,0±3,3*	252,7±53,4
			HCP _{0,5}	0,8	10,8

* – образцы, которые превзошли стандарт.

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние генотипа и условий года на массу 1000 зерен для двурядного (рисунок 3.1.20А) и шестирядного (рисунок 3.1.20Б) голозерного ячменя ($p < 0,05$), для двурядного (рисунок 3.1.20В) и шестирядного (рисунок 3.1.20Г) пленчатого ячменя. Наибольший вклад в признак у голозерного ячменя внес фактор «генотип»: 69% для двурядного и 53% для шестирядного голозерного ячменя. Доля влияние фактора «год» оказалась меньше и составила 18% для двурядного и 21% для шестирядного, ошибка составила 13% и 26% соответственно. Разный вклад генотипа и условий года подтверждает, что масса 1000 зерен в большей степени определяется генотипом и не так сильно зависит от условий окружающей среды. У пленчатого же ячменя фактор «год» вносит больший вклад в признак, что предположительно связано с большей однородностью этих образцов в изучаемой выборке.

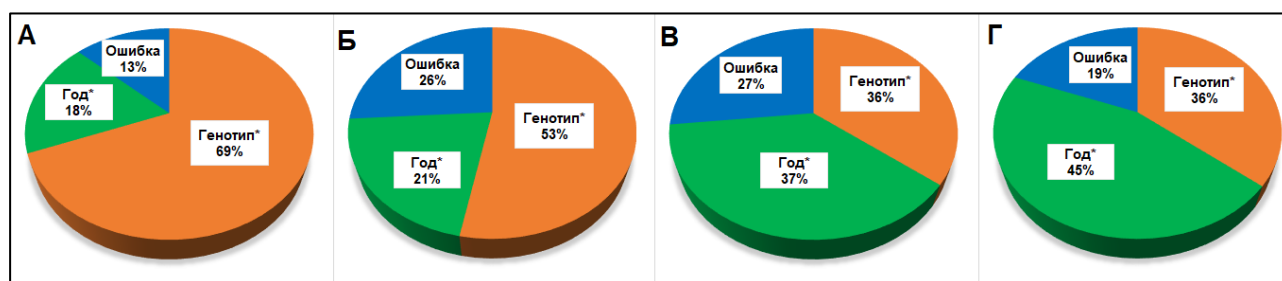


Рисунок 3.1.20 – Влияние факторов на массу 1000 зерен двурядного и шестирядного голозерного (А, Б) и пленчатого (В, Г) ярового (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

Для двурядного голозерного ячменя за три года изучения выявлена положительная корреляция между массой 1000 зерен и массой зерна с главного колоса ($r = 0,52$), отрицательная корреляция определена для массы 1000 зерен с устойчивостью к полеганию ($r = -0,50$), продолжительностью периода всходы-колошение ($r = -0,34$), продолжительностью периода колошение-созревание ($r = -0,28$), продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,37$), числом колосков в колосе ($r = -0,39$). Для шестирядного голозерного ячменя положительные корреляции отмечены для массы 1000 зерен и высоты растений ($r = 0,36$), длины колоса ($r = 0,36$), и массы зерна с главного колоса ($r = 0,29$), отрицательная корреляция выявлена между массой 1000 зерен и устойчивостью к полеганию ($r = -0,40$).

Выделенные образцы крупнозерного голозерного ячменя можно использовать в селекции. Сорта с крупным зерном обеспечат высокий выход крупы и наилучшее качество получаемой продукции.

3.1.3.5. Урожайность

Урожайность – наиболее важное свойство сорта, является целью всего сельскохозяйственного производства. Урожайный потенциал конкретного образца имеет наследственный максимум и зависит от конкретных почвенно-климатических условий, где он может

полностью реализоваться. Зерновая продуктивность растения относится к количественным признакам и отражает конечный результат реализации генотипа. Урожайность конкретного образца используют как основной критерий для отбора наиболее ценных источников при создании нового исходного материала и при гибридизации. В Северо-Западном регионе Российской Федерации главное направление в селекции, от которого будет зависеть перспектива возделывания ячменя, связано, прежде всего, с повышением общего потенциала продуктивности в сочетании с укороченной продолжительностью вегетационного периода.

Средняя урожайность голозерных двурядных образцов составила 219 г/м² (CV = 31,7%), шестирядных – 199 г/м² (CV = 42,5%) (Приложение 2). Средняя урожайность пленчатых двурядных образцов была 393 г/м² (CV = 22,8%), шестирядных – 297 г/м² (CV = 47,2%).

Урожайность голозерного и пленчатого ячменя сильно варьировала по годам изучения. Так, средняя урожайность двурядных голозерных образцов в 2021 г. составила 143 г/м² (CV = 47,4%), в 2022 г. – 271 г/м² (CV = 34,5%), в 2023 г. – 243 г/м² (CV = 49,2%); у шестирядных голозерных образцов средняя урожайность в 2021 г. составила 137 г/м² (CV = 58,3%), в 2022 г. – 238 г/м² (CV = 38,1%), в 2023 г. – 222 г/м² (CV = 64,8%). Средняя урожайность у пленчатых образцов в 2021 г. составила 237 г/м² (CV = 52,1%), в 2022 г. – 396 г/м² (CV = 27,9%), в 2023 г. – 453 г/м² (CV = 34,7%).

Дисперсионный анализ ($p < 0,05$) показал значимое влияние на урожайность генотипа, условий года, происхождения, пленчатость/голозерность, рядности колоса. Пленчатые образцы значительно превышали голозерные по урожайности за все три года изучения (рисунок 3.1.21). Различие пленчатых и голозерных образцов можно объяснить не только наличием пленчатости, но и тем, что в группу голозерных образцов входило большое число местных и староместных сортов, а группа пленчатых была представлена современными сортами. Голозерный двурядный ячмень в изучаемой выборке в среднем превышал по урожайности шестирядный (рисунок 3.1.22).

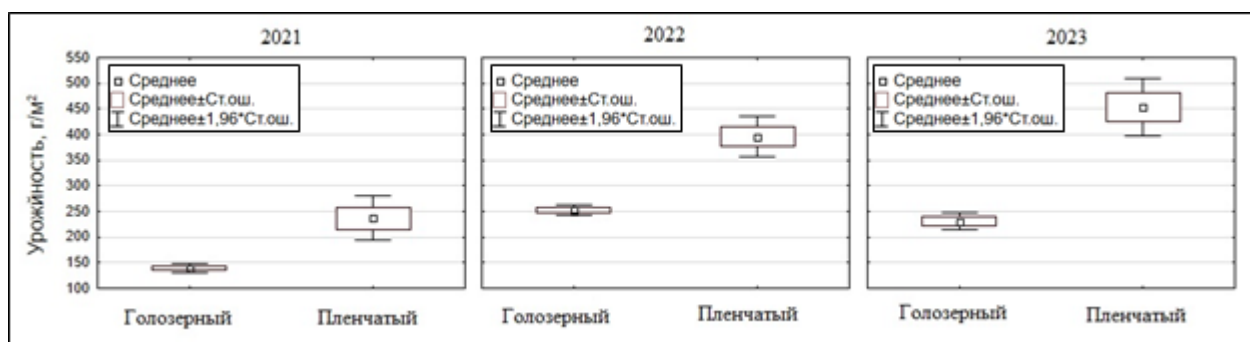


Рисунок 3.1.21 – Изменчивость урожайности в зависимости от погодных условий образцов пленчатого и голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

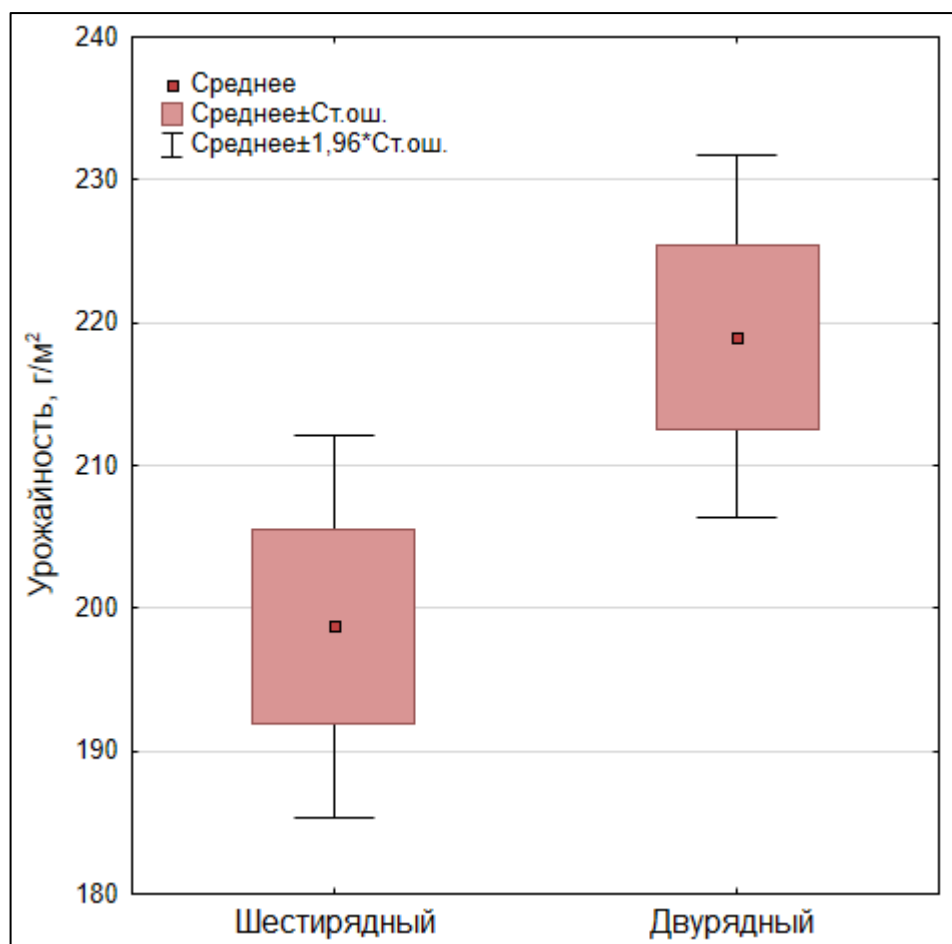


Рисунок 3.1.22 – Изменчивость урожайности в зависимости от рядности колоса образцов голозерного ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние генотипа и условий года на урожайность как двурядного (рисунок 3.1.23А) и шестирядного (рисунок 3.1.23Б) голозерного ячменя ($p < 0,05$), так и двурядного (рисунок 3.1.23В) и шестирядного (рисунок 3.1.23Г) пленчатого ячменя. Наибольший вклад в признак у голозерного ячменя внес фактор «генотип»: 39% для двурядного и 52% для шестирядного голозерного ячменя. Доля влияние фактора «год» оказалась меньше и составила 25% для двурядного и 15% – для шестирядного, ошибка составила 36% и 33% соответственно. У пленчатого же ячменя фактор «год» вносит больший вклад в признак у двурядного ячменя, а у шестирядного – фактор «генотип».

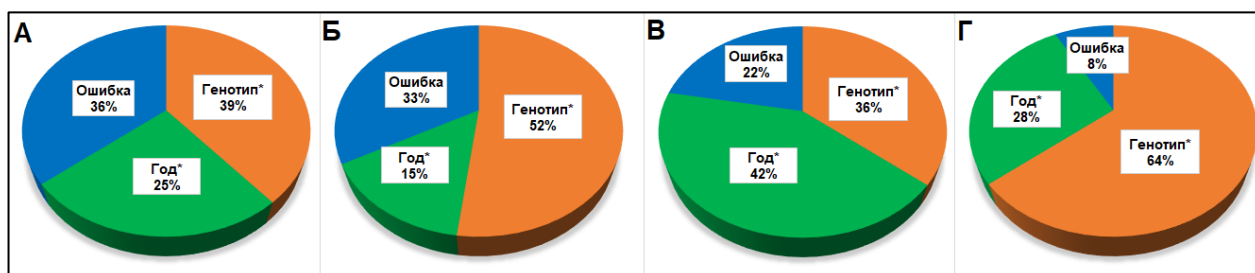


Рисунок 3.1.23 – Влияние факторов на урожайность образцов двурядного (А) и шестирядного (Б) голозерного и двурядного (В) и шестирядного (Г) пленчатого ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

За три года изучения выделены образцы голозерного ячменя, урожайность которых была на уровне пленчатых стандартов или значительно превышала их (таблица 3.1.9). Наиболее урожайны шестирядные голозерные образцы преимущественно из европейской части России (Архангельская обл., Ленинградская обл., Кировская обл. и Псковская обл.), стран Азии (Афганистан) и Европы (Германия, Франция), среди них отмечен большой процент местных и староместных сортов. Среди двурядных образцов наиболее урожайными оказались преимущественно староместные и современные сорта из России (Ленинградская обл., Свердловская обл., Омская обл., Ставропольский край) и Европы (Германия, Украина, Франция). Для выделившихся образцов рассчитан коэффициент адаптивности. Образцы, представленные в таблице 3.1.9, показали себя высокоадаптивными для разных погодных условий в Северо-Западном регионе Российской Федерации.

Урожайность некоторых выделенных образцов не уступает пленчатым районированным сортам: среди шестирядных – к-16623 24 (Псковская обл., var. *coeleste*), к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл., var. *coeleste*), к-4736 Неведомый (Кировская обл., var. *coeleste*), среди двурядных – к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл., var. *nudum*), к-16535 (Ставропольский край, var. *nudum*), что позволяет выделить их как источники продуктивности для Северо-Западного региона (Лукина и др., 2024а).

Как показано ранее, урожайность голозерного ячменя сильно варьировала по годам изучения. В 2021 г. наиболее урожайными оказались образцы к-17948 Местный 372 г/м² (Ленинградская обл., var. *coeleste*), к-6099 Местный 367 г/м² (Афганистан, var. *coeleste*), к-16623 24 358 г/м² (Псковская обл., var. *coeleste*), к-31049 Bear 290 г/м² (США, var. *nudum*). Данные высокоурожайные образцы более устойчивы к засушливым неблагоприятным условиям, которые сложились в 2021 г. В благоприятный по погодным условиям 2022 г. урожайность самых продуктивных образцов была на порядок выше, чем в предыдущий год: к-31187 Омский голозерный 2 606 г/м² (Омская обл., var. *coeleste*), к-31187 Омский голозерный 1 575 г/м² (Омская обл., var. *nudum*), к-26742 Beerhadaka 494 г/м² (Япония, var. *nudum*), к-31443 Улей 487 г/м² (Кемеровская обл., var. *nudum*), к-31141 Майский 486 г/м² (Омская обл., var. *nudum*), к-31522 Н.С. Hankeye 481 г/м² (Канада, var. *coeleste*), к-3664 Nackt kleine 478 г/м² (Германия, var. *coeleste*). Высокую урожайность сформировали как шестирядные, так и двурядные сорта. В 2023 г. отмечена самая высокая урожайность у шестирядных голозерных образцов: к-18118 Пайтовский голозерный 748 г/м² (Архангельская обл., var. *coeleste*), к-4306 Местный 716 г/м² (Архангельская обл., var. *coeleste*), к-4736 Неведомый 704 г/м² (Кировская обл., var. *coeleste*), к-16623 24 674 г/м² (Псковская обл., var. *coeleste*), к-9537 Местный сд-2 670 г/м² (Архангельская обл., var. *coeleste*), к-17948 Местный 648 г/м² (Ленинградская обл., var. *coeleste*), к-3664 Nackt kleine 636 г/м² (Германия, var. *coeleste*).

Таблица 3.1.9 – Источники голозерного ярового ячменя с высокой урожайностью и адаптивностью (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Продолжительность вегетационного периода, дни	Высота растений, см	Масса зерна с главного колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ² Размах варьирования	Адаптивность, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Двурядный								
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	77,7±0,3	83,1±5,8	0,9±0,1	50,7±3,4	245±50 156-327	1,1±0,1
St. 30314	Суздалец	Россия, Московская обл.	80,7±0,3	65,0±7,2	1,0±0,1	47,7±2,8	322±89 149-443	1,4±0,2
31141	Майский	Россия, Омская обл.	69,0±3,2	72,6±8,1	0,9±0,1	42,8±2,9	323±111* 110-486	1,3±0,3
26947	CF-115	Франция	81,0±2,6	77,2±11,9	1,0±0,2	42,7±4,4	329±90* 150-435	1,4±0,2
30919	Омский голозерный 1	Россия, Омская обл.	69,7±3,2	68,2±7,7	0,9±0,1	42,7±1,8	339±137** 102-575	1,4±0,4
31049	Bear	США	69,3±5,2	71,9±7,3	0,9±0,1	40,5±2,6	340±25** 290-371	1,6±0,2
16448	Колхозный 7	Россия, Ленинградская обл.	63,7±0,9	70,8±5,2	0,9±0,1	51,3±3,7	341±66** 231-458	1,6±0,1
20928	Nackta	Германия	73,7±2,6	66,2±3,9	0,8±0,1	37,4±1,7	345±121** 104-467	1,4±0,4
31520	Казацкий	Украина	74,7±5,4	66,2±1,5	0,9±0,1	45,1±3,6	346±46** 270-430	1,6±0,2
26742	Beerhadaka	Япония	73,0±0,6	105,9±13,2	1,2±0,1	49,8±4,9	365±113** 139-494	1,5±0,3
16535		Россия, Ставропольский край	65,7±1,9	88,2±3,7	1,0±0,1	56,4±3,5	375±94** 238-554	1,7±0,3
21694	Голозерный 1	Россия, Свердловская обл.	69,0±3,0	84,3±2,1	1,1±0,1	45,6±2,6	377±107** 217-580	1,7±0,3

Продолжение Таблица 3.1.9

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Шестирядный								
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	73±1,7	70,8±4,8	1,4±0,1	37,1±2,3	236±35 169-287	1±0,1
St. 22089	Белогорский	Россия, Ленинградская обл.	71,0±3,0	73,1±4,2	1,7±0,2	43,6±3,1	406±107 270-618	1,8±0,3
3519	Orge nue petite	Франция	66,3±2,6	80,2±3,2	1,4±0,1	36,2±2,1	337±56* 226-397	1,5±0
31187	Омский голозерный 2	Россия, Омская обл.	68,7±3,7	85,6±10,7	1,5±0,2	37,2±2,8	338±136* 165-606	1,5±0,4
31522	H.C. Hankeye	Канада	71,3±1,9	82,3±9,9	1,8±0,3	42,3±3,7	348±67* 270-481	1,6±0,2
6099	Местный	Афганистан	77,7±2,3	77,0±10,0	1,3±0,1	41,4±2,7	370±35* 312-432	1,8±0,4
9537	Местный сд-2	Россия, Архангельская обл.	66,7±2,9	84,0±9,2	1,5±0,0	34,6±2,2	420±128** 251-670	1,9±0,4
4306	Местный	Россия, Архангельская обл.	66,7±2,9	81,4±8,1	1,5±0,2	36,9±1,7	437±147** 220-716	1,9±0,5
3664	Nackt kleine	Германия	65,7±1,9	86,4±8,4	1,6±0,2	37,2±4,1	450±117** 235-636	2±0,3
17948	Местный	Россия, Ленинградская обл.	65,7±3,3	83,8±4,3	1,5±0,3	36,3±1,9	454±98** 341-648	2,1±0,4
4736	Неведомый	Россия, Кировская обл.	66,0±3,2	83,7±9,1	1,7±0,1	38,4±1,5	471±124** 282-704	2,1±0,4
18118	Пайтовский голозерный	Россия, Архангельская обл.	66,7±3,3	87,6±7,2	1,6±0,0	35,8±2,0	482±139** 281-748	2,1±0,4
16623	24	Россия, Псковская обл.	65,7±2,0	82,6±4,7	1,7±0,1	38,2±2,6	483±97** 358-674	2,2±0,3
		НСР _{0,5}	0,6	1,2	0,03	0,8	10,8	

* – образцы, которые превосходили голозерный стандарт; ** – образцы, которые превосходили пленчатый стандарт; в столбце с продолжительностью вегетационного периода жирным шрифтом выделены скороспелые образцы; в столбце с высотой растений – с укороченной соломиной; в столбце с массой зерна с колоса – образцы, которые превосходили пленчатый стандарт; в столбце с массой 1000 зерен – образцы, которые превосходили стандарт.

Корреляционный анализ выявил положительную корреляцию между урожайностью для двурядного и шестирядного голозерного ячменя и высотой растений ($r = 0,26$ и $r = 0,60$), длиной колоса ($r = 0,46$ и $r = 0,50$), числом колосков ($r = 0,51$ и $r = 0,50$), числом зерен ($r = 0,60$ и $r = 0,73$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,59$ и $r = 0,76$) (рисунок 3.1.24). Это показывает, что урожайность как двурядного, так и шестирядного голозерного ячменя находится в тесной взаимосвязи со всеми показателями продуктивности колоса и необходимо обращать особое внимание на данные параметры при подборе исходного материала (Приложение 3, Приложение 4).

Для двурядного и шестирядного пленчатого ячменя выявлена связь между урожайностью и продолжительностью периода «всходы-колошение» ($r = -0,65$; $r = -0,50$), продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,52$; $r = -0,53$), числом зерен в колосе ($r = 0,41$; $r = -0,58$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,45$; $r = -0,60$).

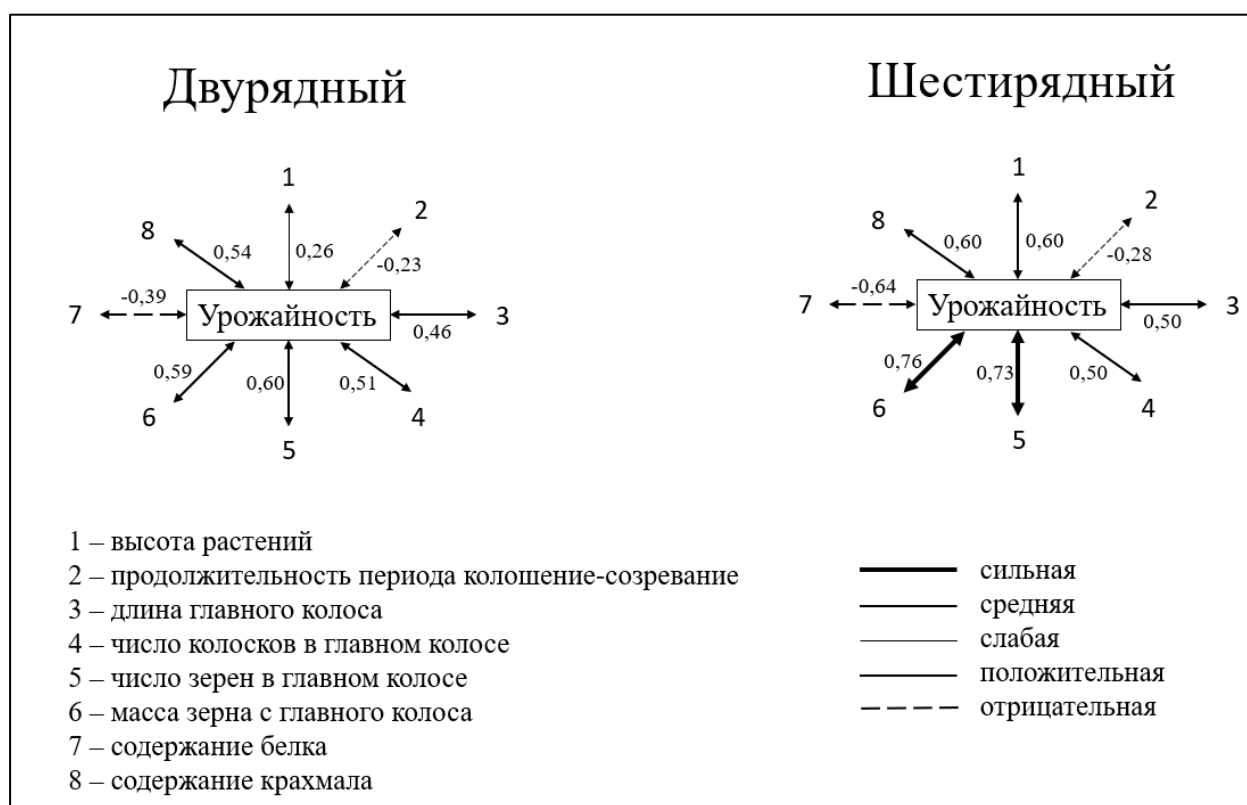


Рисунок 3.1.24 – Корреляция урожайности с другими хозяйственно ценными признаками у ярового голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Кроме того, выявлена отрицательная корреляция урожайности для двурядного и шестирядного голозерного ячменя и продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = -0,23$ и $r = -0,28$). Рассматривая более подробно продолжительность вегетационного периода за три года изучения, отмечена корреляционная зависимость между группами спелости и урожайностью голозерного ячменя (рисунок 3.1.25). Урожайность имеет положительную корреляцию с продолжительностью периода «всходы-колошение» ($r = 0,63$) и отрицательную – «колошение-созревание» ($r = -0,71$) для группы ультраскороспелых образцов. Для скороспелой

группы образцов отмечены такие же корреляционные зависимости, но менее сильные ($r = 0,31$ и $r = -0,38$). У позднеспелых образцов выявлена корреляция урожайности с продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = -0,53$) и с продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,40$). Для раннеспелых и среднеспелых образцов такие зависимости не отмечены.

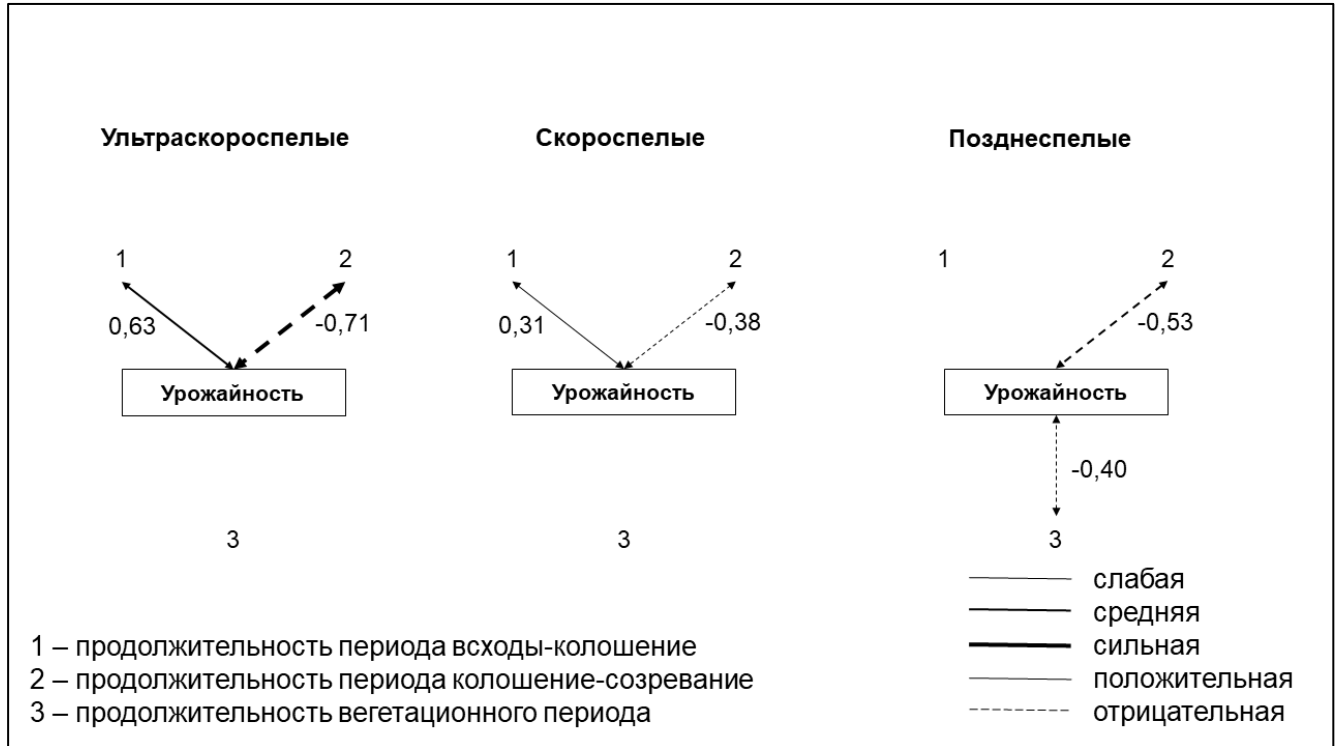


Рисунок 3.1.25 – Корреляции урожайности разных групп спелости с межфазными периодами и продолжительностью вегетационного периода у ярового голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Определены связи и для каждого года изучения. В 2021 г. урожайность двурядных и шестирядных образцов голозерного ячменя была связана со следующими признаками: высота растений ($r = 0,57$ и $r = 0,55$), продолжительность периода «всходы-колошение» ($r = -0,38$ и $r = -0,36$), периода «колошение-созревание» ($r = -0,24$ и $r = -0,19$), продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,46$ и $r = -0,37$), длина колоса ($r = 0,30$ и $r = 0,45$), число зерен в колосе ($r = 0,28$ и $r = 0,65$), масса зерна с колоса ($r = 0,45$ и $r = 0,75$), масса 1000 зерен ($r = 0,36$ и $r = 0,34$). В 2022 г. выявлены корреляции между урожайностью двурядных и шестирядных образцов и высотой растений ($r = 0,31$ и $r = 0,62$), длиной колоса ($r = 0,44$ и $r = 0,43$), числом зерен в колосе ($r = 0,57$ и $r = 0,64$), массой зерна с колоса ($r = 0,63$ и $r = 0,63$), но не выявлены зависимости между урожайностью и продолжительностью вегетационного периода и его отдельных фаз. В 2023 г. выявлена корреляция между урожайностью двурядного голозерного ячменя и продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = -0,27$), продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,21$), числом зерен в колосе ($r = 0,41$), массой зерна с колоса ($r = 0,40$).

В результате анализа корреляций показано, что урожайность голозерного ячменя тесно связана с разными признаками: высотой растений, длиной главного колоса, числом колосков и зерен в колосе, массой зерна с главного колоса, продолжительностью вегетационного периода. Среди источников урожайности голозерного ячменя выделены отдельные образцы по комплексу признаков.

- Высокоурожайные на уровне пленчатых стандартов:
 - скороспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: Местный к-17948 (Ленинградская обл.);
 - раннеспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-30919 Омский голозерный 1 (Омская обл.), Lawina к-31178 (Германия);
 - с укороченной соломиной, среднеспелые, и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-31520 Казацкий (Украина), к-20928 Nackta (Германия);
 - среднерослые, скороспелые, с высокой массой зерна с колоса: к-16623 24 (Псковская обл.), к-16535 (Ставропольский край), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-17948 Местный (Ленинградская обл.), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-4306 Местный, к-9537 Местный сд-2, к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-3519 Orque nue petite (Франция);
 - среднерослые, скороспелые, с высокой массой 1000 зерен: к-16535 (Ставропольский край);
- урожайные на уровне голозерных стандартов:
 - ультраскороспелые: к-9425 Местный (Республика Коми), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия), к-11073 N995 (Приморский край), к-28684 EP 79=L 92 (Эфиопия), к-16885 Гаринский (Свердловская обл.);
 - скороспелые: к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-25793 L94 (Эфиопия), к-3082 Местный (Иран), к-4539 Местный (Тульская обл.), к-20923 Arabische (Германия), к-19109 Местный (Индия), к-31178 Lawina (Германия), к-30284 Namoi (Австралия), к-514 Местный (Украина), к-10816 Местный (Афганистан), к-17574 Tiroler nacktgerste (Австрия), к-3800 Местный (Украина), к-11069 N166 (Приморский край), к-24817 H-3869 Gidole 2 (Эфиопия);
 - скороспелые, крупнозерные: к-4539 Местный (Тульская обл.), к-514 Местный (Украина), к-3082 Местный (Иран), к-19109 Местный (Индия), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-3800 Местный (Украина);
 - с длинным колосом и большим числом зерен в колосе: к-26742 Beerhadaka (Япония), к-31105 Tercel (Канада), к-26947 CF-115 (Франция), к-31049 Bear (США), к-31050 Clearwater (США), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-30231 OUM5 lzd=uz (США);

- скороспелые, устойчивые к полеганию с укороченной соломиной: к-20923 Arabische (Германия), к-26254 Abyssinian 2231 (Эфиопия), к-29730 Xima La 6 (Китай), к-25816 Select Bifarb (США), к-7000 Местный (Япония), к-28078 S-306 (Мексика), к-28868 Сложный гибрид (Мексика), к-31059 Tamalpais (США);
- засухоустойчивые: к-17948 Местный (Ленинградская обл.), к-6099 Местный (Афганистан), к-16623 24 (Псковская обл.), к-31049 Bear (США), к-31286 C-105 (Челябинская обл.), к-31075 IG 36937 (Непал), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.);

Факторный анализ

Факторный анализ (метод главных компонент) признаков проведен с использованием программы Statistica 10.0 с вращением факторов (Varimax raw). Для факторного анализа использовались все хозяйственно ценные признаки за три года изучения (11 признаков), а также рядность колоса и пленчатость/голозерность ячменя. Факторный анализ выявил 5 основных факторов, объясняющих 68,9% общей вариабельности всех признаков. Фактор 1 объясняет 24,9% общей дисперсии, Фактор 2 – 16,8%, Фактор 3 – 14,3%, Фактор 4 – 7,5%, Фактор 5 – 5,3%. Для всех факторов в системе их координат выделяются определенные группы признаков (рисунок 3.1.26).

Первый и наиболее значимый фактор связан с рядностью колоса и основными колосовыми характеристиками (число колосков и зерен в главном колосе, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен). В данном факторе выделяются две противоположные группы: показатели число колосков и число зерен в колосе, масса зерна с колоса положительно коррелируют с рядностью (0,60-0,95), а масса 1000 зерен – отрицательно (-0,60) (рисунок 3.1.26А). Такое распределение связано с особенностью шестирядного и двурядного ячменя, так как у шестирядного число колосков в колосе, число зерен в колосе и масса зерна с колоса больше, в то время как у двурядного преобладает показатель масса 1000 зерен.

Фактор 2 связан с урожайностью образцов ячменя и признаком пленчатости/голозерности ячменя. При этом в системе координат первого и второго факторов можно четко отделить все группирующие признаки (рисунок 3.1.26А).

Фактор 3 можно определить, как фактор развития, так как полностью положительно коррелирует с продолжительностью вегетационного периода и отдельных его фаз. Также в системе координат фактора 2 и фактора 3 видно, что с увеличением продолжительности вегетационного периода происходит увеличение урожайности (рисунок 3.1.26В).

Четвертый фактор – фактор роста, который положительно коррелирует именно с высотой растений (рисунок 3.1.26Г).

Пятый фактор выявляет зависимость устойчивости к полеганию от длины колоса и массы 1000 зерен, при этом длина колоса и масса 1000 зерен положительно связаны между собой (0,38-0,63), но отрицательно с устойчивостью к полеганию (-0,65). Также в системе координат 4 и 5 факторов заметна связь устойчивости к полеганию и высоты растений: увеличение высоты растений приводит к уменьшению устойчивости к полеганию, но при этом увеличению длины колоса и массы 1000 зерен (рисунок 3.1.26Г).

В системе координат данных факторов наибольший интерес представляют факторы 1, 2 и 3, так как они объясняют больший процент изменчивости признаков и актуальны для Северо-Западного региона (рисунок 3.1.27 и 3.1.28). На основании этого построены факторные нагрузки для 299 образцов ячменя в системе этих факторов. В системе координат Фактора 1 и Фактора 2 видно четкое распределение всех образцов на двурядные и шестирядные. В каждой из этих двух групп выделены наиболее ценные голозерные образцы по сравнению с пленчатыми. Образцы шестирядного голозерного ячменя к-18118, к-4736, к-3664, к-16623, к-17948 находятся на уровне пленчатого стандарта и по каким-то критериям даже превосходят его. Среди двурядных – к-31520, к-30919, к-21694, к-31178, к-26742 также находятся близко от пленчатого сорта-стандарта, но сильно уступают современным районированным пленчатым сортам. В системе координат Фактора 2 и Фактора 3 мы наблюдаем явную зависимость урожайности и продолжительности вегетационного периода. Данный рисунок (рисунок 3.1.28) показывает, что на территории северо-запада можно сочетать в сорте два признака – укороченный вегетационный период и высокую урожайность. На рисунке отмечены самые урожайные шестирядные и двурядные голозерные образцы. Наибольший интерес для селекции урожайных скороспелых сортов представляет двурядный образец к-31178.

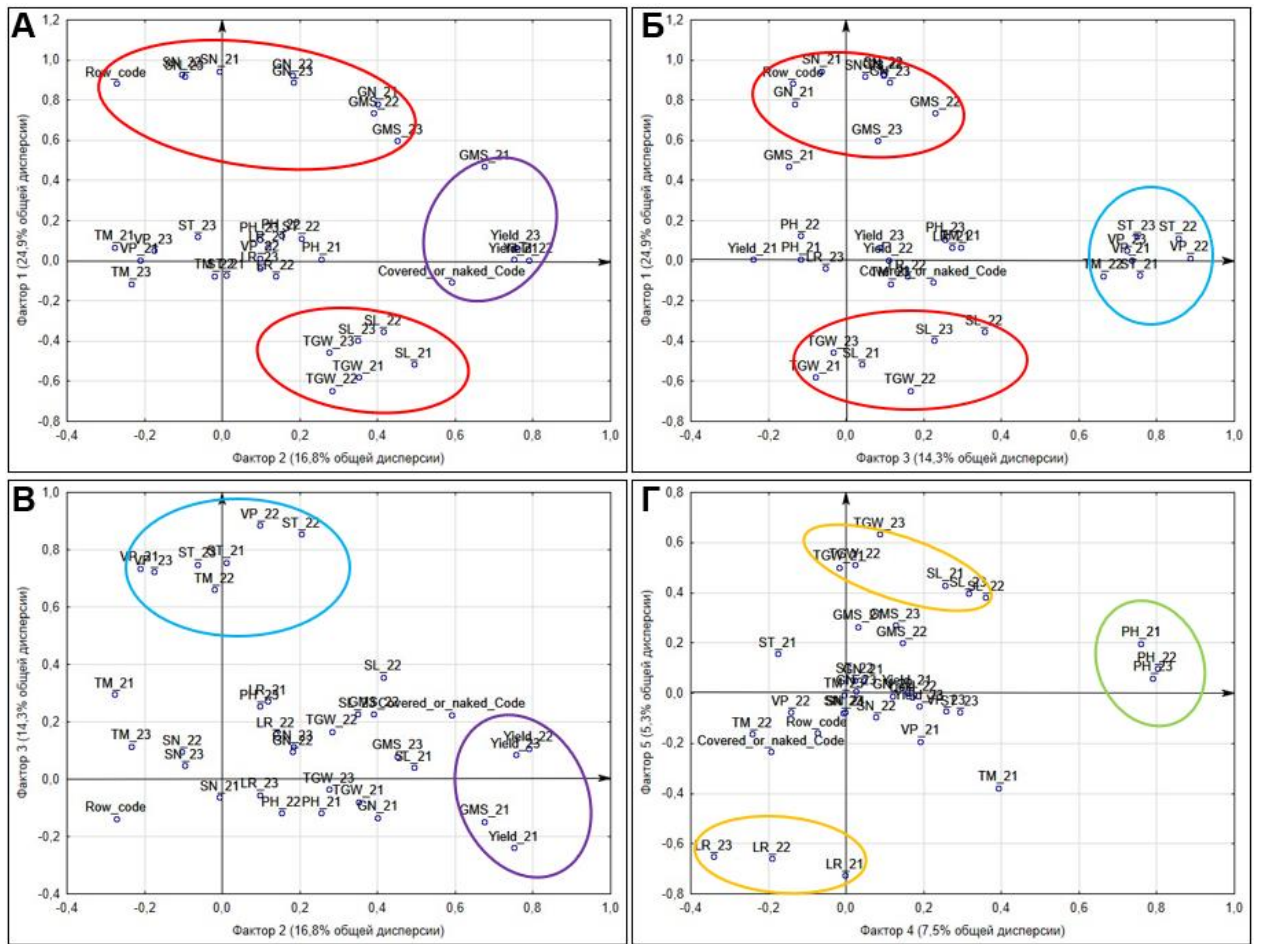


Рисунок 3.1.26 – Факторные нагрузки для 33 признаков в системе факторов 1 и 2 (А), 1 и 3 (Б), 2 и 3 (В), 4 и 5 (Г).

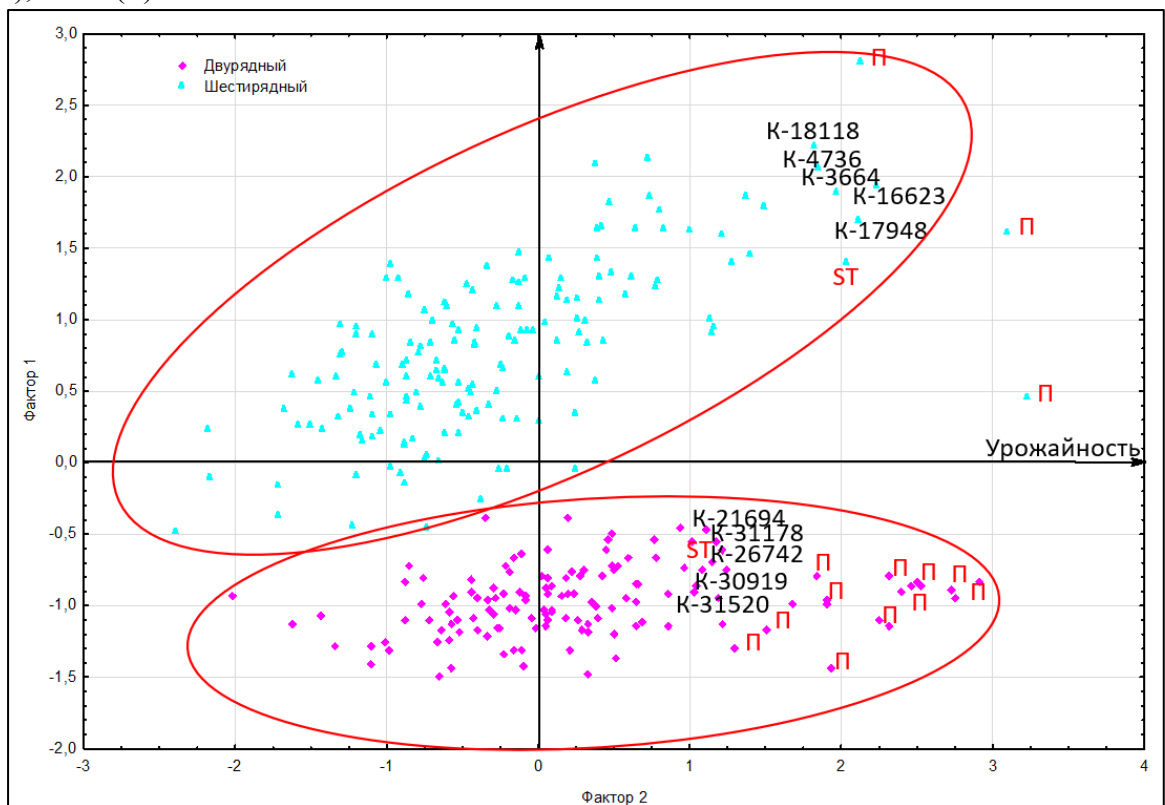


Рисунок 3.1.27 – Группировка 299 образцов ярового ячменя в пространстве 1-ого и 2-ого главных факторов по рядности колоса и урожайности.

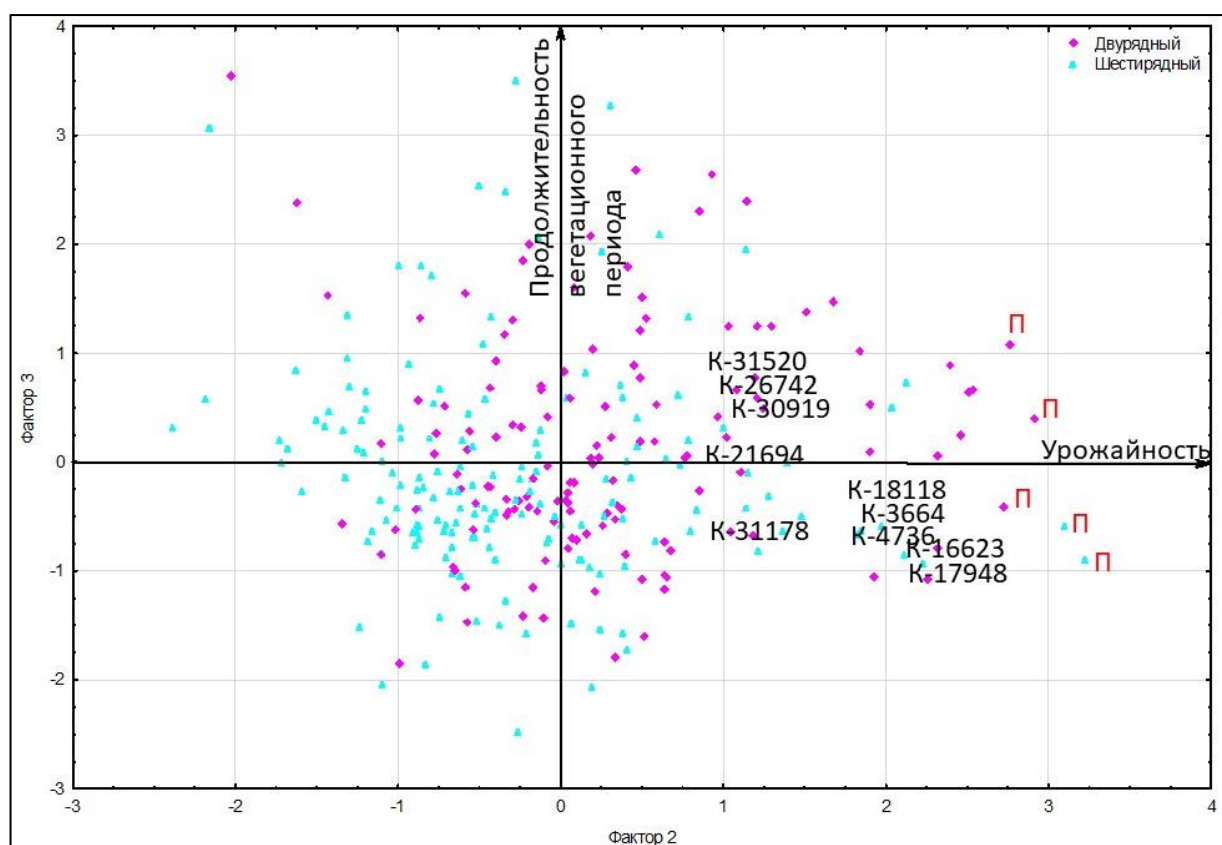


Рисунок 3.1.28 – Группировка 299 образцов ярового ячменя в пространстве 2-ого и 3-ого главных факторов по урожайности и продолжительности вегетационного периода.

3.2. Биохимический анализ зерновок ячменя

Зерно ячменя содержит белки, углеводы, различные группы витаминов, жиры, β -глюканы, минеральные вещества и разнообразные биологически активные соединения, в том числе и антоцианы. Все это позволяет рассматривать зерно ячменя как потенциально перспективный экономический продукт и возможный источник натуральных антиоксидантов.

3.2.1. Содержание белка и крахмала

Белок и крахмал в зерне ячменя являются одними из основных биохимических составляющих, которые определяют направление селекции. Содержание белка и крахмала в зерне может значительно изменяться в зависимости от места выращивания и погодных условий, однако в первую очередь определяется генотипом сорта. Совместно с отделом биохимии и молекулярной биологии ВИР изучено содержание белка и крахмала у образцов из экспериментальной выборки.

В среднем содержание белка в зерновках двурядного голозерного ячменя варьировало в 2021 г. от 14,3 до 24,6% (CV = 8,4%), в 2022 г. – от 9,6 до 22,8% (CV = 14,2%), в 2023 г. – от 10,8 до 22,1% (CV = 11,9%), у шестирядного голозерного ячменя это значение колебалось в 2021 г. от 13,1 до 23,6% (CV = 12,3%), в 2022 г. – от 11,5 до 21,8% (CV = 14,2%), в 2023 г. – от 12,2 до 23,2% (CV = 11,3%) (Приложение 2). У пленчатых образцов содержание белка варьировало в 2021 г. от 12,4 до 18,9% (CV = 9,9%), в 2022 г. – от 12,7 до 18,6% (CV = 10,7%), в 2023 г. – от 13,9 до 18,7%

(CV = 9,2%). Наибольшее содержание белка отмечено в 2021 г. как у голозерных, так и у пленчатых образцов набора, что, вероятно, связано с повышенной температурой и недостатком влаги в момент налива зерна.

Содержание крахмала у образцов двурядного голозерного ячменя составило в 2021 г. от 48,3 до 63,9% (CV = 6,2%), в 2022 г. – от 47,6 до 64,3% (CV = 6,6%), в 2023 г. – от 51,4 до 66,8% (CV = 5,6%), у шестирядного голозерного ячменя это значение колебалось в 2021 г. от 45,9 до 65,8% (CV = 11,0%), в 2022 г. – от 48,8 до 65,3% (CV = 5,9%), в 2023 г. – от 49,9 до 63,3% (CV = 4,4%). У пленчатых образцов содержание крахмала варьировало в 2021 г. от 45,7 до 65,3 % (CV = 8,6%), в 2022 г. – от 45,6 до 59,8% (CV = 5,8%), в 2023 г. – от 45,1 до 58,6% (CV = 5,2%). Также, как и содержание белка, наибольшее среднее содержание крахмала у изучаемых образцов отмечено в 2021 г.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил значимое ($p < 0,05$) влияние генотипа, среды (рисунок 3.2.1А), происхождения, пленчатости/голозерности (рисунок 3.2.1Б), рядности колоса на содержание белка. В среднем голозерный ячмень характеризовался повышенным содержанием белка по сравнению с пленчатым. Шестирядный ячмень в среднем характеризовался более высоким содержанием белка по сравнению с двурядным. На содержание крахмала в зерновках ячменя оказывали значимое влияние ($p < 0,05$) генотип, условия окружающей среды (рисунок 3.2.2А), происхождение и рядность колоса (рисунок 3.2.2Б). Значимые различия у пленчатых и голозерных образцов по содержанию крахмала не обнаружены.

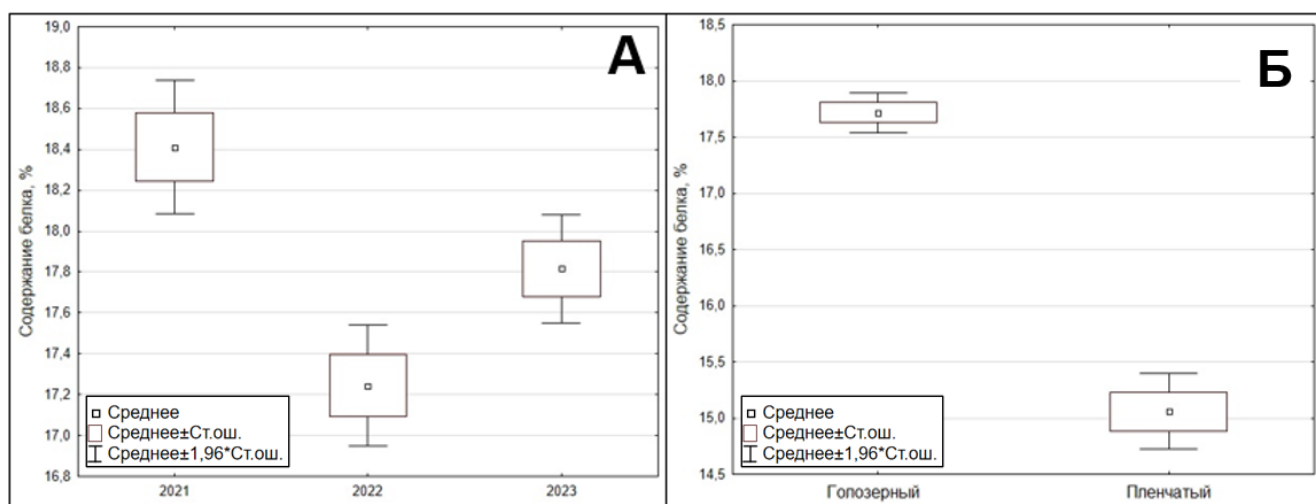


Рисунок 3.2.1 – Изменчивость содержания белка в зерновках голозерного ячменя в зависимости от года изучения (А) и от пленчатости/голозерности (Б) (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.) (Лукина и др., 2024а).

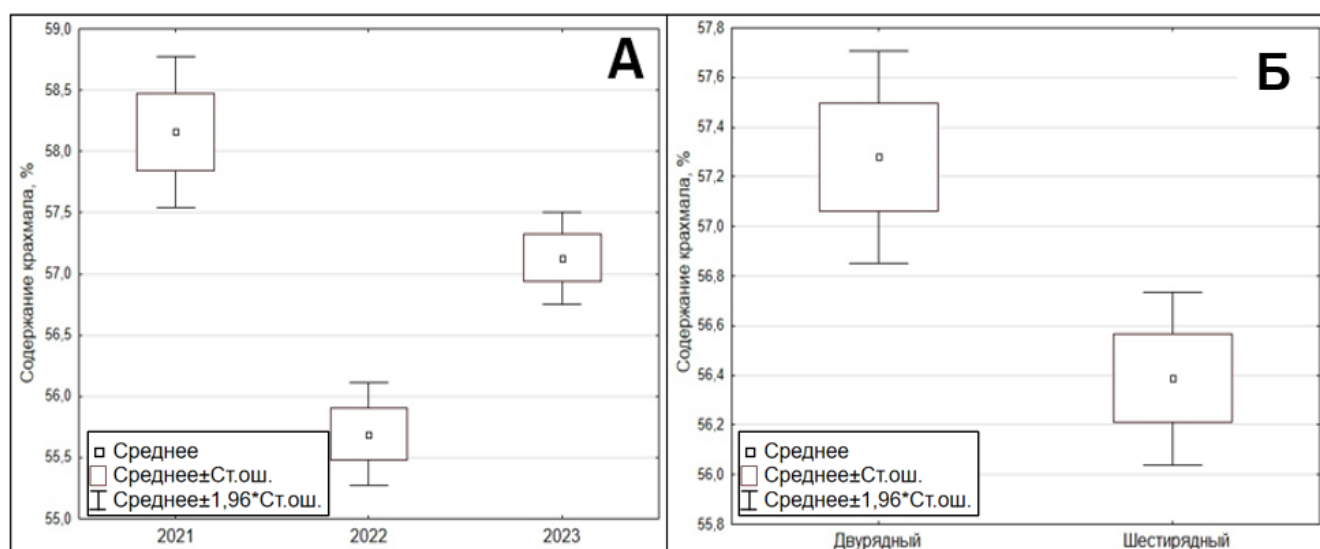


Рисунок 3.2.2 – Изменчивость содержания крахмала в зерновках голозерного ячменя в зависимости от года изучения (А) и рядности колоса (Б) (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние ($p < 0,05$) генотипа и условий года на содержание белка в зерновках для двурядного (рисунок 3.2.3А и 3.2.3В) и шестирядного (рисунок 3.2.3Б и 3.2.3Г) голозерного и пленчатого ячменя. Наибольший вклад в признак внес фактор «генотип». Доля влияние фактора «год» оказалась минимальна для всех групп. Аналогичное влияние факторов ($p < 0,05$) генотипа и условий года на содержание крахмала в зерновках отмечено для пленчатого и голозерного ячменя различной рядности колоса (рисунок 3.2.4).

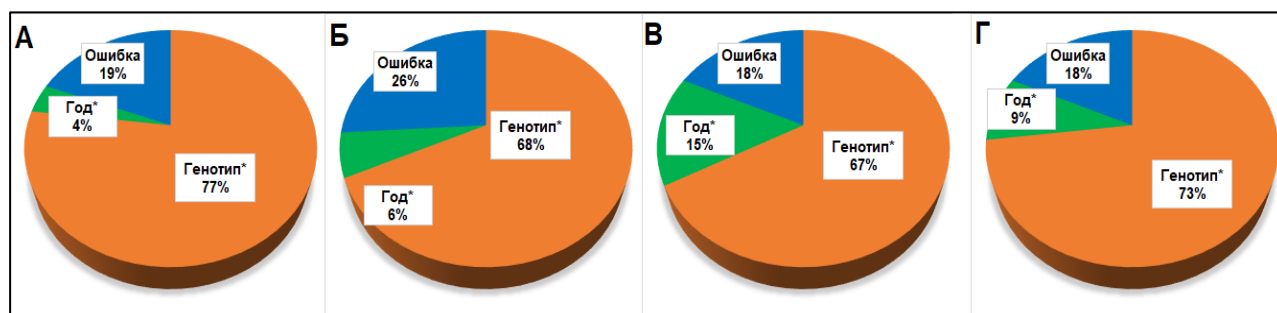


Рисунок 3.2.3 – Влияние факторов на содержание белка в зерновках образцов двурядного (А) и шестирядного (Б) голозерного и двурядного (В) и шестирядного (Г) пленчатого ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

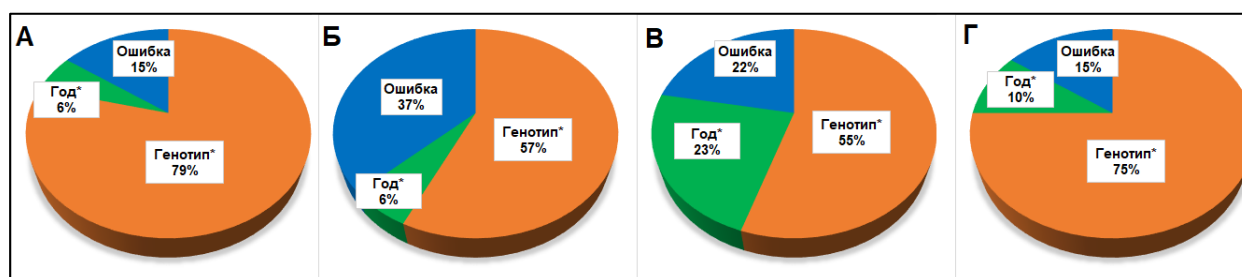


Рисунок 3.2.4 – Влияние факторов на содержание крахмала в зерновках образцов двурядного (А) и шестирядного (Б) голозерного и двурядного (В) и шестирядного (Г) пленчатого ярового ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.). * – достоверное влияние фактора.

За три года изучения выделены образцы, характеризующиеся наиболее высоким содержанием белка (более 20%) (таблица 3.2.1). Наибольшее содержание белка отмечено преимущественно у шестирядного голозерного ячменя различных разновидностей (*coeleste*, *revelatum*, *nudipyramidatum* и др.), большое количество высокобелковых образцов представлено сортами из стран Азии, в особенности из Японии. Среди двурядного голозерного ячменя по содержанию белка выделяются местные образцы из регионов Кавказа (Грузия, Северная Осетия, Дагестан). Все выделенные образцы могут выступать источниками для улучшения качества зерна ячменя. Однако самые высокобелковые образцы за годы изучения не давали высокого урожая. Самое высокое содержание белка в 2021 г. (более 23%) показали образцы к-6094 Местный (Афганистан, var. *coeleste*), к-18758 Barley Wheat (ЮАР, var. *cornutum*), к-25816 Select Bifarb (США, var. *viride*); в 2022 г. только у одного образца содержание белка было 22,8% к-25816 Select Bifarb; в 2023 г. высокое содержание белка зафиксировано у двух образцов из Японии к-21363 Shikokuhadaka N 3 и к-20291 Nakatehadaka.

Кроме высокого содержания белка, который можно использовать для улучшения сортовых особенностей пищевого и кормового направления, необходимо вести отбор голозерного ячменя с пониженным содержанием белка. Такие образцы в дальнейшем могут стать ценными источниками для производства солода. В нашем исследовании выделено 4 образца, содержание белка у которых составляет 12%: к-18822 Mutante 3041, к-18823 Mutante 4129 и к-31540 Lotos из Германии var. *nudum*, к-29419 КМ 280 (Чехословакия, var. *nudum*) (таблица 3.2.2).

Содержание крахмала в зерне ячменя также является важным признаком. В изучаемом наборе выделены образцы, характеризующиеся повышенным (более 62%) содержанием крахмала (таблица 3.2.2). Это преимущественно двурядные образцы, представленные сортами европейской (Чехия, Франция, Германия) и американской (США, Канада) селекции и относящиеся к разновидностям *nudum* и *coeleste*.

Таблица 3.2.1 – Источники высокого содержания белка голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Содержание белка, %	Содержание крахмала, %	Урожайность, г/м ²
Двурядные						
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	18,6±1,5	57,5±1,1	245,0±49,5
15029	Местный	Россия, Дагестан	<i>nudum</i>	20,5±0,9*	50,8±2,7	121,3±38,2
17951	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	20,6±0,1*	52,3±1,8	134,3±30,4
29719	Ethionia EP 76	Эфиопия	<i>neogenes</i>	20,6±1,6*	50,9±0,5	113,3±13,1
16574		Россия, Северная Осетия	<i>nudum</i>	21,0±0,4*	51,7±1,0	171,3±30,8
25816	Select Bifarb	США	<i>viride</i>	23,7±0,9*	51,2±3,6	107,7±36,6
Шестирядные						
St. 31419	Омский голозерный 4	Омская обл.	<i>coeleste</i>	15,3±0,5	62,5±0,5	235,3±34,8
7040		Япония	<i>nudipyramidatum</i>	20,1±0,3*	52,5±0,7	202,0±40,6
19496	Marumi	Япония	<i>revelatum</i>	20,2±0,6*	53,0±0,8	202,3±87,2
11088	Shiroseto	Япония	<i>brevisetum</i>	20,4±1,3*	53,9±2,3	146,3±79,2
28961	Karan 19	Индия	<i>coeleste</i>	20,4±0,7*	56,5±2,3	135,3±22,2
28641	S-269	Мексика	<i>coeleste</i>	20,5±0,6*	55,8±1,4	152,3±28,0
14292	Местный	Таджикистан	<i>himalayense</i>	20,5±1,2*	52,4±1,5	163,3±37,4
11087	Genpachi	Япония	<i>revelatum</i>	20,7±1,3*	53,8±1,5	201,3±64,9
18758	Barley Wheat	ЮАР	<i>cornutum</i>	20,7±1,5*	52,7±1,4	117,0±34,5
31069	IG 24550	Пакистан	<i>coeleste</i>	20,9±0,1*	54,1±3,5	63,3±15,7
21455	Hotoka N 1	Япония	<i>coeleste</i>	20,9±0,7*	53,4±1,7	223,7±60,4
3038	Местный	Туркменистан	<i>revelatum</i>	21,0±0,4*	51,7±1,7	177,7±35,6
3260	Soggia	Судан	<i>coeleste</i>	21,1±1,5*	52,3±3,5	107,3±20,7
11609		Япония	<i>nudipyramidatum</i>	21,1±0,4*	52,4±0,6	114,3±47,7
22574	Местный	Монголия	<i>trifurcatum</i>	21,2±0,5*	54,0±2,5	166,7±68,2
6094	Местный	Афганистан	<i>coeleste</i>	21,3±1,2*	52,8±1,8	198,7±32,1
20291	Nakatehadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	21,8±1,4*	51,0±0,9	115,0±37,2
21363	Shikokuhadaka N 3	Япония	<i>brevisetum</i>	22,3±0,7*	49,9±0,1	100,0±45,4
			НСП _{0,5}	0,7	1,7	10,8

* – образцы, которые превосшли голозерный стандарт.

Таблица 3.2.2 – Источники высокого содержания крахмала голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Содержание крахмала, %	Содержание белка, %	Урожайность, г/м ²
Двурядные						
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	57,5±1,1	18,6±1,5	245,0±49,5
31107	AC Alberte	Канада	<i>nudum</i>	62,2±1,1*	15,6±1,9	265,0±52,4*
31430	AF Lucius	Чехия	<i>nudum</i>	62,4±0,9*	15,0±1,2	285,7±102,4*
25967	CF-113	Франция	<i>nudum</i>	62,9±0,8*	13,7±0,8	289,0±86,4*
31106	CDC Gainer	Канада	<i>nudum</i>	63,0±0,1*	12,9±1,7	316,0±71,7*
31049	Bear	США	<i>nudum</i>	63,1±0,5*	15,0±1,4	339,7±25,1*
31105	Tercel	Канада	<i>nudum</i>	63,2±0,5*	13,6±1,3	237,3±51,2
26947	CF-115	Франция	<i>nudum</i>	63,2±1,1*	13,7±0,7	329,3±90,1*
29419	KM 280	Чехословакия	<i>nudum</i>	64,2±1,9*	12,1±1,2	305,0±58,3*
18822	Mutante 3041	Германия	<i>nudum</i>	64,2±0,5*	12,2±0,8	212,3±89,2
18823	Mutante 4129 nudoides aus Haisa	Германия	<i>nudum</i>	64,5±0,8*	11,5±0,2	264,3±100,9*
31540	Lotos	Германия	<i>nudum</i>	65,0±1,8*	12,1±0,6	251,3±49,7
Шестирядные						
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	62,5±0,5	15,3±0,5	235,3±34,8
31187	Омский голозерный 2	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	62,4±0,9	13,9±1,4	338,3±135,8*
31286	C-105	Россия, Челябинская обл.	<i>coeleste</i>	62,7±0,3	15,4±1,3	272,3±64,3*
29189	Tupper	Канада	<i>coeleste</i>	62,9±0,4	15,8±0,7	286±107*
			НСР _{0,5}	1,7	0,7	10,8

* – образцы, которые превзошли голозерный стандарт.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил значимое влияние географического происхождения (рисунок 3.2.5) голозерного ячменя на содержание белка в зерновках. Наибольшее содержание белка отмечено у образцов из Азии, Африки, Австралии и Южной Америки. У образцов из Европы, России и Северной Америки зафиксировано более низкое содержание белка.

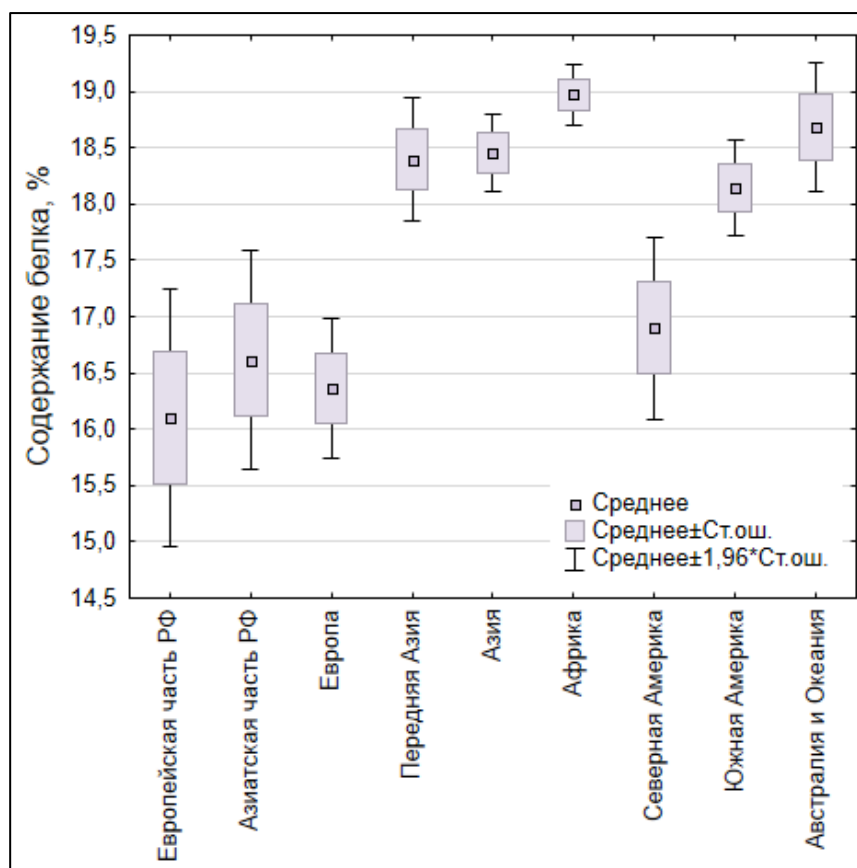


Рисунок 3.2.5 – Изменчивость содержания белка у голозерного ячменя в зависимости от происхождения (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Значимое влияние на среднее содержание белка у двурядного голозерного ячменя оказали разные группы спелости. Показано, что скороспелые и ультраскороспелые образцы характеризовались повышенным содержанием белка, у среднеспелых и позднеспелых в среднем оно было ниже. У шестирядного голозерного ячменя значимое влияние на содержание белка оказали группы спелости только в 2021 г.

Значимое влияние на содержание белка ($p < 0,05$). отмечено для различной окраски зерновок голозерного ячменя. Наибольшее содержание в среднем наблюдается у образцов с черной окраской (рисунок 3.2.6), которые относятся к Абиссинскому центру разнообразия и представлены разновидностями *var. duplinigrum*, *var. nigrinudum*, *var. griseinigrum*, *var. dupliatrum*.

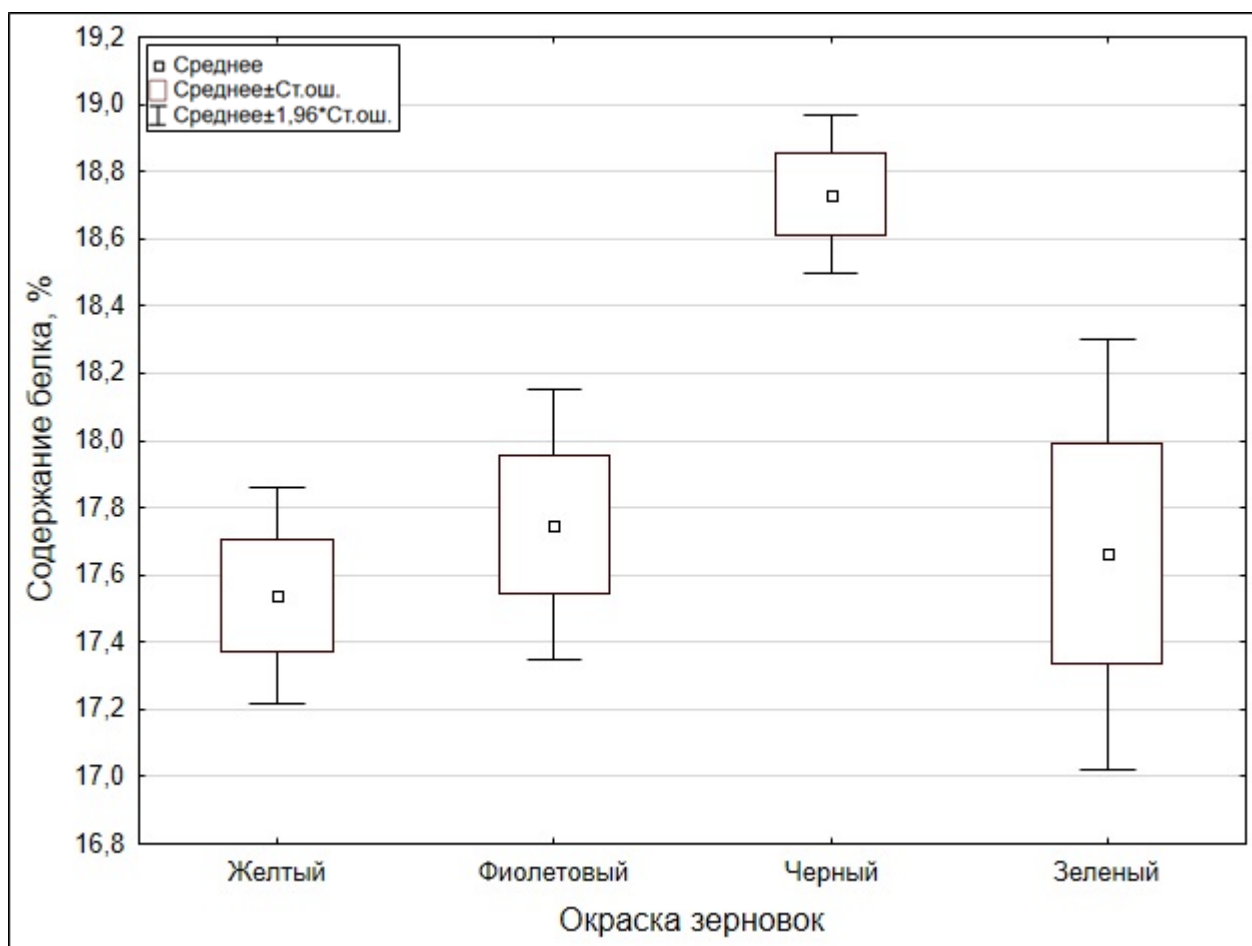


Рисунок 3.2.6 – Изменчивость содержания белка в зерновках голозерного ячменя в зависимости от окраски зерновки (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Для нужд селекции первостепенной задачей является создание высокоурожайных сортов, однако в настоящее время качественным показателям также уделяют большое значение. Выделены образцы с урожайностью, превышающей голозерные сорта-стандарты (более 280 г/м²) и с содержанием белка более 17%. По этим показателям выделено 11 образцов голозерного ячменя: к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл., var. *nudum*), к-16535 (Ставропольский край, var. *nudum*), к-26742 Beerhadaka (Япония, var. *nudum*), к-16448 Колхозный 7 (Ленинградская обл., var. *nudum*), к-19109 Местный (Индия, var. *nudum*), к-4526 Местный (Ивановская обл., var. *nudum*), к-31228 Ахіллес (Украина, var. *nudum*), к-30284 Namoi (Австралия, var. *nudum*), к-31431 AF Cesar (Чехия, var. *nudum*), к-19412 CN 294 (Индия, var. *nudum*), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия, var. *nigrinudum*), все относятся к двурядной группе.

Одним из интегральных показателей, учитывающим величину урожайности и содержание белка в зерне, является сбор белка с гектара. В изучаемом наборе выделены источники с повышенным сбором белка (более 700 кг/га): к-20928 Nackta (Германия, var. *nudum*), к-4736 Неведомый (Кировская обл., var. *coeleste*), к-31443 Улей (Кемеровская обл., var. *nudum*), к-16623 24 (Псковская обл., var. *coeleste*), к-30919 Омский голозерный 1 (Омская обл., var. *nudum*), к-26742

Beerhadaka (Япония, var. *nudum*). Данные образцы могут выступать как исходный материал для создания сортов кормового назначения в Северо-Западном регионе Российской Федерации.

За три года изучения для двурядного голозерного ячменя выявлена положительная корреляция между содержанием белка и массой 1000 зерен ($r = 0,33$), определены отрицательные корреляции между содержанием белка и продолжительностью периода «всходы-колошение» ($r = -0,41$), продолжительностью вегетационного периода ($r = -0,27$), числом колосков в колосе ($r = -0,67$), числом зерен в колосе ($r = -0,70$), массой зерна с колоса ($r = -0,34$), урожайностью ($r = -0,39$), содержанием крахмала ($r = -0,88$).

Для шестирядного голозерного ячменя определены положительные корреляции между содержанием белка и устойчивостью к полеганию ($r = 0,34$), продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = 0,38$). Выявлены отрицательные корреляции между содержанием белка и высотой ($r = -0,43$), длиной колоса ($r = -0,64$), числом колосков в колосе ($r = -0,40$), числом зерен в колосе ($r = -0,55$), массой зерна с колоса ($r = -0,67$), массой 1000 зерен ($r = -0,40$), урожайностью ($r = -0,64$), содержанием крахмала ($r = -0,80$). Все корреляции указывают на тесную связь содержания белка с другими хозяйственно ценными признаками. Противоположные по знаку корреляции между содержанием крахмала и аналогичными признаками выявлены у голозерного ячменя.

Найдены корреляции для некоторых групп спелости голозерного ячменя и содержания белка в зерне. Содержание белка коррелирует с периодом «всходы-колошение» и периодом «колошение-созревание» для скороспелых ($r = -0,49$; $r = 0,38$) и ультраскороспелых образцов ($r = -0,49$; $r = 0,49$). Для группы позднеспелых тесная положительная корреляция обнаружена между содержанием белка и периодом «колошение-созревание» ($r = 0,72$), для группы среднеспелых эта связь слабее ($r = 0,39$). По результатам исследования установлено, что для создания голозерных сортов ячменя с повышенным содержанием белка необходимо укорачивать период «всходы-колошение» и удлинять период «колошение-созревание» (Лукина и др., 2024а).

В работе показано, что уменьшение длины периода «всходы-колошение» отрицательно коррелирует с урожайностью и положительно – с содержанием белка. Противоположная ситуация наблюдается для периода «колошение-созревание». Для создания в условиях северо-запада урожайных сортов с высоким качеством зерна необходимо учитывать продолжительность периода вегетации и отдельных его фаз.

3.2.2. Содержание β -глюканов

Физиологически важным диетическим компонентом в зерне голозерного ячменя являются β -глюканы, содержание которых зависит от сортовых особенностей и факторов окружающей среды. Содержание β -глюканов в зерне ячменя определяет направление селекционных программ,

так как они могут оказывать существенное положительное воздействие на организм человека, но в то же время отрицательно влияют на пивоваренные свойства ячменя.

Совместно с отделом биохимии и молекулярной биологии ВИР изучено 111 образцов ячменя по содержанию β -глюканов в зерне – 12 пленчатых и 99 голозерных в разные годы изучения (Приложение 2). Содержание β -глюканов у двурядного голозерного ячменя варьировало от 2,5 до 6,4% и в среднем составило 5,0% ($CV = 14,5\%$), у шестирядного голозерного ячменя – от 4,9 до 6,6 в среднем 5,9% ($CV = 7,6\%$). У двурядного пленчатого ячменя содержание β -глюканов в среднем было 4,9% ($CV = 2,6\%$), у шестирядного пленчатого – 4,7% ($CV = 3,8\%$).

Однофакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние ($p < 0,05$) генотипа, происхождения, рядности колоса (рисунок 3.2.7), окраски зерновок на содержание β -глюканов в зерне ячменя. Шестирядные образцы характеризовались повышенным содержанием β -глюканов по сравнению с двурядными. Отмечено значимое влияние пленчатости/голозерности для шестирядного ячменя, где голозерный превышал по содержанию β -глюканов в зерне пленчатый. Для образцов с желтой окраской зерновки отмечено в среднем наименьшее содержание β -глюканов.

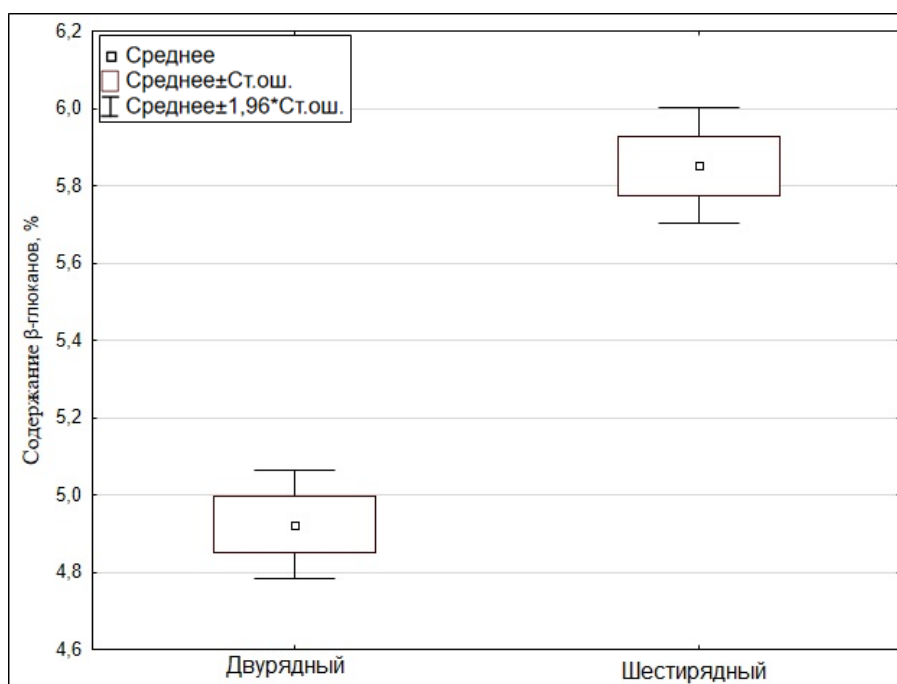


Рисунок 3.2.7 – Изменчивость содержания β -глюканов в зерновках ячменя в зависимости от рядности колоса (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.).

Выделены образцы голозерного ячменя с повышенным (более 6%) содержанием β -глюканов (таблица 3.2.3). Такие образцы характеризуются оптимальным соотношением белка и β -глюканов (3:1), низким содержанием крахмала, что подходит для улучшения качественных показателей зерна и использования их для получения функциональных продуктов питания

(Полонский и др., 2021). Большая часть данных образцов относится к шестирядному ячменю из Африки (Эфиопия, Судан, ЮАР) и Азии (Япония, Таджикистан, Китай, Йемен). Если рассматривать разновидности и окраску зерновок образцов с наибольшим содержанием β -глюканов, то выделяются местные сорта Эфиопии, имеющие разновидности *var. duplinigrum* и *var. nigrinudum* с черной окраской зерновки.

Наименьшим содержанием β -глюканов у голозерного ячменя (менее 2,5%) характеризуются образцы к-31143 Irbe (Латвия, *var. nudum*) и к-31106 CDC Gainer (Канада, *var. nudum*), для которых также отмечено низкое содержание белка (11,4% и 12,9%) и высокое содержание крахмала (61,9% и 62,9%). Таким образом можно рекомендовать для пивоваренного направления (Полонский, Сумина, 2013).

Выделены образцы голозерного ячменя с высоким содержанием белка и низким содержанием β -глюканов: к-31367 Kornelija (Латвия, *var. nudum*), к-23491 De printemps (Франция, *var. nudum*), к-25085 TRO2-PRO2-CEV и к-28645 S-274 (Мексика, *var. nudum*), к-31520 Казацкий (Украина, *var. nudum*) к-29440 N16 (Беларусь, *var. neogenes*). Такие образцы выступают источниками для кормопроизводства (Полонский, Сумина, 2013).

Таблица 3.2.3 – Источники голозерного ячменя с повышенным содержанием β -глюканов в зерновках (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Содержание β - глюканов, %
Шестирядный				
21363	Shikokuhadaka N 3	Япония	<i>brevisetum</i>	6,63
20121	Линия AHOR 3577	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	6,52
20076	Линия AHOR 2558	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	6,45
26590	Местный	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	6,30
23378	C.I.10405	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	6,26
25803	Orfeo	Италия	<i>duplinigrum</i>	6,25
28961	Karan 19	Индия	<i>coeleste</i>	6,24
14292	Местный	Таджикистан	<i>himalayense</i>	6,18
21647	Capuchona	Эквадор	<i>trifurcatum</i>	6,16
30231	OUM5 lzd=uz	США	<i>coeleste</i>	6,15
18758	Barley Wheat	ЮАР	<i>cornutum</i>	6,14
18575	Ti 201	Германия	<i>urgaicum</i>	6,08
3258		Судан	<i>coeleste</i>	6,08
15950	N1060	Китай	<i>coeleste</i>	6,07
23377	Местный	Боливия	<i>coeleste</i>	6,05
Двурядный				
18703	Jet	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	6,39
28184	Местный	Йемен	<i>viride</i>	6,08
18374		Россия, Дагестан	<i>nudum</i>	6,06
4798	Голый гималайский	Украина	<i>nudum</i>	6,01
			HCP _{0,5}	0,08

Содержание β -глюканов в зерне двурядного и шестирядного голозерного ячменя коррелирует с такими признаками, как устойчивость к полеганию ($r = -0,54$; $r = -0,43$), продолжительность периода «всходы-колошение» ($r = -0,43$; $r = -0,32$), числом колосков ($r = -0,51$; $r = 0,33$), урожайностью ($r = -0,24$; $r = -0,30$), содержанием белка ($r = 0,74$; $r = 0,71$), содержанием крахмала ($r = -0,57$; $r = -0,59$). Таким образом, корреляции показывают аналогичную тенденцию, как и по содержанию белка в зерновках голозерного ячменя. Селекция в направлении увеличения содержания β -глюканов в зерне может вестись параллельно с увеличением содержания белка в зерне. Полученные результаты подтверждают, что среди голозерного ячменя есть образцы с повышенным содержанием β -глюканов в зерне по сравнению с пленчатым.

3.2.3. Содержание антоцианов

Антоцианы привлекают все больше внимания из-за своих полезных функций в жизни растений и человека. Разнообразная окраска зерновок ячменя позволяет рассматривать его как потенциально перспективный экономический продукт и компонент функционального питания.

Изучено 29 образцов ячменя с разной окраской зерновок (таблица 3.2.4) и выделено 9 образцов, характеризующихся наибольшим содержанием антоцианов: к-15904 (Китай), к-17725 (Турция), к-18709 (Япония), к-18723 (Австралия), к-18729 (США), к-19906 (Монголия), относящиеся к *var. violaceum*, к-29568 (Япония, *var. densoviolaceum*), к-8690 (Эфиопия, *var. griseinigrum*); к-28205 (Германия, *var. nudidubium*). Средние значения свободных антоцианов у выделившихся образцов было в пределах от 37 до 145 мг/кг, у остальных образцов это значение не превышало 21 мг/кг. Голозерные местные и современные сорта из Азии, в особенности из Восточноазиатского центра или полученного селекционного материала с использованием исходного материала из данного центра с фиолетовой или черной окраской зерновки характеризуются повышенным содержанием свободных антоцианов. При этом содержание антоцианов в зерновках желтой, зеленой и черной окраски находятся на одном уровне (Лукина и др., 2021).

Среди выделенных образцов с повышенным содержанием антоцианов представляет особый интерес местный образец к-8690 (Эфиопия, *var. griseinigrum*). Окраска зерновки данного образца черная с буровато-серым оттенком, что, вероятно, указывает на присутствие меланинов. Кроме того, данный образец имеет высокое содержание антоцианов (84,4 мг/кг), что делает его перспективным для изучения комплексного эффекта антоцианов и меланинов. Полученные результаты показывают, что коллекция ВИР включает потенциально ценные образцы для создания сортов с повышенным содержанием антоцианов, которые могут быть использованы для расширения ассортимента функциональных продуктов (Лукина и др., 2021).

Таблица 3.2.4 – Содержание антоцианов в зерновках ячменя (ППЛ ВИР, 2021 г.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Пленчатость/ Голозерность и окраска зерновок	Средняя концентрация свободных антоцианов, мг/кг*
25816	Select Bifar	США	<i>viride</i>	Голозерный Зеленая	5,6±1,3
24612	Faust 1	США	<i>trifurcatum</i>	Голозерный Желтая	8,3±2
31430	AF Lucius	Чехия	<i>nudum</i>	Голозерный Желтая	8,5±2
26860	C.I.2222- Un3-Un6	США	<i>nigrinudum</i>	Голозерный Черный	9,5±2,1
23378	C.I.10405	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Голозерный Черный	10±1
31380	KWS Harris	Германия	<i>nutans</i>	Пленчатый	10,4±1,5
22752	Местный	Эфиопия	<i>nudimelanocrithum</i>	Голозерный Черный	10,5±3,1
26274	Местный	Боливия	<i>aethiopicum</i>	Голозерный Черный	11,1±4,7
31436	Wolmari	Финляндия	<i>pallidum</i>	Желтая	11,5±0,5
30299	Grannenlose Zeizeilige	Польша	<i>duplialbum</i>	Голозерный	11,9±1,2
30314	Суздалец	Россия, Московская обл.	<i>nutans</i>	Пленчатый	12,2±0,3
24817	H-3869 Gidole 2	Эфиопия	<i>tibetanum</i>	Голозерный	12,3±0,6
6039	Местный кальджоу	Афганистан	<i>himalayense</i>	Голозерный Зеленая	12,9±5,7
10143		Таджикистан	<i>himalayense</i>	Голозерный Зеленая	13±2,2
28650	S-281	Мексика	<i>himalayense</i>	Голозерный Зеленая	14±2,5
8279	Персикум 64	Россия, Саратовская обл.	<i>persicum</i>	Пленчатый	16,6±0,7
31390	Гранал 32	Челябинская обл.	<i>aethiops</i>	Голозерный Буро-черный	18,2±4,1
14294	Местный	Таджикистан	<i>himalayense</i>	Голозерный Зеленый	19,4±5
26606	Местный	Эфиопия	<i>nigripallidum</i>	Пленчатый	21,5±1,2
30658	C.I. 11065	Перу	<i>nigrum</i>	Пленчатый	21,9±3,2
29568	H.3890 Mochi Mugi	Япония	<i>densoviolaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	37,3±10,9
28205	АНОР 3024	Германия	<i>nudidubium</i>	Голозерный Фиолетовый	37,4±5,2
18723	Purple hulless	Австралия	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	45,8±7

Продолжение Таблица 3.2.4

18709	Murasaki mochi	Япония	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	48,7±9,6
18729	Subaethiops	США	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	49,3±13,3
17725		Турция	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	58,7±1,5
15904		Китай	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	79,2±9,1
8690		Эфиопия	<i>griseinigrum</i>	Голозерный Черные с буровато-серым оттенком	84,4±20,3
19906	Местный	Монголия	<i>violaceum</i>	Голозерный Фиолетовый	145,4±27,6
			НСР0,5		12,5

*в пересчете на цианидин-3-глюкозид

3.3. Болезни ячменя

3.3.1 Полевая и лабораторная устойчивость к болезням ячменя

В посевах ячменя на территории Пушкинских лабораторий ВИР в 2021–2023 гг. наибольшее распространение получила мучнистая роса, эпифитотию который наблюдали в 2023 гг. Широкое распространение было характерно также для темно-бурой листовой пятнистости. Кроме того, в течение полевого сезона проявлялись симптомы поражения растений возбудителями пыльной головки и карликовой ржавчины, что позволило выделить восприимчивые образцы по данным заболеваниям.

Устойчивость к возбудителю пыльной головки оценивали в полевых условиях на естественном инфекционном фоне в период колошения. В течение 3-х лет изучения отмечали только восприимчивые образцы и количество поврежденных колосьев. Всего удалось выделить 23 восприимчивых образца, представленные по большей части сортами из Америки и Европы. Для четырех образцов отмечено ежегодное проявление пыльной головки: к-27080 Белорусский 76 (Беларусь), к-26742 Beerhadaka (Япония), к-31390 Гранал 32 (Челябинская обл.), к-28958 Kagan 4 (Индия). Отмечено поражение пыльной головней двух голозерных сортов-стандартов к-31419 Омский голозерный 4, к-31125 Нудум 95.

Среди изучаемого набора выделено 82 голозерных и 2 пленчатых образца, восприимчивых к возбудителю карликовой ржавчины. У 20 образцов карликовая ржавчина отмечена в 2022 и 2023 гг. Отмечено Также поражение карликовой ржавчиной голозерного сорта-стандарта к-31125 Нудум 95. Большая часть восприимчивых образцов происходят из Эфиопии и Азии, причем многие относятся к местным сортам. Полученные данные о восприимчивости к карликовой ржавчине образцов ячменя из Эфиопии согласуется с данными Р.А. Абдуллаева с

соавторами (Абдуллаев и др., 2020), где авторами изучено 925 образцов из данного центра формообразования к северо-западной популяции патогена и выделено всего 4 устойчивых образца.

Устойчивость к темно-бурой пятнистости оценивали на естественном фоне в полевых условиях в период колошения и в фазу молочной спелости. Среди изученных образцов выделили всего 1 сорт с высокой (7 баллов) устойчивостью к патогену: к-31367 Kornelija (Латвия). Выявлено 48 образцов с умеренной устойчивостью (5 баллов) к темно-бурой пятнистости, многие из которых относятся к местным и староместным сортам.

Оценку по устойчивости образцов к мучнистой росе проводили на естественном фоне в полевых условиях в период колошения и в фазу молочной спелости. Устойчивость оценивали по максимальному поражению растений патогеном за трехлетний период проведения исследований. В 2021 г. наблюдался низкий уровень развития *B. graminis* на посевах ячменя, в 2022 г. – средний, а в 2023 г. – эпифитотийный уровень развития болезни.

Оценка 299 образцов показала разный уровень устойчивости ячменя к мучнистой росе на естественном инфекционном фоне. Среди пленчатых образцов 4 были устойчивыми к мучнистой росе, 10 – среднеустойчивы, 17 – неустойчивы. Среди голозерного ячменя 14 образцов выделены как устойчивые к мучнистой росе (таблица 3.3.1), 54 – среднеустойчивые, а 198 образцов – неустойчивые. Большая часть образцов голозерного ячменя сильно восприимчива к патогену, в том числе и районированные в России голозерные сорта Нудум 95 и Омский голозерный 4. Устойчивыми к мучнистой росе на естественном фоне оказались преимущественно местные образцы Эфиопии, Японии, Индии и сорта из Европы (Лукина и др., 2024б).

Таблица 3.3.1 – Образцы ячменя, выделившиеся по устойчивости к мучнистой росе в полевых условиях (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Устойчивость к мучнистой росе, балл		
				2021	2022	2023
St. 31125	Нудум 95	Россия, Челябинская обл.	<i>nudum</i>	9	3	1
St. 30314	Суздалец	Россия, Московская обл.	<i>nutans</i>	9	3	3
St. 22089	Белогорский	Россия, Ленинградская обл.	<i>pallidum, rikotense</i>	9	3	1
St. 31419	Омский голозерный 4	Россия, Омская обл.	<i>coeleste</i>	9	3	3
Голозерные						
28684	EP 79=L 92	Эфиопия	<i>duplialbum</i>	9	9	7
30299	Grannenlose Zeizeilige	Польша	<i>duplialbum</i>	9	9	7
31143	Irbe	Латвия	<i>nudum</i>	9	7	7
25793	L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	9	9	7
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	9	7	7
4306	Местный	Россия, Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	9	7	7
20923	Arabische	Германия	<i>duplinigrum</i>	9	7	7
8690		Эфиопия	<i>griseinigrum</i>	9	9	7
31540	Lotos	Германия	<i>nudum</i>	9	9	7
21341	Jamatohadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	7	7
25085	TRO2-PRO2-CEV	Мексика	<i>nudum</i>	9	7	7
31431	AF Cesar	Чехия	<i>nudum</i>	9	9	7
25872	EB 1626	Индия	<i>nigrinudum</i>	9	7	7
25873	EB 145	Индия	<i>nigrinudum</i>	9	7	7
Пленчатые						
31380	KWS Harris	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7
31494	Salome	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7
31332	Solist	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7
30748	Л-1899	Россия, Кемеровская обл.	<i>atterbergianum</i>	9	9	7

Выделенные в поле 77 устойчивых и среднеустойчивых образцов в 2022 г. оценили по устойчивости к мучнистой росе в лабораторных условиях при искусственном заражении растений северо-западной популяцией патогена на ювенильной стадии. В результате выявлено 5 высокоустойчивых (0, 1 балл поражения) образцов к мучнистой росе на ювенильной стадии развития растений: к-31332 Solist, к-31380 KWS Harris, к-31488 Su Zaza, к-31494 Salome – пленчатые современные сорта из Германии и к-31058 Thual – голозерный сорт из США. Умеренно устойчивыми (2 балла поражения) показали себя 7 образцов: к-20923 Arabische, к-25801 Lasnkес Korona, к-27165 Староместный, к-29911 Nagiz Podhala 33, к-30231 OUM5 lzd=uz,

к-27156 San Benito-80 – голозерные сорта Европы и Америки и пленчатый образец к-27295 90391/71. Кроме того, на ювенильной стадии при искусственной инокуляции выделено 15 гетерогенных по устойчивости голозерных образцов: к-27080 Белорусский 76, к-29440 N16, к-28684 EP 79=L 92, к-31540 Lotos, к-25793 L94, к-19483 Nudo Bianco, к-31367 Kornelija, к-25872 EB 1626, к-25873 EB 145, к-29820 Abyssinian 1105, к-29719 Ethionia EP 76, к-20921 Abyssinian 1102=L94, к-23380 Местный, к-27176 CM67-V-Sask 1800C, к-28666 S-304. Остальные образцы оказались восприимчивы к патогену на ювенильной стадии (Лукина и др., 2024б).

Некоторые образцы показали разный уровень устойчивости к мучнистой росе в полевых условиях на естественном инфекционном фоне и при искусственном заражении на ювенильной стадии развития (Приложение 4). Различия по степени поражения патогеном образцов на разных стадиях развития растений, вероятно, связаны с генетической системой, эффективной только на стадии взрослых растений или с большей инфекционной нагрузкой при скрининге в лаборатории.

3.3.2. Идентификация аллеля устойчивости ячменя к мучнистой росе *mlo11*

Низкая устойчивость к различным болезням ячменя отражается на количестве и качестве получаемого урожая зерна. К одному из наиболее вредоносных заболеваний ячменя относится мучнистая роса (возбудитель – биотрофный гриб *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal), которая встречается во всех регионах возделывания культуры. Эффективную устойчивость ячменя ко многим популяциям мучнистой росы обеспечивает рецессивный аллель *mlo11*, который широко применяется в селекционных программах Европы. Селекция на иммунитет является одним из наиболее выгодных и экологически безопасных способов борьбы с мучнистой росой. Мировая коллекция Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) является богатым источником исходного материала для селекции. Благодаря развитию молекулярно-генетических методов, можно ускоренно производить поиск и создание устойчивых сортов.

Для поиска рецессивного аллеля *mlo11*, который обеспечивает длительную и эффективную устойчивость к мучнистой росе, отобрано 27 образцов ярового ячменя по результатам оценки на ювенильной стадии развития. Молекулярно-генетический скрининг устойчивых и гетерогенных по устойчивости к мучнистой росе образцов на ювенильной стадии развития растений позволил выявить у 11 из них наличие рецессивного аллеля *mlo11*, включая контрольный сорт Solist к-31332 (таблица 3.3.2, рисунок 3.3.1). Среди них 4 образца – пленчатые, поступили в коллекцию ВИР из Германии: к-27295, к-31380 KWS Harris, к-31488 Su Zaza, к-31494 Salome, 6 образцов – голозерные: к-20921 Abyssinian 1102=L94, к-20923 Arabische, к-25793 L94, к-27080 Белорусский 76, к-28684 EP 79=L92, к-29820 Abyssinian 1105, преимущественно из Эфиопии или полученные с использованием образцов из данного центра формообразования

ячменя. Показано, что все образцы, несущие аллель *mlo11*, а также отдельные растения гетерогенных форм характеризовались высокой или средней устойчивостью к мучнистой росе при искусственном заражении на разных стадиях развития. Предположительно остальные резистентные к возбудителю мучнистой росы образцы несут другие эффективные аллели. На основе лабораторных и полевых исследований среди гетерогенных форм отобраны устойчивые к данному возбудителю линии (Лукина и др., 2024б).

Таблица 3.3.2 – Устойчивость к мучнистой росе образцов ячменя на разных стадиях развития растений

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Устойчивость к мучнистой росе, балл		Наличие аллеля <i>mlo11</i>
				Естественный инфекционный фон, стадия молочной спелости*	Искусственный фон, ювенильная стадия	
19483	Nudo Bianco	Италия	<i>coeleste</i>	3	1, 3**	-
20921	Abyssinian 1102=L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	5	2, 3	+
20923	Arabische	Германия	<i>duplinigrum</i>	7	2	+
23380	Местный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	3	2, 3	-
25793	L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	7	1, 4	+
25801	Laschkes Korona	Германия	<i>coeleste</i>	3	2	-
25872	ЕВ 1626	Индия	<i>nigrinudum</i>	7	1, 3	-
25873	ЕВ 145	Индия	<i>nigrinudum</i>	7	1, 3	-
27080	Белорусский 76	Беларусь	<i>nudum</i>	5	1, 3	+
27156	San Benito-80	Боливия	<i>coeleste</i>	3	1, 2	-
27165	Староместный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	3	2	-
27176	CM67-V-Sask 1800C	Боливия	<i>himalayense</i>	3	2, 3	-
27295	90391/71	Германия	<i>nigricans</i>	5	2	+
28684	ЕВ 79=L 92	Эфиопия	<i>duplialbum</i>	7	1, 3	+
29440	N16	Беларусь	<i>neogenes</i>	5	1, 3	-
29719	Ethionia EP 76	Эфиопия	<i>neogenes</i>	3	1, 3	-
29820	Abyssinian 1105	Бельгия	<i>nigrinudum</i>	5	1, 3	+
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	7	2	-
30231	OUM5 lzd=uz	США	<i>coeleste</i>	5	2	-
31058	Thual	США	<i>coeleste</i>	5	1	-
31367	Kornelja	Латвия	<i>nudum</i>	3	2, 4	-
31380	KWS Harris	Германия	<i>nutans</i>	7	1	+
31488	Su Zaza	Германия	<i>nutans</i>	5	1	+
31494	Salome	Германия	<i>nutans</i>	7	0	+
31540	Lotos	Германия	<i>nudum</i>	7	1, 3	-
Solist (к-31332, устойчивый контроль)		Германия	<i>nutans</i>	7	0	+

Белогорский (к-22089, восприимчивый контроль)	Россия	<i>Pallidum</i>	1	4	
--	--------	-----------------	---	---	--

*Оценены все растения на делянке

** – гетерогенный образец (неоднородность по устойчивости внутри образца).

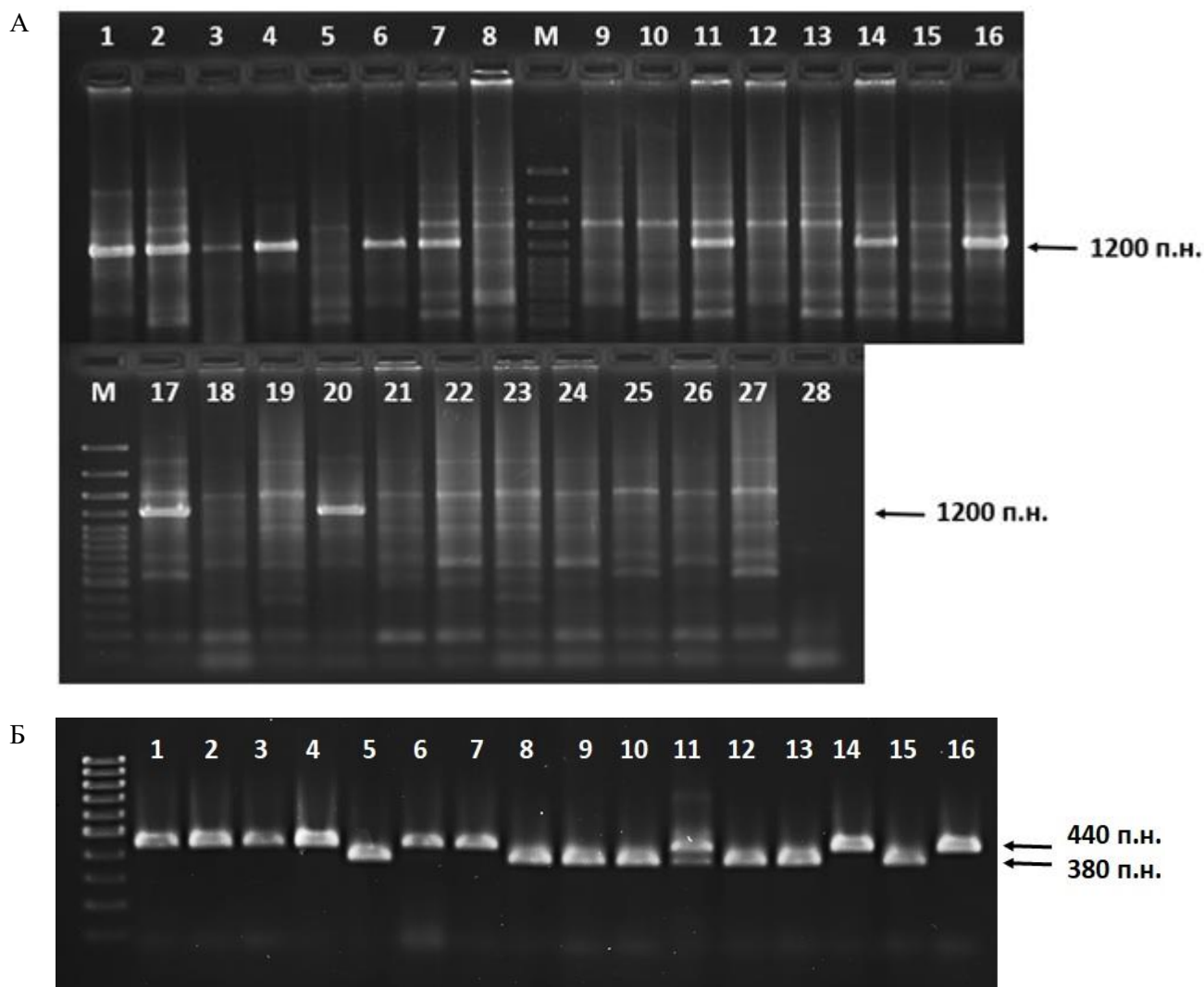


Рисунок 3.3.1 – Идентификация аллельного состава гена *mlo11* с использованием 2-х пар праймеров ADUP7 и Mlo6 (А) и Mlo6 и Mlo10 (В). 1200 п.н. – *mlo11* (А); 440 п.н. – *mlo11* (Б). Цифрами обозначены образцы ячменя: 1 – к-31494, 2 – к-20923, 3 – к-31332 контроль, 4 – к-31488, 5 – к-31540, 6 – к-31380, 7 – к-20921, 8 – к-29440, 9 – к-25873, 10 – к-29719, 11 – к-25793, 12 – к-25872, 13 – к-19483, 14 – к-29820, 15 – к-31367, 16 – к-29820, 17 – к-28684, 18 – к-29911, 19 – к-23380, 20 – к-27295, 21 – к-28666, 22 – к-30231, 23 – к-27165, 24 – к-31058, 25 – к-27176, 26 – к-25801, 27 – к-27156, 28 – H₂O. М – маркер молекулярного веса 3000 (А) и 1000 (В) п.о.

В работах А. Dreiseitl (Dreiseitl, 2017; Dreiseitl, 2024) показано, что аллель *mlo11* широко используется в европейской селекции ячменя и присутствует у большей части сортов. В наших опытах также найдено, что большая часть устойчивых к болезни современных зарубежных пленчатых сортов европейской селекции защищены геном *mlo11*. Однако даже такой стабильный механизм резистентности в годы эпифитотий не может обеспечить 100% иммунитет к патогену. Разный уровень проявления устойчивости к мучнистой росе образцов с идентифицированным

аллелем *mlo11* в Северо-западном регионе России показан в данной работе. Селекционеры обеспокоены чрезмерной зависимостью селекции ячменя от одного гена/аллеля устойчивости, что оказывает сильное давление отбора на патоген, вызывая в конечном итоге появление новой вирулентности.

Изучение образцов коллекции является необходимым шагом для практического использования генетических ресурсов ячменя в селекционных программах. Источники устойчивости ярового ячменя к мучнистой росе, описанные нами, могут быть успешно использованы для создания новых резистентных сортов, в том числе и голозерных.

3.4. Выявление генетического разнообразия по признаку короткостебельности

3.4.1. Разработка и апробация маркеров

Для определения аллелей генов *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*), *uzu1* (*HvBRI1*) и *ari-e* (*HvDep1*) уже разработаны KASP-маркеры (Dang et al., 2020), а также InDel-маркер для аллеля *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (Xu et al., 2017). Однако использование технологии KASP достаточно дорогостоящее и требуют специализированного оборудования, а идентификация аллеля *sdw1.c* с помощью InDel-маркера при электрофорезе в агарозных гелях требует длительной разделения. Альтернативным способом являются маркеры, основанные на рестрикции амплифицированных фрагментов – CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences – полиморфизм рестрикционных фрагментов амплифицированной ДНК) и dCAPS (derived CAPS), их успешно применяют для идентификации аллелей *sdw1.d* и *uzu1.a* (Saisho et al., 2004; Алабушев и др., 2019). Преимущество CAPS и dCAPS-маркеров заключается в возможности идентификации аллелей на стандартном оборудовании для ПЦР с использованием электрофореза в агарозном геле, при этом результаты имеют хорошую воспроизводимость и однозначную интерпретацию. Поэтому нами разработаны dCAPS маркеры для идентификации аллелей *sdw1.c* и *ari-e.GP*.

Для разработки ДНК-маркеров из полногеномной сборки ячменя сорта Morex (MorexV3) извлечена последовательность аллеля дикого типа гена *HvGA20ox2* (GenBank: LOC123445118). Для локализации мутаций, характерных для аллелей *sdw1.c* и *sdw1.d* использовали данные, приведенные в работе Y. Xu и соавторов (2017). Таким образом, была построена консенсусная схема гена *HvGA20ox2*, на которой отражена локализация ассоциированных с аллелями *sdw1.c* и *sdw1.d* мутаций (рисунок 3.4.1).

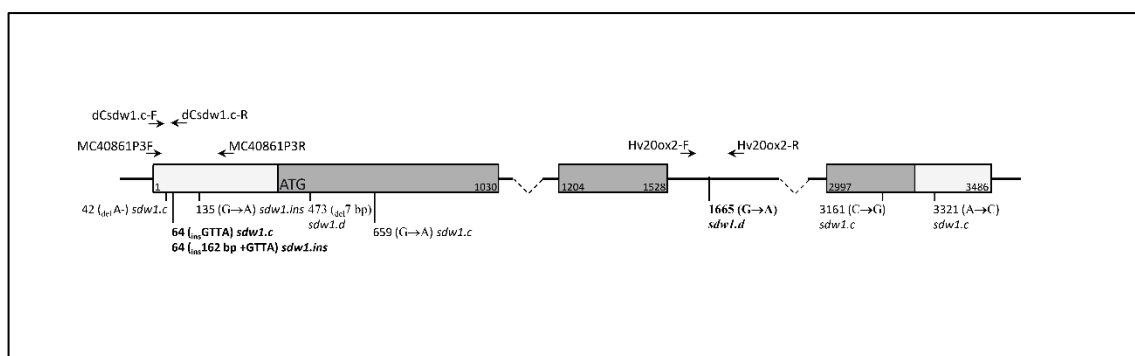


Рисунок 3.4.1 – Схема гена *HvGA20ox2* с локализацией мутаций, характерных для аллелей *sdw1.c*, *sdw1.ins* и *sdw1.d*, а также расположением праймеров для их выявления. Белым выделены некодирующие области экзонов согласно данным Xu et al., 2017, темно-серым – кодирующие.

Для поиска гена *HvDep1* в базах данных NCBI использовали опубликованную последовательность мРНК (GenBank: FJ039903.1). В результате поиска BLAST в полногеномной сборке MorexV3 найдена полноразмерная последовательность гена (GenBank: LOC123397033), экзоны которого были идентичны мРНК. Выравнивание последовательностей гена *HvDep1* от сортов Morex и Golden Promise (носителя мутантного аллеля *ari-e.GP*) подтвердило инсерцию аденина в позиции 1508 во втором экзоне гена *HvDep1*.

Для разработки ДНК-маркера аллеля *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* выбрали инсерцию 4 п.н., локализованную в первом экзоне в позиции – 312-311 (+GTТА). В районе с инсерцией не выявлено сайтов рестрикции, позволявших отличить *sdw1.c* от остальных аллелей, поэтому для идентификации этого аллеля нами созданы dCAPS-праймеры: у обратного праймера dCsdw1.c-R предпоследний нуклеотид модифицирован таким образом, что у ПЦР-продуктов всех аллелей, кроме *sdw1.c*, образовывался рестрикционный сайт -CCGG-, характерный для HpaII (рисунок 3.4.2). Подана заявка на патент изобретения № 2024119127/10(042524) «ДНК-маркер аллеля *sdw1.c* для селекции короткостебельных сортов ячменя».

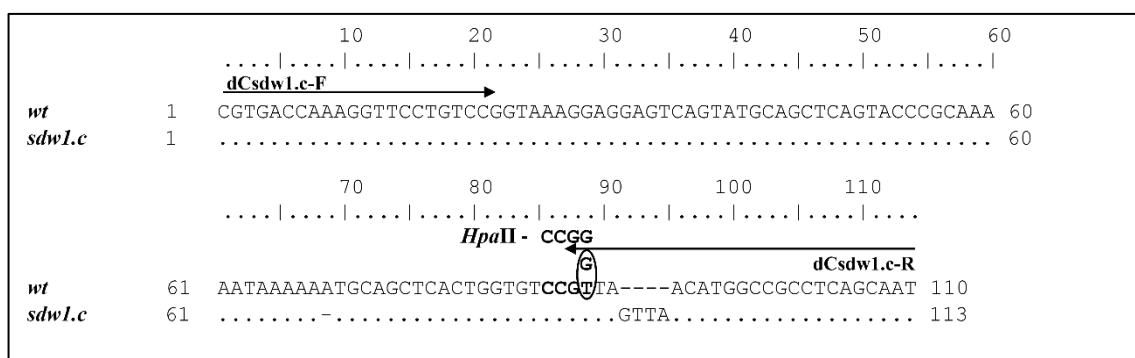


Рисунок 3.4.2 – Выравнивание последовательностей аллеля дикого типа и аллеля *sdw1.c* (ген *HvGA20ox2*), ограниченных dCAPS-праймерами dCsdw1.c-F/R. Овалом выделен нуклеотид, измененный в праймере по сравнению с исходной последовательностью гена.

Аналогичным образом разработан dCAPS-маркер для инсерции 1508 (+A) аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1*. За счет модификации последовательности обратного праймера ПЦР продукт содержал рестрикционный сайт -CATCC- (вместо исходного -CAACC-), позволяющий отличать данную мутацию от всех остальных аллелей путем рестрикции FokI (рисунок 3.4.3, таблица 2.3). Механизм действия dCAPS-маркера dCari-e.GP сходный – у дикого типа при амплификации образуется рестрикционный сайт, а у мутантного аллеля разрезание ПЦР-продуктов происходить не будет.

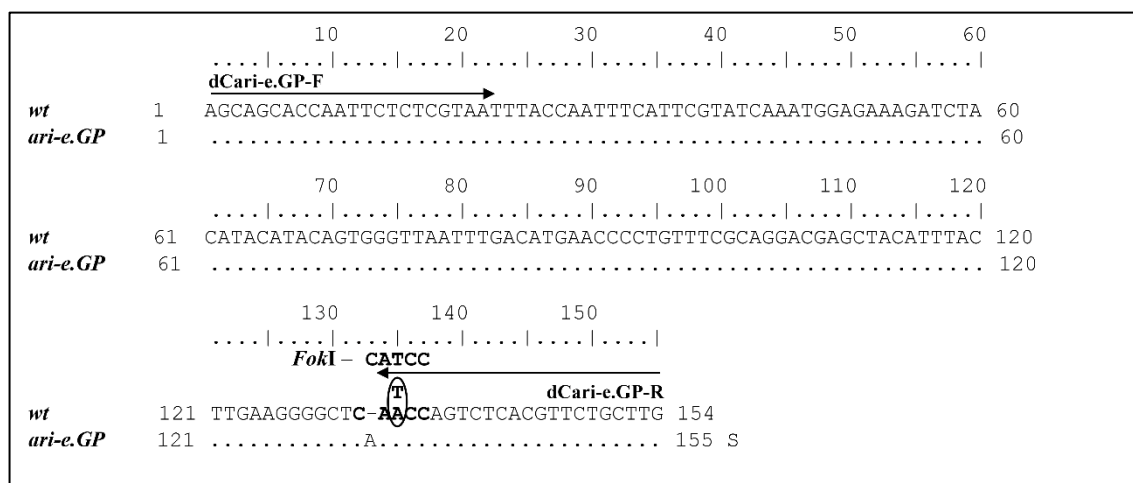


Рисунок 3.4.3 – Выравнивание последовательностей аллеля дикого типа и аллеля *ari-e.GP* (ген *HvDep1*), ограниченных dCAPS-праймерами dCari-e.GP-F/R. Овалом выделен нуклеотид, измененный в праймере по сравнению с исходной последовательностью гена.

Апробацию CAPS и dCAPS маркеров для детекции аллелей *sdw1.d* и *uzu1.a*, взятых из литературных источников (Saisho et al., 2004; Jia et al., 2009; Алабушев и др., 2019), *sdw1.c* и *ari-e.GP*, разработанные нами, провели на выборке контрольных образцов ячменя коллекции ВИР с известными аллелями генов короткостебельности (таблица 3.4.1; рисунок 3.4.4 и 3.4.4).

Таблица 3.4.1 – Контрольные образцы для идентификации аллелей короткостебельности

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Ген, аллель	Литературный источник
30291	Yerong	Австралия	<i>HvGA20ox2; sdw1.a</i>	Xu et al., 2017
31757	sdw 1.a	Швеция	<i>HvGA20ox2; sdw1.a</i>	Jia et al., 2009
19308	Dayton	США	<i>HvGA20ox2; sdw1.c</i>	Xu et al., 2017
19808	Deba Abed	Дания	<i>HvGA20ox2; sdw1.c</i>	Xu et al., 2017
19691	Чехословакия	Diamant	<i>HvGA20ox2; sdw1.d</i>	Xu et al., 2017
30293	Franklin	Австралия	<i>HvGA20ox2; sdw1.d</i>	Teplyakova et al., 2017
31247	Tipple	Великобритания	<i>HvGA20ox2; sdw1.d</i>	Xu et al., 2017
31355	Braemar	Германия	<i>HvGA20ox2; sdw1.d</i>	Xu et al., 2017
20491	Golden Promise	Великобритания	<i>HvDep1; ari-e.GP</i>	Wendt et al., 2016
26959	Morex	США	Дикий тип	Teplyakova et al., 2017
19036	Jotun	Швеция	Дикий тип	Jia et al., 2009

29576	Bowman	США	Дикий тип	Dockter, Hansson, 2015
-------	--------	-----	-----------	---------------------------

Для идентификации аллеля *sdw1.d* (SNP в позиции 1665 G→A) гена *HvGA20ox2* использовали соответствующий CAPS-маркер (таблица 2.3). Наличие аллеля *sdw1.d* определяли по отсутствию рестрикции ПЦР-продуктов с праймерами HvGA20ox2F/R, тогда как у всех остальных аллелей, включая дикий тип, в районе SNP присутствовал сайт для рестриктазы HaeIII (рисунок 3.4.4А). Аллель *sdw1.d* выявлен у контрольных образцов: к-19691 Diamant (Чехословакия) (представлен на рисунке), к-30293 Franklin (Австралия), к-31247 Tipple (Великобритания), к-31355 Braemar (Германия). У образцов с аллелем *sdw1.a* продуктов амплификации с праймерами HvGA20ox2F/R не было, т.к. они характеризуются делецией гена, что подтверждено на образце к-30291 Yerong (Австралия), несущий *sdw1.a* (рисунок 3.4.4А).

Для детекции аллеля *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* использовали разработанный нами dCAPS маркер (dCsdw1.c), выявляющий инсерцию в 4 п.н. в позиции – 312-311 (+GTТА) (таблица 2.3). Аллель *sdw1.c* выявлен у контрольных образцов к-19308 Dayton (США), к-19808 Deba Abed (Дания) – для них-разрезание ПЦР-продуктов не происходило (рисунок 3.4.4Б).

Разработанный нами dCAPS маркер (dCari-e.GP) использован для идентификации аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1*. Разработанные праймеры фланкируют район со вставкой -A- в позиции 1508 от стартового кодона (таблица 2.3). При амплификации у аллелей дикого типа образуется рестрикционный сайт CATCC, характерный для рестриктазы FokI, у мутантного аллеля разрезание ПЦР-продуктов размером 154 п.н. происходить не будет (рисунок 3.4.4Г). Апробация dCAPS маркера для идентификации *ari-e.GP* подтвердила его наличие у контрольного образца к-20491 Golden Promise (Великобритания).

Мутантный аллель *uzu1.a* гена *HvBRI1* определяли при помощи известного из литературы dCAPS маркера (таблица 2.3), который позволяет идентифицировать замену SNP A→G в позиции 2612 от стартового кодона. О наличии аллеля *uzu1.a* судили по рестрикции ПЦР-продуктов (рестриктаза BstHNI). В нашей выборке не было контрольных образцов с аллелем *uzu1.a*, однако отобрано несколько генотипов, предположительно с данным аллелем, на основе фенотипической оценки проростков, которые имеют характерный для *uzu1.a* небольшой крючок или выступ на верхушке coleoptily. Действительно, dCAPS маркер подтвердил наличие *uzu1.a* у образцов к-21338 Ehimehadaka N4, к-21341 Jamatohadaka, к-21363 Shikokuhadaka N3, к-21378 Shinjinryoku N1 (рисунок 3.4.5).

Таким образом, проведенная апробация CAPS- и dCAPS-маркеров для аллелей *sdw1.d*, *sdw1.c* (ген *HvGA20ox2*), *uzu1.a* (*HvBRI1*) и *ari-e.GP* (*HvDep1*) на контрольной выборке образцов подтвердила, что маркеры с высокой эффективностью дифференцируют данные мутантные варианты от дикого типа и остальных аллелей (рисунок 3.4.4 и 3.4.5).

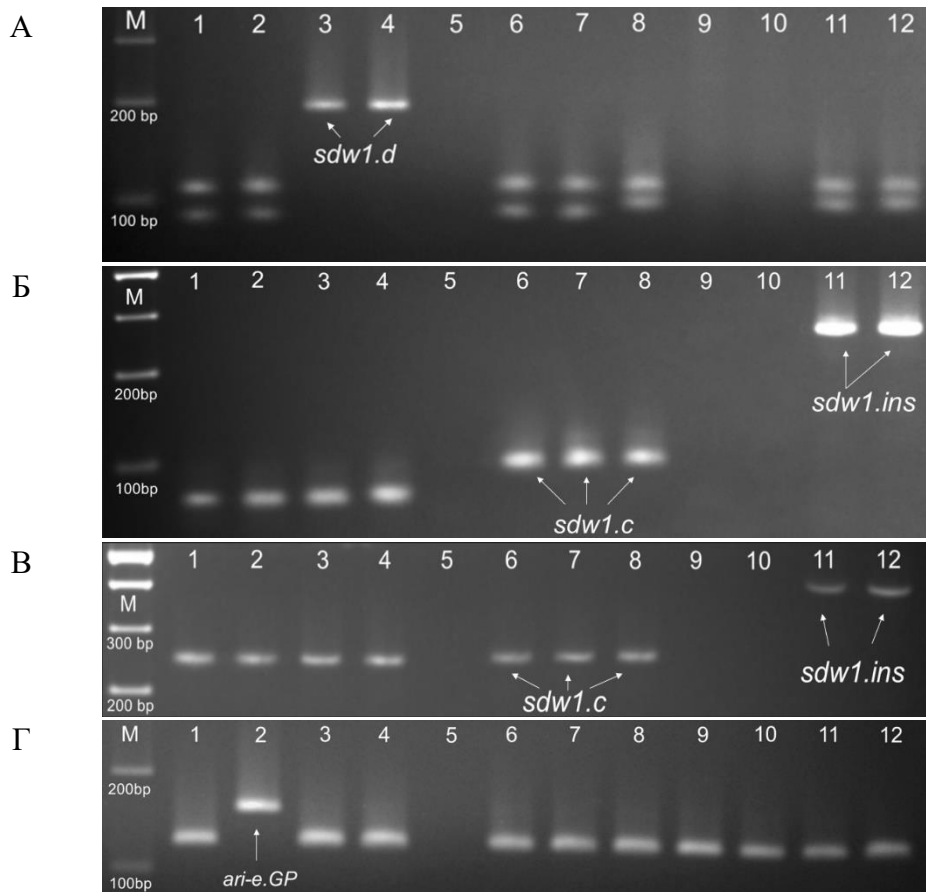


Рисунок 3.4.4 – Идентификация аллельного состава генов *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*) и *ari-e* (*HvDep1*). А – аллель *sdw1.d* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): CAPS-маркер (праймеры Hv20ox2-F/R + HaeIII); Б – аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): dCAPS-маркер (dCsdw1.c-F/R + HpaII); В – аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): InDel-маркер (MC40861P3F/R); Д – аллель *ari-e.GP* гена *ari-e* (*HvDep1*): dCAPS-маркер (праймеры dCari-e.GP-F/R + FokI); 1 – к-26959 Morex (дикий тип); 2 – к-20491 Golden Promise (*ari-e.GP*); 3 – к-19691 Diamant (*sdw1.d*); 4 – к-30284 Namoi (*sdw1.d*); 5 – отрицательный контроль (H₂O); 6 – к-19808 Deba Abed (*sdw1.c*); 7 – к-26209 Potra (*sdw1.c*); 8 – к-21363 Shikokuhadaka N3 (*sdw1.c* и *uzu1.a*); 9 – к-30291 Yerong (*sdw1.a/sdw1.e*); 10 – к-28957 Karan 3 (*sdw1.a/sdw1.e*); 11 – к-28184 Местный (*sdw1.ins*); 12 – к-23378 C.I.10405 (*sdw1.ins*). М – маркер молекулярного веса 100 п.о. (СибЭнзим).

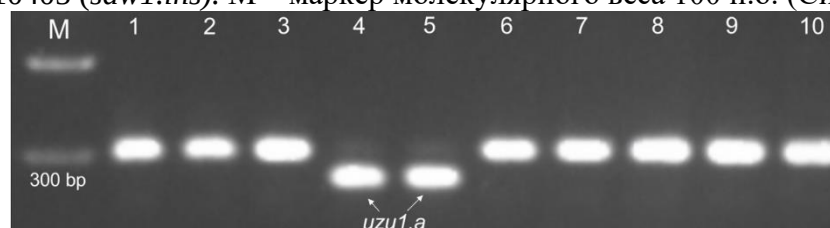


Рисунок 3.4.5 – Идентификация аллельного состава гена *uzu1* (*HvBRI1*): аллель *uzu1.a* – dCAPS-маркер (+BstHNI); 1 – к-26959 Morex (дикий тип); 2 – к-20491 Golden Promise (*ari-e.GP*); 3 – к-19691 Diamant (*sdw1.d*); 4 – к-21363 Shikokuhadaka N3 (*sdw1.c* и *uzu1.a*); 5 – к-21341 Jamatohadaka (*sdw1.c* и *uzu1.a*); 6 – к-26209 Potra (*sdw1.c*); 7 – к-30291 Yerong (*sdw1.a/sdw1.e*); 8 – к-28957 Karan 3 (*sdw1.a/sdw1.e*); 9 – к-28184 Местный (*sdw1.ins*); 10 – к-23378 C.I.10405 (*sdw1.ins*). М – маркер молекулярного веса 100 п.о. (СибЭнзим).

3.4.2. Идентификация аллелей короткостебельности

С привлечением внутригенных CAPS- и dCAPS-маркеров аллелей генов короткостебельности *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*), *uzu1* (*HvBRI1*) и *ari-e* (*HvDep1*) проведен молекулярно-генетический скрининг 32 контрастных по высоте образцов ячменя из изучаемого набора (таблица 2.3; Приложение 5; рисунок 3.4.4 и 3.4.5) (Lukina et al., 2024).

Наиболее представленными в выборке были образцы ячменя с аллелями гена *sdw1/denso* (Приложение 5; рисунок 3.4.4). Для четырех образцов идентифицированы аллель *sdw1.d*: к-31430 AF Lucius (Чехия, var. *nudum*), к-27080 Белорусский 76 (Беларусь, var. *nudum*), к-28650 S-281 (Мексика, var. *himalayense*), к-30284 Namoi (Австралия, var. *nudum*). Выявлены три образца, предположительно несущие аллель *sdw1.a* или *sdw1.e*, которые характеризуются протяженной делецией, затрагивающей ген *HvGA20ox2*: к-28957 Karan 3 (Индия, var. *coeleste*), к-28961 Karan 19 (Индия, var. *coeleste*), к-31059 Tamalpais (США, var. *coeleste*). По географическому происхождению выделенные голозерные образцы относятся к шестирядному ячменю из Индии и США.

У двух образцов идентифицирован аллель *sdw1.c*: к-29730 Xima La 6 (Китай, var. *coeleste*) и к-26209 Potra (Финляндия, var. *parallelum*). Этот аллель выявлен еще у четырех образцов, но в сочетании с аллелем короткостебельности *uzu1.a* гена *uzu1* (*HvBRI1*): к-21338 Ehimehadaka N4 (Япония, var. *subnudipyramidatum*), к-21341 Jamatohadaka (Япония, var. *subnudipyramidatum*), к-21363 Shikokuhadaka N3 (Япония, var. *brevisetum*), к-21378 Shinjinryoku N1 (Япония, var. *brevisetum*). Данные образцы относятся к шестирядным голозерным образцам японского происхождения.

В ходе скрининга выборки с привлечением dCAPS-маркера аллеля *sdw1.c* обнаружены 12 образцов, которые отличаются большим размером ПЦР продуктов. Это может свидетельствовать о наличии инсерции в последовательности гена *sdw1/denso*.

В изученной выборке не найдены образцы ячменя с аллелем *ari-e.GP* (ген *ari-e*), рестрикция ПЦР-продуктов происходила у всех генотипов, кроме контрольного сорта к-20491 Golden Promise.

У остальных семи образцов изучаемые аллели генов короткостебельности не выявлены.

3.4.3. Новый аллельный вариант гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*)

Для подтверждения инсерции в гене *sdw1/denso*, выявленной с помощью InDel- и dCAPS-маркеров, у 12 образцов проведено дополнительное секвенирование ПЦР-продуктов. В случае подобранных по литературе праймеров MC40861P3F/R секвенирование провели для следующих образцов ячменя: несущих выявленную вставку Rimpaus Nackta (GenBank: PP053706), Makbo

(PP053704), а также сортов Deba Abed (PP053703), несущий аллель *sdw1.c*, и Morex (аллель дикого типа, PP053702) (рисунок 3.4.6). От разработанных нами праймеров dCsdw1.c-F/R секвенирование ПЦР-продуктов проведено для образца к-18374 (PP053712) со вставкой, для Dayton (аллель *sdw1.c*, PP053710) и Morex (рисунок 3.4.7).

Показано, что все образцы с ПЦР-продуктом большего размера содержали инсерцию размером в 166 п.н. (рисунок 3.4.6 и 3.4.7), расположенную в позиции 64 п.н. от начала 5'-некодирующей области первого экзона гена *HvGA20ox2*. Инсерция оказалась одинаковой у всех секвенированных образцов ячменя с большим размером ПЦР-продукта. Примечательно, что в этой же позиции у аллеля *sdw1.c* локализована характерная для него инсерция -GTТА-, которая совпадает с 3'-концом вставки в 166 п.н., выявленной в нашем исследовании в этой же позиции. Поиск BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) последовательности инсерции в 166 п.н. определил высокую гомологию (92,02%, покрытие 98%) с участком, аннотированным как транспозон *Thalos_2* (GenBank: KR813336.1). Данный транспозон имеет длину 162 п.н. и не содержит на своем конце последовательность -GTТА-, характерную для аллеля *sdw1.c*. Выравнивание результатов секвенирования выявило также однонуклеотидную замену G→A в позиции 165 от начала первого экзона. Как и инсерция 166 п.н., данный SNP локализован в первом экзоне вверх по течению от стартового кодона. Таким образом, выявлен новый аллель гена *sdw1/denso*, характеризующийся инсерцией транспозона *Thalos_2*, идущей за ней вставкой -GTТА-, общей с аллелем *sdw1.c*, а также однонуклеотидной заменой 165 G→A, который мы назвали *sdw1.ins*. Он обнаружен у 12 образцов ярового ячменя разного эколого-географического происхождения, большая часть которых представлена местными сортами преимущественно из высокогорных районов. Экологическое разнообразие образцов с данной инсерцией позволяет предположить, что вставка транспозона произошла независимо (Lukina et al., 2024).

		10	20	30	40	50	60
							
		MC40861P3F →					
<i>wt</i> (cv. Morex)	1	TATGGCGTGACCAAAGGTTCCCTGTCCGGTAAAGGAGGAGTCAGTATGCAGCTCAGTACCC					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	1						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	1						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	1						
		70	80	90	100	110	120
							
<i>wt</i> (cv. Morex)	61	GCAAAAATAAAAAATGCAGCTCACTGGTGTCCGTTA-----					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	61						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	61	CTCCCTCCGTAACATAATAATT					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	61	CTCCCTCCGTAACATAATAATT					
		130	140	150	160	170	180
							
<i>wt</i> (cv. Morex)	96	-----					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	95	-----					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	121	CTTTTAAGATATTTCACTAGGTGTCTACATACGAAGCAAAGTGAGTGAATCTATACTTTA					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	121	CTTTTAAGATATTTCACTAGGTGTCTACATACGAAGCAAAGTGAGTGAATCTATACTTTA					
		190	200	210	220	230	240
							
<i>wt</i> (cv. Morex)	96	-----					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	95	-----					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	181	AATTATGTCTATATACATCCGTATGTAGTTCATTAGTGAAACCTGTAGAAAGACTTATAT					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	181	AATTATGTCTATATACATCCGTATGTAGTTCATTAGTGAAACCTGTAGAAAGACTTATAT					
		250	260	270	280	290	300
							
<i>wt</i> (cv. Morex)	96	-----ACATGGCCGCTCAGCAATATCCTAATCACCATCCATT					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	95	-----GTTA.....					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	241	TTAAGAACGGAGGGAGTAGTTA.....					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	241	TTAAGAACGGAGGGAGTAGTTA.....					
		310	320	330	340	350	360
							
<i>wt</i> (cv. Morex)	135	TGTGACCTTATTACGAGTCTCAAAGTAGGATCGGACGGTGATGGAGGTAGCCCCGTAGG					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	138						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	301	A.....					
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	301	A.....					
		370	380	390	400	410	
							
		← MC40861P3R					
<i>wt</i> (cv. Morex)	195	GATCAAACCCGGAAGCTTTTATCCCATTCTCTCGTGGTGGATTGGTG					
<i>sdw1.c</i> (cv. Deba Abed)	198						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Makbo)	361						
<i>sdw1.ins</i> (cv. Rimpaus Nackta)	361						

Рисунок 3.4.6 – Выравнивание секвенированных последовательностей, полученных с помощью праймеров MC40861P3F/R. Жирным выделена последовательность транспозона *Thalos_2*.

			10	20	30	40	50	60	
									
			dCsdw1.c-F →						
wt (cv. Morex)	1	CGTGACCAAAGGTTCTCTGTCGGTAAAGGAGGAGTCAGTATGCAGCTCAGTACCCGCAAA	60						
sdw1.c (cv. Dayton)	1		60						
sdw1.ins (k-18374)	1		60						
			70	80	90	100	110	120	
									
wt (cv. Morex)	61	AATAAAAAATGCAGCTCACTGGTGTCCGTA-----	91						
sdw1.c (cv. Dayton)	61	T-----	90						
sdw1.ins (k-18374)	61	T..CTCCCTCCGTAACATAAATAATTCTTTT	120						
			130	140	150	160	170	180	
									
wt (cv. Morex)	91	-----	91						
sdw1.c (cv. Dayton)	90	-----	90						
sdw1.ins (k-18374)	121	AAGATATTTCACTAGGTGTCTACATACGAAGCAAAGTGAGTGAATCTATACTTTAAATTA	180						
			190	200	210	220	230	240	
									
wt (cv. Morex)	91	-----	91						
sdw1.c (cv. Dayton)	90	-----	90						
sdw1.ins (k-18374)	181	TGTCTATATACATCCGTATGTAGTTCATTAGTGAAACCTGTAGAAAGACTTATATTTAAG	240						
			250	260	270				
									
			dCsdw1.c-R ←						
wt (cv. Morex)	91	-----ACATGGCCGCTCAGCAAT	110						
sdw1.c (cv. Dayton)	90	-----GGTA.....	113						
sdw1.ins (k-18374)	241	AACGGAGGGAGTAGGTA.....	276						

Рисунок 3.4.7 – Выравнивание секвенированных последовательностей, полученных с помощью праймеров dCsdw1.c-F/R. Жирным курсивом выделена последовательность, гомологичная транспозону Thalos_2. Подчеркнут нуклеотид, измененный в праймере по сравнению с исходной последовательностью гена

Фенотипирование образцов по признакам высоты растений и устойчивости к полеганию проводили в течение 3-х лет (Приложение 6). Высота изучаемых растений в 2021 г. колебалась от 22 до 68 см, в 2022 г. – от 34 до 92 см, в 2023 г. – от 34 до 85 см. По трехлетним данным выделены 24 источника короткостебельности с укороченной соломиной длиной менее 60–70 см, при этом у 11 образцов высота растений не превышала 55 см. Образцы к-30284 Namo и к-5210 Makbo из Австралии, к-28645 S-274 (Мексика), к-28184 Местный (Йемен) практически не изменялись по высоте по годам, что свидетельствует об их экологической адаптивности. Высота образцов к-8952 и к-8953 (местные из Турции), к-30016 C.I.11077 (Перу), к-27765 Dolma (Индия), к-25801 Lasnkес Korona и к-25794 Rimpaus Nackta из Германии, напротив, сильно варьировала в различные годы изучения.

По трехлетним данным в качестве источников устойчивости к полеганию (устойчивость 7–9 баллов) выделены короткостебельные образцы к-31431 AF Cesar (Чехия), к-29730 Xima La 6 (Китай), к-21338 Ehimehadaka N4, к-21341 Jamatohadaka, к-21363 Shikokuhadaka N3, к-21378 Shinjinryoku N1 (Япония), к-28868 Сложный гибрид (Мексика), к-31059 Tamalpais (США), к-

31756 Кибцел (Ленинградская обл.). Среднеустойчивыми к полеганию (5–7 баллов) оказались образцы: к-31540 Lotos (Германия), к-31430 AF Lucius (Чехия), к-28957 Karan 3, к-28961 Karan 19 (Индия), к-15950 N1060 (Китай), к-27080 Белорусский 76 (Беларусь), к-28645 S-274 (Мексика), к-30284 Namoi (Австралия), к-26209 Potra (Финляндия). Остальные образцы в разные года показали себя как неустойчивые к полеганию.

Сопоставляя данные по фенотипированию и молекулярно-генетическому скринингу, можно отметить, что все образцы ячменя с аллелями *sdw1.d*, *sdw1.a/sdw1.e* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*) характеризуются средней устойчивостью к полеганию, независимо от влияния погодных условий. Высокая устойчивость к полеганию была показана для образцов с аллелем *sdw1.c* или при сочетании этого аллеля с аллелем *uzu1.a* гена *HvBRI1*. Образцы с идентифицированными аллелями генов *sdw1* (ген *HvGA20ox2*) и *uzu1* (ген *HvBRI1*) рекомендуется использовать как источники короткостебельности и устойчивости к полеганию в селекционных программах.

Среди образцов, у которых изучаемые аллели короткостебельности не выявили, по результатам трехлетних наблюдений выделились 3 низкорослых и наиболее устойчивых к полеганию: к-31431 AF Cesar (Чехия), к-28868 сложный гибрид (Мексика) и к-31756 Кибцел (Ленинградская обл.). Вероятнее всего, их устойчивость к полеганию обусловлена другими генами короткостебельности или другими особенностями стебля.

Высота растений у образцов с новым аллелем *sdw1.ins* варьировала от 36 до 91 см и менялась в зависимости от погодных условий. При различных погодных условиях они не сохраняли высокую устойчивость к полеганию, по данным 2022–2023 гг. она классифицировалась как средняя или низкая. Вероятно, данная вставка в начале некодирующей области не влияет на устойчивость к полеганию растений (Lukina et al., 2024).

3.5. Полногеномный анализ ассоциаций

Проведен полногеномный анализ ассоциации (GWAS) для поиска значимых геномных локусов, ассоциированных с основными хозяйственно ценными признаками ячменя. В состав набора вошли местные образцы, селекционные линии, староместные и современные сорта, при этом 99 образцов относятся к двурядному ячменю, а 110 к шестирядному. Помимо этого, набор представлен в основном группой голозерного (202 образца) и 7 образцами пленчатого ячменя разного эколого-географического происхождения. Данные по генотипированию выявили десять образцов с высокой гетерозиготностью (более 5%), представленных в таблице 3.5.1. Эти образцы исключены из дальнейшего анализа ассоциации. В результате для дальнейшего анализа генотип-фенотип проанализировано 199 образцов из набора (Лукина и др., 2025).

Таблица 3.5.1 – Список гетерозиготных образцов ярового ячменя в изучаемом наборе

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Доля гетерозиготных локусов, %
7061		Япония	14,6
21315	Kobai N 10	Япония	8,0
8682		Эфиопия	5,0
25009	Местный	Эфиопия	8,0
30284	Namoi	Австралия	22,4
31367	Kornelija	Латвия	25,1
5991	Местный кальджоу	Афганистан	8,2
21455	Hotoka N 1	Япония	20,5
3258		Судан	17,2
28076	S-303	Мексика	13,5

Для фильтрации маркеров был установлен порог частоты минорного аллеля $\leq 5\%$ и доля пропущенных данных $> 5\%$. Анализ данных генотипирования после фильтрации показал, что 33097 (75,2%) маркеров из 44040 возможно использовать для дальнейшего анализа.

По данным генотипирования проанализирована популяционная структура. Учтен такой показатель, как наименьшее значение k на «плато», которое фиксирует истинное значение субпопуляций. В результате нами выделено пять субпопуляций/кластеров ($k=5$) в исследуемой выборке (рисунок 3.5.1) (Лукина и др., 2025).

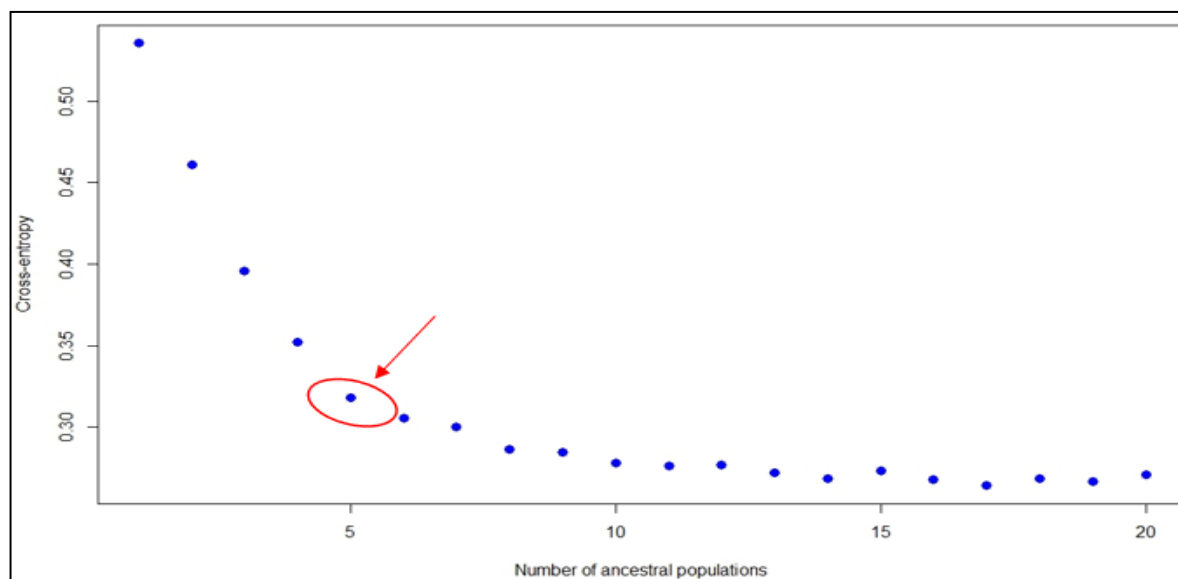


Рисунок 3.5.1 – График определения оптимального количества субпопуляций в изучаемой выборке ячменя.

В последующем анализе структуры популяции использовали диапазон значений $k=4-6$, как показано на рисунке 3.5.2. Анализ популяционной структуры выявил присутствие примесей всех SNP в других кластерах, что показывает сложное строение родословных, анализируемых

образцов ячменя. Генотипы, включенные в выделенные кластеры, проанализированы по происхождению, рядности колоса и селекционному уровню.

При разделении изучаемых генотипов на 5 кластеров ($k=5$) в первый кластер вошли 57 образцов – преимущественно шестирядные голозерные образцы ячменя из Японии, Китая, Монголии, Афганистана, Таджикистана и единичными представителями других стран. Это соответствует Восточноазиатскому и Среднеазиатскому центрам разнообразия культурного ячменя.

Второй кластер включает 18 преимущественно шестирядных староместных сортов Европейской части России и единичные образцы из Центральной Европы (Австрия, Германия, Франция и Польша).

Третий кластер насчитывает 47 современных сортов и селекционных линий различного географического происхождения. Для данного кластера характерно наибольшее число примесей всех других кластеров, что указывает на их сложные родословные в процессе создания.

В четвертый кластер вошли 43 генотипа, преимущественно двурядные голозерные местные образцы из Турции, Ирана, Таджикистана, Узбекистана, Туркменистана, Грузии, Индии и регионов Кавказских гор (Северная Осетия и Дагестан). Данный кластер соответствует Переднеазиатскому центру с элементами Среднеазиатского. Кроме того, для четвертого кластера характерно наименьшее количество примесей других генотипов.

Пятый кластер включает 34 образца преимущественно местные сорта из Эфиопии и полученные селекционные линии и сорта с использованием генетического материала этой страны. Соответствует Эфиопскому центру разнообразия. Данный кластер представлен редкими ботаническими разновидностями *var. duplinigrum* Koern., *var. nigrinudum* Vav., *var. duplialbum* Koern., *var. nudimelanocrithum* Giess., что подтверждает сосредоточение в Эфиопии исключительного богатства образцов и их специфику по целому ряду селекционных признаков.

Различия в разделении исследуемых генотипов при разных значениях субпопуляций показало, что при $k=4$ выделяется 4 кластера, которые включают первый, четвертый и пятые кластеры при $k=5$ и объединяет второй и третий кластеры в один. Если рассматривать шесть кластеров ($k=6$), то единственное отличие будет в том, что из первого кластера будут выделяться две группы, первая из которых включает только сорта Японии, а вторая – все остальные (Лукина и др., 2025).

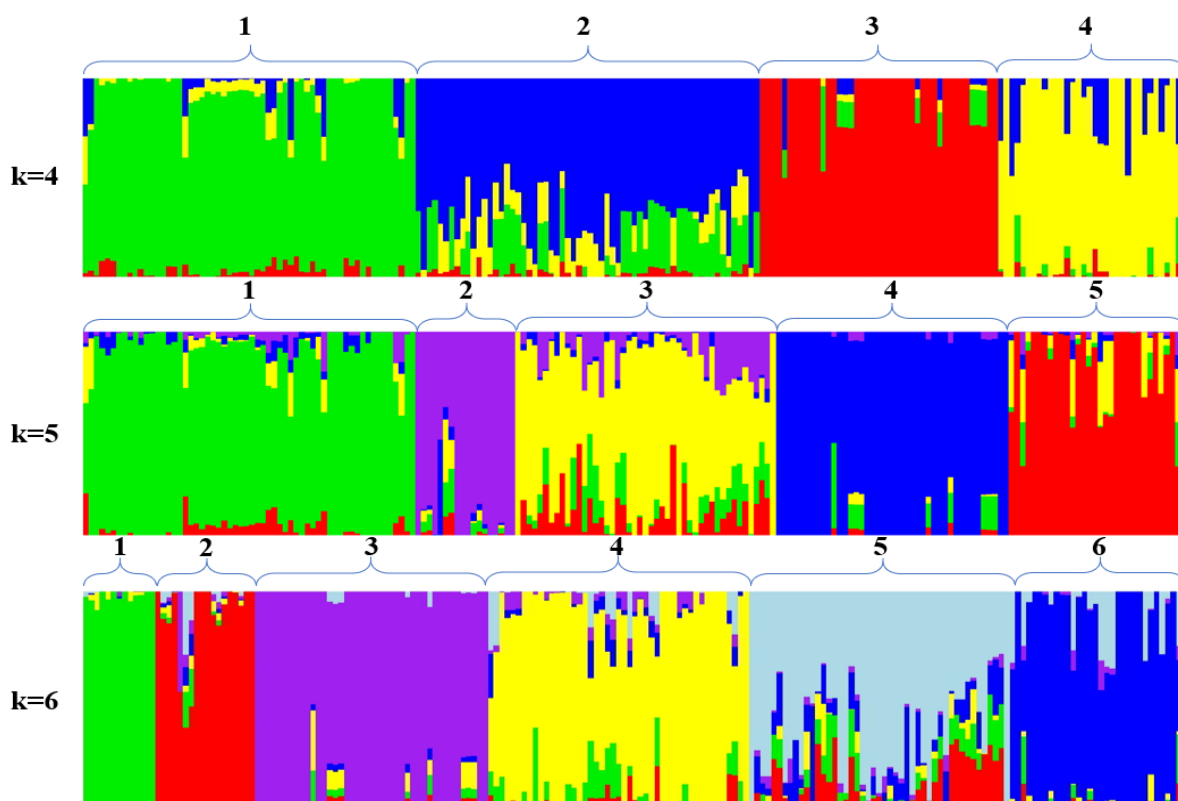


Рисунок 3.5.2 – Популяционная структура 199 генотипов ячменя. Различными цветами и цифрами выделены кластеры при разных значениях субпопуляций ($k=4$, $k=5$, $k=6$).

Полученные данные фенотипа и генотипа использовали для анализа ассоциации фенотип-генотип. Оценка ассоциаций между фенотипом и генотипом по хозяйственно ценным признакам для 199 образцов ячменя с помощью GWAS позволила обнаружить более 300 значимых и предполагаемых SNP маркеров на всех семи хромосомах ячменя. После анализа и объединения данных выделено 219 маркеров для всех изучаемых признаков (Приложение 7, 8, 9).

Устойчивость к полеганию

С помощью GWAS обнаружено 18 маркеров на хромосомах 1Н, 2Н, 3Н, 5Н, 6Н, связанных с признаком «устойчивость к полеганию» (Приложение 7, Приложение 8А). Проанализировав все маркеры, нами отобрано 10 из них на хромосомах 1Н и 2Н, которые либо повторялись в разные года, либо попали в одинаковые генетические позиции на хромосомах. На 1Н хромосоме маркер JHI-Hv50k-2016-8553 попал в межгенное пространство и проявился в течение двух лет изучения, а 3 маркера (JHI-Hv50k-2016-47731, JHI-Hv50k-2016-47744, JHI-Hv50k-2016-47753) наблюдались в одном геномном районе 103,82 сМ, два из которых попали в один ген. На хромосоме 2Н обнаружено четыре маркера (22,17 сМ), три из которых попали в один ген (SCRI_RS_131218, SCRI_RS_188893, JHI-Hv50k-2016-73780). Также на 2Н в локус 140,07-141,93 сМ попало два маркера JHI-Hv50k-2016-140944 и SCRI_RS_223188.

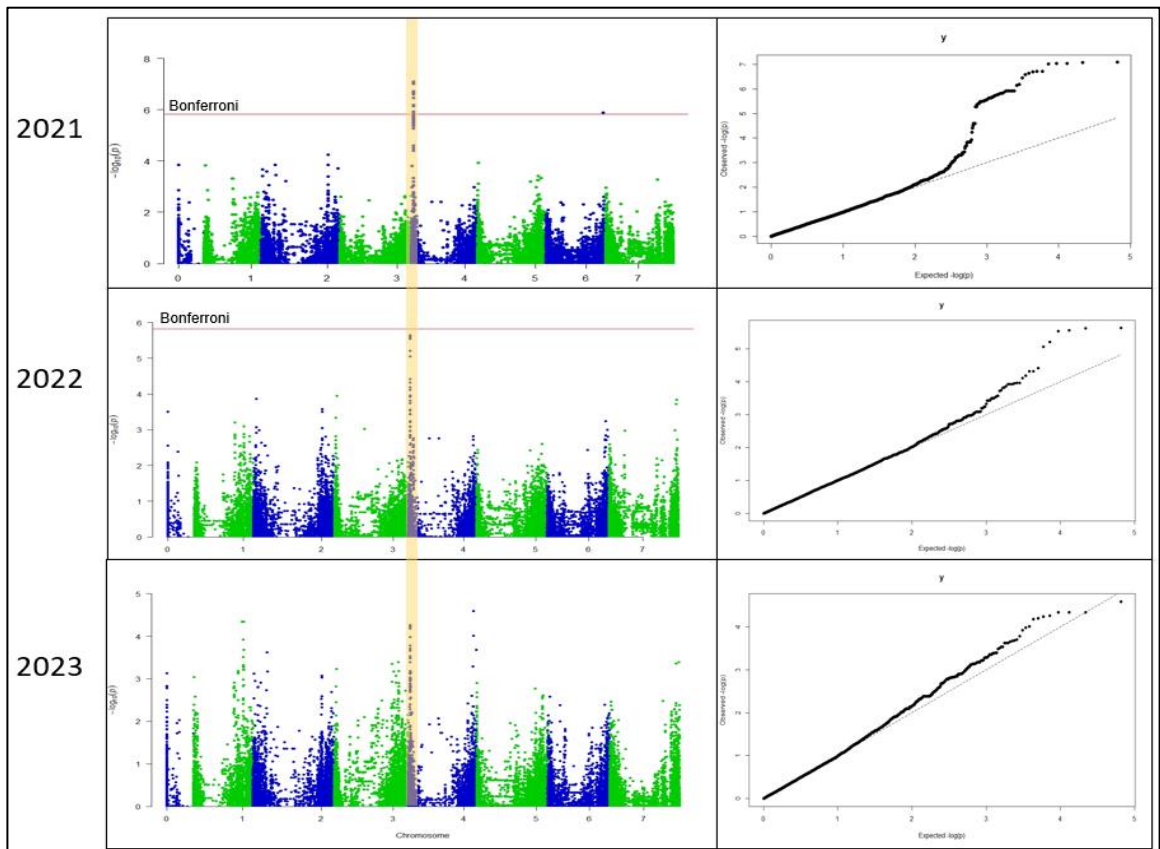
Высота растений

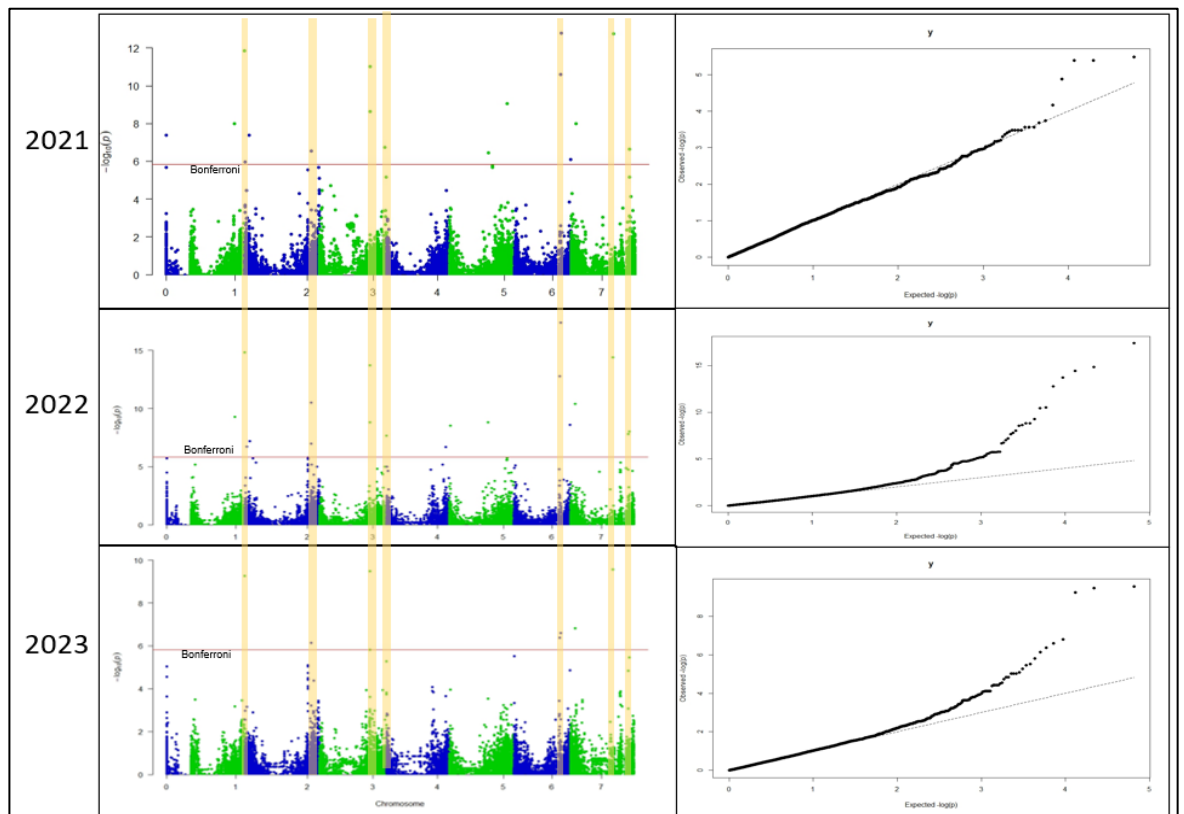
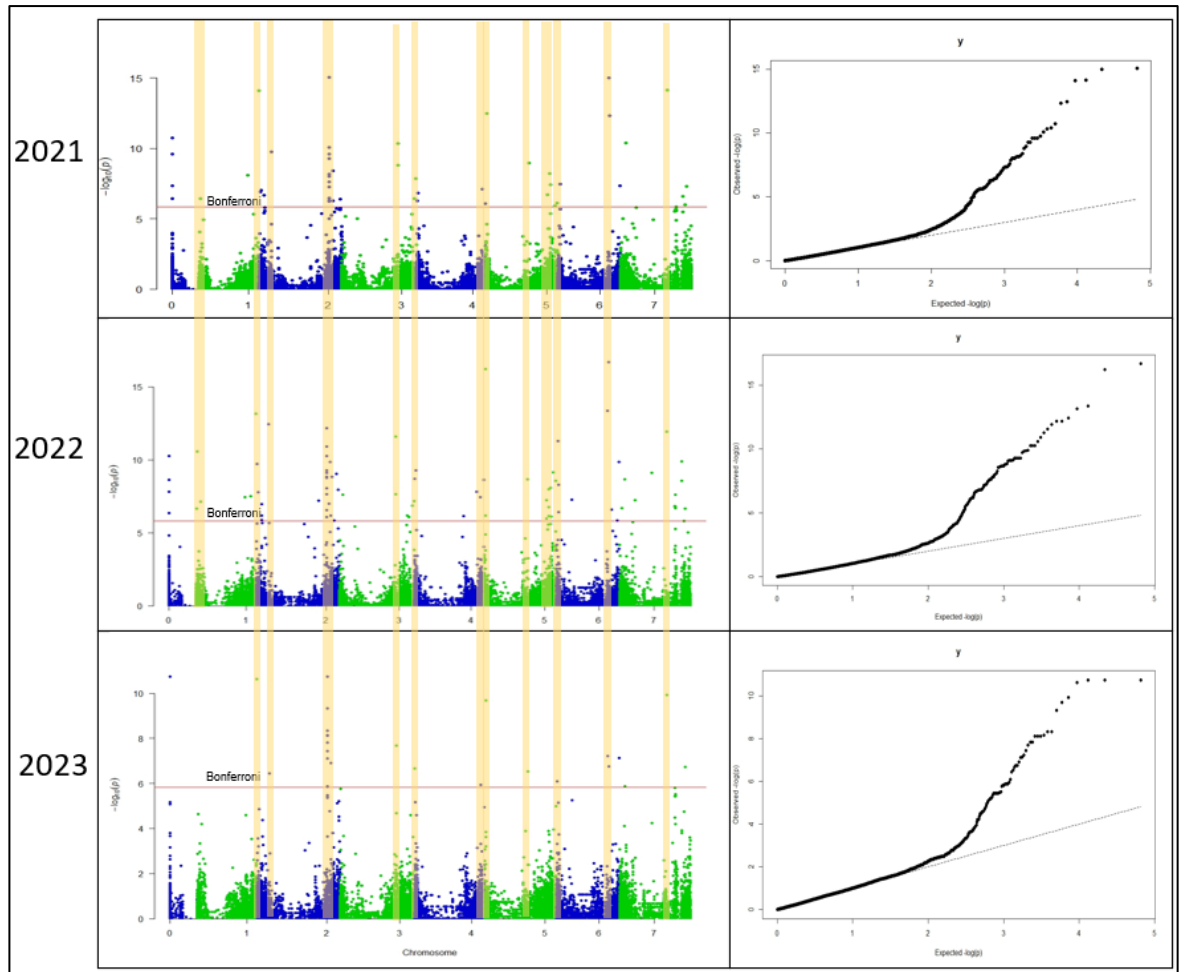
Для признака «высота растений» с помощью GWAS обнаружено 8 предполагаемых маркеров на хромосомах 2Н, 5Н, 6Н и 7Н (Приложение 7, Приложение 8Б). Маркер JHI-Hv50k-2016-419374 выявлен в течение двух лет изучения и расположен в геномном районе 93,13 сМ на хромосоме 6Н. Три маркера (JHI-Hv50k-2016-337068, JHI-Hv50k-2016-337089, JHI-Hv50k-2016-337093) на хромосоме 5Н попали в один район 125,76.

Длина колоса

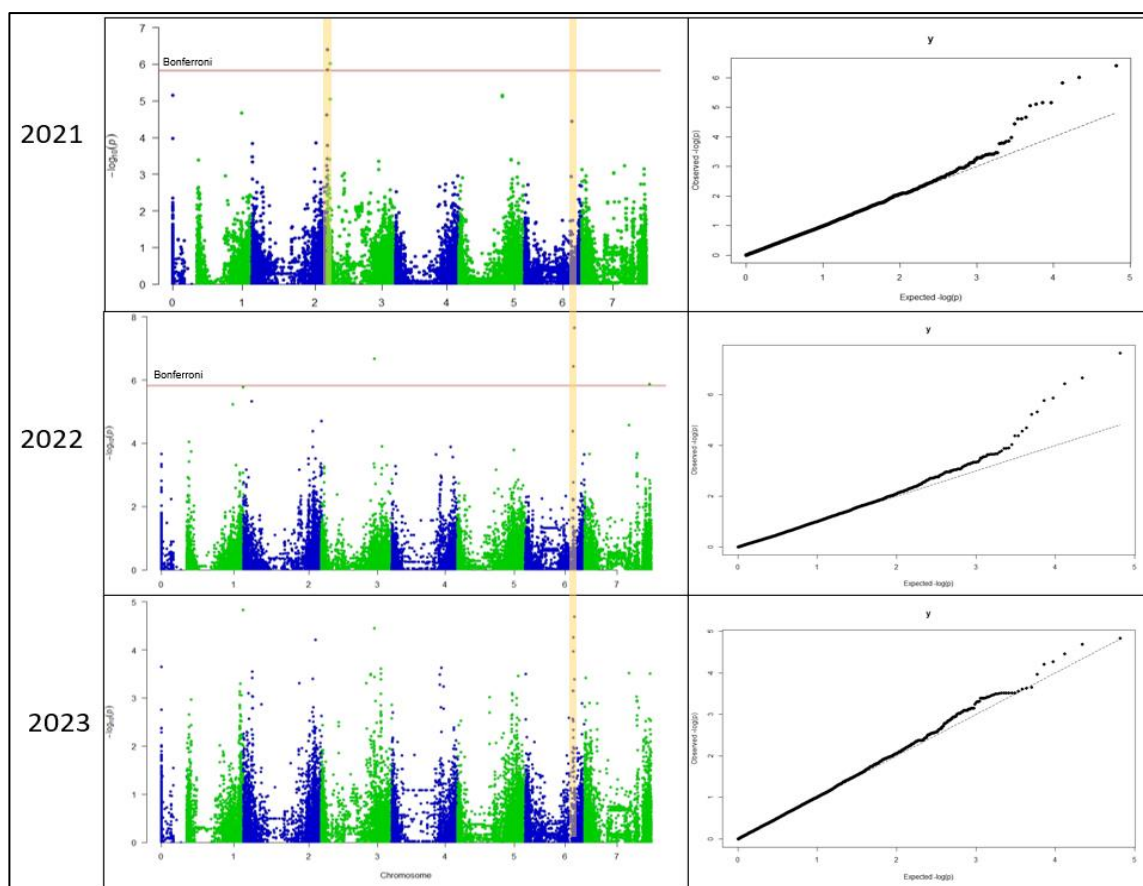
По признаку «длина главного колоса» с помощью GWAS обнаружено 29 маркеров на хромосомах 1Н, 4Н и 6Н (Приложение 7). Наибольший интерес представляют 12 значимых маркеров на хромосоме 4Н в локусе 25,92-26,35 сМ (рисунок 3.5.3А). Данный локус выявлялся на протяжении трех лет изучения. Маркеры JHI-Hv50k-2016-231033, BOP1_3687-271, JHI-Hv50k-2016-231054, JHI-Hv50k-2016-231066 обнаружены во все три года изучения.

А





Г



Д

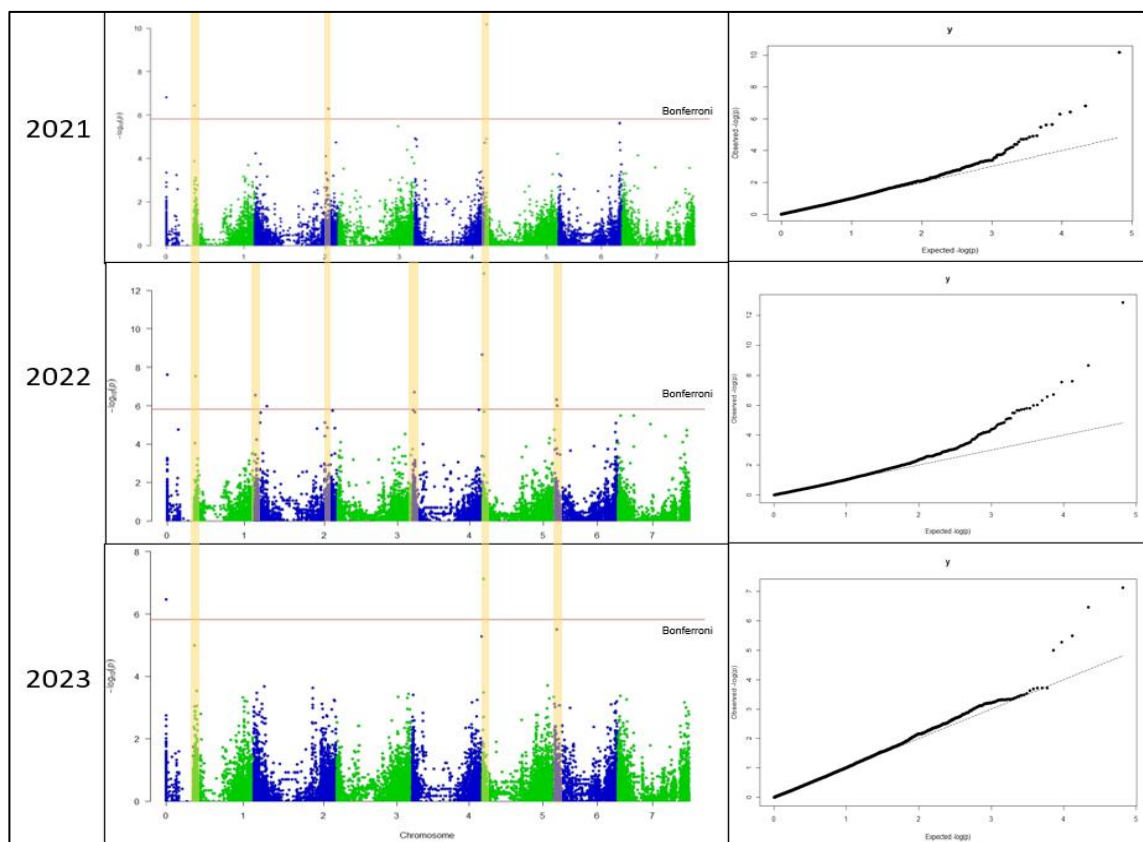


Рисунок 3.5.3 – Manhattan plot и QQ plot для модели MLM для признаков «длина колоса» (А), «число колосков в главном колосе» (Б), «число зерен в главном колосе» (В), «масса зерна с главного колоса» (Г), «масса 1000 зерен» (Д) (Пушкин, 2021-2023 гг.).

Число колосков в колосе

Полногеномный анализ ассоциаций выявил наибольшее количество значимых маркеров по признаку «число колосков в главном колосе», которые предположительно связаны с особенностью рядности колоса ячменя. Большое число значимых маркеров, возможно, связано с генетической однородностью признака, которая выявлена по данным фенотипирования. Значимые маркеры обнаружены на всех семи хромосомах ячменя, всего выявлено 85 маркеров. Проанализировав данные за три года, для дальнейшего рассмотрения оставлены только те маркеры, которые повторяются два года подряд и имеют тенденцию в третьем, либо обладают высоким порогом значимости (Приложение 7, рисунок 3.5.3Б).

На хромосоме 1Н обнаружено три геномных района 10,38 сМ (JHI-Hv50k-2016-8553), 59,42 сМ (JHI-Hv50k-2016-34218) 130,81 сМ (JHI-Hv50k-2016-56722). На хромосоме 2Н выявлено наибольшее число значимых маркеров, которые объединены в геномные районы: 5,52 сМ (JHI-Hv50k-2016-63330), 12,11 сМ (JHI-Hv50k-2016-68595), 38,1 сМ (JHI-Hv50k-2016-77522); 59,21 сМ (JHI-Hv50k-2016-86874), 79,89-80,59 сМ (18 значимых маркеров), 92,71 сМ (JHI-Hv50k-2016-113388). Большое количество значимых маркеров в районе 80 сМ, вероятно, связано с геном *Vrs1* (*HvHOX1*; маркер – BOPA2_12_30897), который является ключевым геном в контроле фертильности боковых колосков и находится в данном локусе (Komatsuda, et al., 2007).

Обнаружено 2 геномных района на хромосоме 3Н: 59-60 сМ (JHI-Hv50k-2016-186829, JHI-Hv50k-2016-187013) и 151-153,27 сМ (JHI-Hv50k-2016-224200). На 4Н хромосоме выделены локусы на разных концах: в интервале 3.54 сМ (JHI-Hv50k-2016-227729), 24,07 сМ (JHI-Hv50k-2016-230796) и на другом конце в интервале 115,23 сМ (BOPA2_12_30825). На хромосоме 5Н выявлено сразу несколько геномных районов. В генетической позиции 17,64 сМ (JHI-Hv50k-2016-280992) и 47,72 сМ (JHI-Hv50k-2016-302298) значимый маркер обнаружен для всех трех лет изучения. В районе с 107 по 166 сМ обнаружено 7 значимых маркеров, однако они повторялись не во все годы изучения.

Три перспективных геномных района обнаружено на хромосоме 6Н: 24,58 сМ (JHI-Hv50k-2016-377584), 63-68 сМ (SCRI_RS_152841, JHI-Hv50k-2016-409100) и 121,68 сМ (JHI-Hv50k-2016-432785). На хромосоме 7Н выделено 17 значимых маркеров, которые объединены в 5 геномных районов, маркеры в локусах 43,84 сМ (JHI-Hv50k-2016-462405), 70,54 сМ (JHI-Hv50k-2016-485943) и 104,82 сМ (JHI-Hv50k-2016-498295) повторялись в течение трех лет. Район 76,29-77,62, содержащий 12 маркеров, четко проявился только в 2022 г., как и район в 85,98 сМ.

Число зерен в колосе

По признаку «число зерен в главном колосе» с помощью GWAS обнаружено 19 значимых маркеров на всех хромосомах, кроме 4Н (Приложение 7, рисунок 3.5.3В). На хромосоме 1Н выявлены два повторяющихся в течение двух лет значимых маркера в интервалах 59,42 сМ (JHI-

Hv50k-2016-34218) и 130,81 сМ (JHI-Hv50k-2016-56722). На хромосоме 2Н обнаружены два значимых маркера в геномном районе 38,1 сМ (JHI-Hv50k-2016-77522) и 92,71 сМ (JHI-Hv50k-2016-113388), которые повторялись в течение двух и трех лет соответственно. Выявлено четыре значимых маркера на хромосоме 3Н, повторяющиеся в течение трех лет, которые относятся к трем геномным районам, в позициях 59,42-60 сМ (JHI-Hv50k-2016-186829, JHI-Hv50k-2016-187013), 142,63 сМ (JHI-Hv50k-2016-219311) и 151-153,27 сМ (JHI-Hv50k-2016-224200). На пятой хромосоме отмечено два значимых маркера в районе 17,64 сМ (JHI-Hv50k-2016-280992) и 47,72 сМ (JHI-Hv50k-2016-302298). На шестой хромосоме три маркера, повторяющиеся в течение трех лет, в позициях 63,46-68 сМ (SCRI_RS_152841, JHI-Hv50k-2016-409100) и в 121,68 сМ (JHI-Hv50k-2016-432785). На хромосоме 7Н выявлено четыре значимых маркера в разных позициях 43,84 сМ, 70,54 сМ, 93,87 сМ, 104,82 сМ (JHI-Hv50k-2016-462405, JHI-Hv50k-2016-485943, JHI-Hv50k-2016-494042, JHI-Hv50k-2016-498295), повторяющихся в течение трех лет. Большая часть выявленных маркеров аналогична выявленным по признаку «число колосков в главном колосе».

Масса 1000 зерен

С помощью GWAS для признака «масса 1000 зерен» идентифицировано 16 значимых маркеров на хромосомах 1Н, 2Н, 4Н, 5Н и 6Н (Приложение 7, рисунок 3.5.3Г). Только один из них оказался значимым в течение трех лет на хромосоме 5Н в позиции 17,64 сМ (JHI-Hv50k-2016-280992). Маркер BOPA2_12_30825 на хромосоме 4Н в позиции 115,23 сМ проявлялся в течение 3 лет, однако не всегда достигал значимого уровня. Остальные маркеры, имели значимое p-value только в один год изучения.

Масса зерна с главного колоса

Для признака «масса зерна с главного колоса» с помощью GWAS обнаружено 9 маркеров на хромосомах 2Н, 3Н и 6Н (Приложение 7, рисунок 3.5.3Д). Обнаружено три перспективных геномных района на хромосоме 2Н в позиции 149,15 сМ (SCRI_RS_8671, JHI-Hv50k-2016-146954, SCRI_RS_196748, JHI-Hv50k-2016-147903), 3Н в позиции 25,5 сМ (SCRI_RS_121895, JHI-Hv50k-2016-160470) и 6Н в позиции 63,5 сМ (JHI-Hv50k-2016-407841, SCRI_RS_152841, JHI-Hv50k-2016-409100).

Продолжительность периода всходы-колошение

С помощью GWAS обнаружено 22 маркера на хромосомах 2Н, 3Н, 4Н и 5Н, связанных с признаком «продолжительность периода всходы-колошение» (Приложение 7, Приложение 8В). Проанализировав данные выделены перспективные генетические районы на хромосоме 2Н в позиции 49,43 сМ (JHI-Hv50k-2016-82028, JHI-Hv50k-2016-80907), 3Н в позиции 14,87-17,35 сМ (11 маркеров) и 5Н в позиции 91,09 сМ (JHI-Hv50k-2016-319213, BOPA1_4706-940, JHI-Hv50k-2016-319306).

Продолжительность вегетационного периода

Для признака «продолжительность вегетационного периода» с помощью GWAS обнаружено 23 маркера (Приложение 7, Приложение 8Г), объединенных в три перспективных геномных района на хромосоме 2Н в позиции 55-56 сМ (6 маркеров), 3Н в позиции 14,87-17,35 сМ (9 маркеров) и 7Н в позиции 68,06-68,41 (JHI-Hv50k-2016-474974, JHI-Hv50k-2016-475044, JHI-Hv50k-2016-475053).

Продолжительность периода колошение-созревание и урожайность

Для признаков «продолжительность периода колошение-созревание» и «урожайность» за три года изучения обнаружено 13 и 10 только предполагаемых маркеров соответственно на хромосомах 1Н, 2Н, 4Н, 5Н, 6Н и 7Н (Приложение 7).

Содержание белка в зерне

С помощью полногеномного анализа выявлено 2 значимых маркера, ассоциированных с признаком «содержание белка в зерне» (Приложение 7, Приложение 8Д). Один маркер располагался на хромосоме 1Н в позиции 130,81 сМ (JHI-Hv50k-2016-56722), второй проявлялся два года на хромосоме 7Н в позиции 70,54 сМ (JHI-Hv50k-2016-485943).

Содержание крахмала в зерне

С признаком «содержание крахмала в зерне» обнаружено 9 значимых маркеров на хромосомах 1Н, 2Н, 3Н, 4Н, 6Н и 7Н (Приложение 7, Приложение 8Е). Выявлено 2 перспективных района на хромосомах 3Н в позиции 59,42-60 сМ (JHI-Hv50k-2016-186829, JHI-Hv50k-2016-187013) и 7Н в позиции 70,54 сМ (JHI-Hv50k-2016-485943), маркеры в данных позициях повторялись в течение двух лет.

Таким образом, с помощью GWAS удалось обнаружить значимые и предполагаемые маркеры для всех изучаемых хозяйственно ценных признаков ячменя, тем самым показав перспективу работы с данным методом (Лукина и др., 2025).

Построение сети белок-белкового взаимодействия (PPI)

В дальнейшем для функциональной интерпретации локусов, выявленных с помощью GWAS, проведен анализ белок-белковых взаимодействий, продуктов соответствующих генов, локализованных в данных локусах через базу данных STRING (<http://www.string-db.org> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)). База данных STRING содержит оценку достоверности взаимодействий белков, то есть, учет результатов экспериментов, анализ литературы, базы данных, коэкспрессию, соседство, совместное появление и слияние генов.

Для получения более глубокого понимания механизмов продуктивности колоса и сокращения числа маркеров проведен *in silico* анализ значимых SNP, выявленных с помощью GWAS. Колосовые признаки выбраны, так как при анализе получено наибольшее количество значимых маркеров, которые повторяются и попадают в одинаковые геномные районы. При оценке функциональных и регуляторных взаимодействий между продуктами генов, в которых

[illegible]

Таким образом, отобраны SNP, сцепленные с генами-ортологами ячменя из выявленных кластеров (таблица 3.5.2). На основе полученных результатов, в качестве перспективных маркеров можно предложить 19 SNP, ассоциированных с колосовыми признаками ячменя.

Выделенные локусы можно рассматривать в дальнейших работах для установки тесных взаимосвязей количественных признаков, связанных с рядностью и вкладом в урожайность ячменя (Лукина и др., 2025).

Локусы, выявленные с использованием GWAS и PPI в текущем исследовании по колосовым признакам, нанесены на хромосомы ячменя и сопоставлены с известными из литературы местоположениями генов *Vrs* и геном *Nud* (рисунок 3.5.5) (Лукина и др., 2025).

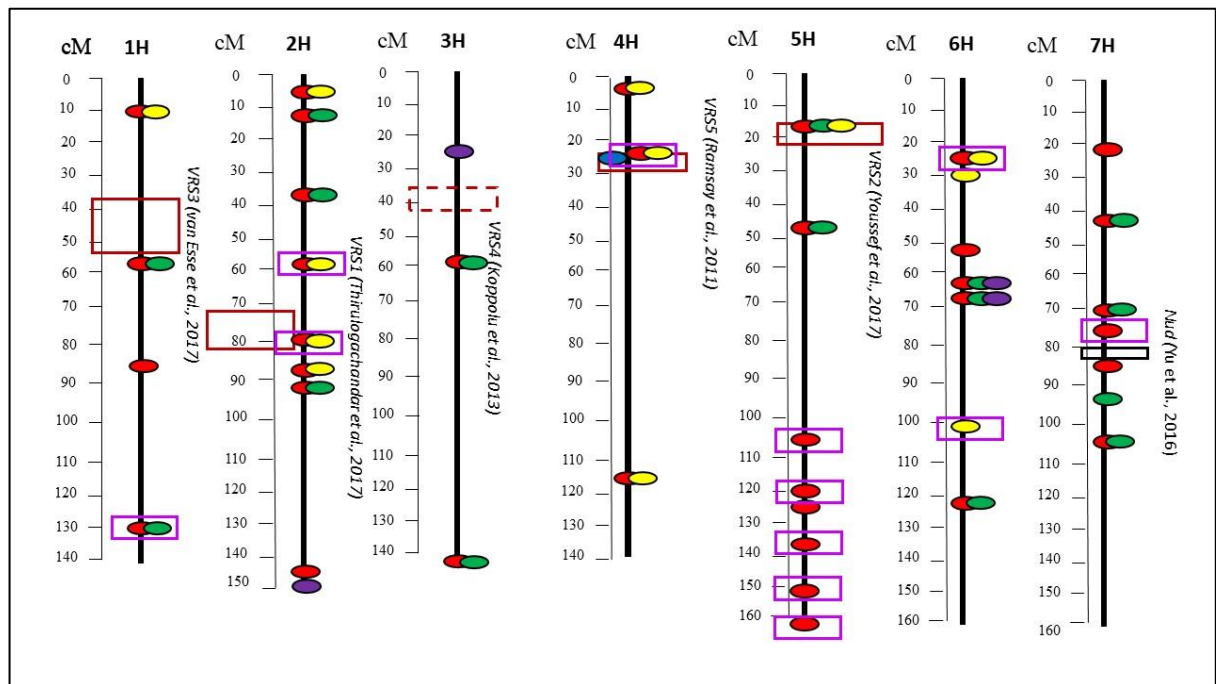


Рисунок 3.5.5 – Наиболее перспективные геномные районы на хромосомах ячменя, связанные с колосовыми признаками. Красными прямоугольниками показана локализация генов *Vrs*, черным прямоугольником – ген *Nud* по литературным данным. Разным цветом отмечены признаки: длина колоса – синий, число колосков в колосе – красный, число зерен в колосе – зеленый, масса зерна с колоса – желтый, масса 1000 зерен – фиолетовый. Фиолетовыми прямоугольниками отмечены значимые маркеры, выделенные с помощью анализа взаимодействия продуктов генов через базу данных STRING.

Таблица 3.5.2 – Значимые маркеры ячменя по колосовым признакам и связанные с ними белки, выделенные с помощью анализа взаимодействия продуктов генов через базу данных STRING

Маркер	Хромосома	Физическая позиция, пн	Генный идентификатор ячменя	Генный идентификатор Арабидопсиса	Белок
1-й кластер					
JHI-Hv50k-2016-107988	2	572436828	123427382	829782	ALDH3F1 (Aldehyde dehydrogenase family 3 member F1-like)
JHI-Hv50k-2016-324502	5	508498490	123451775	843947	ECH2 (Enoyl-CoA hydratase 2, peroxisomal)
JHI-Hv50k-2016-377672	6	17106768	123401149	842670	F24D7.15 (GMP synthase (Glutamine-hydrolyzing)
JHI-Hv50k-2016-86874	2	97903463	123425301	820630	GLO4 (Peroxisomal (S)-2-hydroxy-acid oxidase GLO4-like)
JHI-Hv50k-2016-489103	7	497110185	123407128	837731	GLX1 (Lactoylglutathione lyase)
JHI-Hv50k-2016-107664	2	570497279	123430587	817390	GLYI8 (Lactoylglutathione lyase)
JHI-Hv50k-2016-489164	7	496428714	123407454	815152	MOD1 (Enoyl-[acyl-carrier-protein] reductase [NADH] 1, chloroplastic)
JHI-Hv50k-2016-231066	4	16052716	123447407	814677	PAHX (Phytanoyl- CoA dioxygenase 1)
JHI-Hv50k-2016-489359	7	497912876	123409101	824079	RID3 (Protein ROOT INITIATION DEFECTIVE 3)
JHI-Hv50k-2016-489205	7	496072694	123407481	826967	T9E8.100 (3-hydroxyisobutyryl-CoA hydrolase-like protein 3, mitochondrial)
JHI-Hv50k-2016-423251	6	540636728	123405962	829059	VPS15 (Serine/threonine-protein kinase VPS15)
2-й кластер					
JHI-Hv50k-2016-351825	5	563500362	123453046	818546	AT2G39630 (Dolichyl-phosphate beta-glucosyltransferase)
JHI-Hv50k-2016-107450	2	570235145	123427368	842573	CPEFG (Elongation factor G-2, chloroplastic)
JHI-Hv50k-2016-489337	7	497788000	123410023	814913	LSM7 (Sm-like protein LSM7)
JHI-Hv50k-2016-56722	1	512898113	123452521	834767	RGGC (RGG repeats nuclear RNA binding protein A-like)
SCRI_RS_150232	5	521852577	123452121	827364	RH28 (DEAD-box ATP-dependent RNA helicase 28)
JHI-Hv50k-2016-362931	5	579992296	123395121	829695	TKPR1 (Phenylacetaldehyde reductase-like)
3-й кластер					
JHI-Hv50k-2016-343289	5	542796018	123452599	823531	HOP1 (Hsp70-Hsp90 organizing protein-like)
JHI-Hv50k-2016-107461	2	570231148	123427367	837781	ATJ3 (Dnaj protein homolog)

Ген *Vrs1* (*HvHOX1*, HORVU.MOREX.r3.2HG0184740) является ключевым геном в контроле фертильности боковых колосков (Komatsuda, et al., 2007). Он имеет физическую локализацию 570,802,392-570,803,252 на хромосоме 2Н и находится в интервале 79,89-80,59 сМ (<https://plants.ensembl.org/> (дата обращения: 12 апреля 2025 г.)). Всего в данном интервале обнаружено 19 маркеров. Наибольшее количество SNP выявлено для признака «число колосков в колосе» (18 штук), при этом один маркер (BOPA2_12_30897) попал в ген *Vrs1*. Самые встречаемые маркеры в данном геномном районе: JHI-Hv50k-2016-107351, JHI-Hv50k-2016-107401, JHI-Hv50k-2016-107461, JHI-Hv50k-2016-107664, BOPA2_12_30897, JHI-Hv50k-2016-107729, SCRI_RS_196853, JHI-Hv50k-2016-107751, JHI-Hv50k-2016-107804, JHI-Hv50k-2016-107988, JHI-Hv50k-2016-108011, JHI-Hv50k-2016-108035, JHI-Hv50k-2016-108079, которые были значимы в течение трех лет изучения.

Ген *Vrs2* (NCBI: KX601696 по KX601720) расположен на хромосоме 5Н в интервале 19,0 сМ и кодирует гомолог гена *Arabidopsis* SHORT INTERNODES, потеря функции которого связана с гормональным дисбалансом между ауксином и цитокинином вдоль колоса (Youssef et al., 2017). В результате GWAS на 5Н хромосоме ячменя обнаружено 2 повторяющихся геномных района: 17,64 сМ (JHI-Hv50k-2016-280992) и 47,42 сМ (JHI-Hv50k-2016-302298). Кроме того, выявлено еще 7 локусов на данной хромосоме, но они идентифицированы только для признака «число колосков в колосе».

Ген *Vrs3* кодирует предполагаемую деметилазу H3K9me2/me3 типа Jumonji C (JMJC), потеря функции которой связана с повышением фертильности боковых колосков. Показано, что *Vrs3* стимулирует экспрессию всех других генов *Vrs* на протяжении всего развития колоска, и что функция *Vrs3* модулирует сети, связанные с метаболизмом сахара и гормонов, а также сигнализацией стресса (Bull et al., 2017). *Vrs3* расположен на хромосоме 1Н в интервале 376,489,422-380,295,554 bp (Bull et al., 2017), по данным V. van Esse с коллегами (2017) ген идентифицирован в интервале с 35,69 сМ до 52,55 сМ (van Esse et al., 2017). В нашем исследовании не обнаружены маркеры, которые бы попали в данную область. На 1Н хромосоме обнаружено 3 геномных района 10,38 сМ (JHI-Hv50k-2016-8553), 59,42 сМ (JHI-Hv50k-2016-34218) и 130,81 сМ (JHI-Hv50k-2016-56722), которые выявлены сразу у двух признаков.

Локус *Vrs4* (*HvRA2*) расположен на хромосоме 3Н и показано, что он контролирует рядность колоса через *Vrs1* (*HvHox1*). Более того, *Vrs4* может также регулировать транскрипты *SISTER OF RAMOSA3* (*HvSRA*), предполагаемой трегалозо-6-фосфатфосфатазы, участвующей в гомеостазе трегалозо-6-фосфата, причастной к контролю детерминированности колосков. Предполагается, что *Vrs4* расположен на коротком плече хромосомы 3Н в интервале 37,17–41,68 сМ (Korpolu et al., 2013; Korpolu and Schnurbusch, 2019). Однако в нашем исследовании в данном локусе не обнаружен ни один значимый маркер. Для признаков «число колосков в колосе» и

«число зерен в колосе» выделено 2 повторяющихся геномных района 59-60 сМ (JHI-Hv50k-2016-186829, JHI-Hv50k-2016-187013) и 151-153,27 сМ (JHI-Hv50k-2016-224200).

Ген *INT-C* (*Vrs5*, *HvTB1*, HORVU4Hr1G007040) расположен на хромосоме 4Н и кодирует транскрипционный фактор класса II TCP, гомологи которого в кукурузе, рисе, пшенице и *Arabidopsis* подавляют рост почек побега, способствуя апикальному доминированию. Ген *INT-C* изменяет боковую фертильность колосков ячменя и может влиять на фенотипический эффект *Vrs1*. Предположительно ген локализован в геномном районе 26,19 сМ (Ramsay et al., 2011). В нашей работе выделено 12 значимых маркеров, ассоциированных с признаком «длина колоса», которые попали в геномный район 25,92-26,35 сМ, что сопоставимо с локализацией гена *Vrs5*. Кроме того, еще 1 значимый маркер попал в локус 24,07 сМ (JHI-Hv50k-2016-230796), который выявился сразу для признаков «число колосков в колосе» и «масса 1000 зерен».

Кроме того, в работе выявлены повторяющиеся геномные районы на хромосомах 6Н и 7Н, которые не связаны с известными генами *Vrs*. На хромосоме 6Н перспективными являются 3 геномных района: 6Н: 24,58 сМ (JHI-Hv50k-2016-377584, JHI-Hv50k-2016-377672), 63,46 сМ (SCRI_RS_152841, JHI-Hv50k-2016-409100) и 121,68 сМ (JHI-Hv50k-2016-432785), которые сразу выделились в разные года изучения и для нескольких признаков одновременно. На хромосоме 7Н выделено 3 перспективных геномных района: 43,84 сМ (JHI-Hv50k-2016-462405), 70,54 сМ (JHI-Hv50k-2016-485943) и 104,82 сМ (JHI-Hv50k-2016-498295) которые повторялись в течение трех лет. Дополнительно еще выделен геномный район 76,29-76,98 сМ, в который попали 12 SNP, связанные с числом колосков в колосе.

Выделенные значимые геномные локусы из кластерного анализа PPI нанесены на хромосомы ячменя (рисунок 3.5.5). Показано, что часть маркеров локализована в 2 локусах, связанных с генами *Vrs*: на 2Н хромосоме в интервал 79,89-80,59 сМ и на 4Н хромосоме в интервал 25,92-26,35 сМ. Остальные маркеры распределены в геномных районах, не ассоциированных с генами рядности (*Vrs*). Выделенные локусы представляют интерес для дальнейшего изучения архитектуры колоса и количественных признаков, вносящих значительный вклад в урожайность ячменя.

В результате GWAS выявлены геномные локусы, ассоциированные с важными хозяйственно ценными признаками ячменя. Результаты исследования подчеркивают важность сохранения генофонда ячменя биоресурсной коллекции ВИР как источника ценного генетического разнообразия для селекционно-генетических исследований. Полученные данные важны в фундаментальных исследованиях для поиска механизмов формирования количественных признаков, которые вносят большой вклад в урожайность растений. Теоретические наработки можно использовать в практической селекции, а именно при создании

ДНК-маркеров, предназначенных для отбора селекционного материала по заданным признакам (Лукина и др., 2025).

Заключение

В результате полевых и лабораторных исследований в 2021–2023 гг. изучено 268 образцов голозерного ячменя биоресурсной коллекции ВИР в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации. Показано широкое генетического разнообразие по всем хозяйственно ценным признакам ячменя.

1. Биоресурсная коллекция голозерного ячменя ВИР является потенциальным источником хозяйственно ценных признаков для селекции по многим направлениям использования. За три года изучения выделены перспективные образцы, урожайность которых находится на уровне пленчатых рекомендованных к выращиванию стандартов или значительно превышает их. Наиболее урожайны шестирядные голозерные образцы преимущественно из европейской части России (Архангельская обл., Ленинградская обл., Кировская обл. и Псковская обл.), стран Азии (Афганистан) и Европы (Германия, Франция), среди них отмечен большой процент местных и староместных сортов. Среди двурядных образцов наиболее урожайными оказались преимущественно староместные и современные сорта из России (Ленинградская обл., Свердловская обл., Омская обл., Ставропольский край) и Европы (Германия, Украина, Франция). Полученные данные свидетельствуют о том, что голозерные сорта не уступают пленчатым образцам по урожайности и другим признакам. Выделенные образцы – перспективные источники продуктивности для Северо-Западного региона.
2. Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние ($p < 0,05$) генотипа и условий года на все хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя. Фактор «генотип» внес наибольший вклад в признаки (более 60%): длина главного колоса, число колосков и зерен в главном колосе, масса зерна с главного колоса, содержание белка и крахмала в зерновках. Данные признаки в большей степени определяются генотипом и мало зависят от условий окружающей среды. Наибольший вклад фактор «год» внес только в продолжительность периода «колошение-созревание».
3. С помощью корреляционного анализа установлены зависимости между урожайностью и другими признаками голозерного ячменя. Выявлена положительная связь между урожайностью двурядного и шестирядного голозерного ячменя и высотой растений ($r = 0,26$ и $r = 0,60$), длиной колоса ($r = 0,46$ и $r = 0,50$), числом колосков ($r = 0,51$ и $r = 0,50$), числом зерен ($r = 0,60$ и $r = 0,73$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,59$ и $r = 0,76$), содержанием крахмала ($r = 0,54$ и $r = 0,60$); и отрицательные – продолжительностью периода «колошение-

- созревание» ($r = -0,23$ и $r = -0,28$), содержанием белка ($r = -0,39$ и $r = -0,64$). Урожайность как двурядного, так и шестирядного голозерного ячменя тесно связана со всеми показателями продуктивности колоса, то есть следует обращать особое внимание на данные параметры при подборе исходного материала.
4. Биохимический анализ зерна голозерного ячменя позволил выделить ценные источники с оптимальным соотношением показателей белка, крахмала, β -глюканов и антоцианов для разных направлений использования. Большинство образцов голозерного ячменя достоверно превышают пленчатый по содержанию этих химических соединений. В среднем высоким содержанием белка и β -глюканов характеризуются местные сорта с черной окраской зерновок, которые относятся к Абиссинскому центру разнообразия и представлены перспективными таксономическими разновидностями *var. duplinigrum*, *var. nigrinudum*, *var. griseinigrum*, *var. dupliatrum*. Наибольшее содержание белка и β -глюканов отмечено преимущественно у образцов из стран Азии, в особенности из Японии, регионов Кавказа (Грузия, Северная Осетия, Дагестан) и Африки (Эфиопия, Судан, ЮАР). Голозерные местные образцы из Азии, в особенности из Восточноазиатского центра и селекционного материала, полученного с использованием исходного материала из данного центра, с фиолетовой или черной окраской зерновки характеризуются повышенным содержанием свободных антоцианов.
 5. Фитопатологическая оценка показала широкое разнообразие ячменя по устойчивости к мучнистой росе. На естественном инфекционном фоне устойчивыми оказались 19 образцов, преимущественно из Европы, а также местные сорта Эфиопии, Японии, Индии. По результатам оценки на ювенильной стадии развития растений выявлено 5 высокоустойчивых образцов (1 голозерный и 4 пленчатых). Умеренно устойчивы 6 генотипов (5 голозерных и 1 пленчатый). Молекулярно-генетический скрининг позволил выделить 4 пленчатых и 6 голозерных образцов, защищенных эффективным геном устойчивости к мучнистой росе *mlo11*.
 6. Молекулярно-генетический скрининг с использованием внутригенных маркеров позволил идентифицировать короткостебельные образцы с аллелями *sdw1.a/sdw1.e*, *sdw1.c*, *sdw1.d* гена *HvGA20ox2*, а также образцы с сочетанием аллелей *sdw1.c* и *uzu1.a* двух генов *HvGA20ox2* и *HvBRI1*. Разработаны два dCAPS-маркера для идентификации аллелей *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* и *ari-e.GP* гена *HvDep1*. Сопоставление результатов генотипирования и фенотипирования показало, что аллели короткостебельности у всех генотипов определяют высокую или среднюю устойчивость к полеганию, независимо от влияния погодных условий. У 12 образцов выявлен новый аллель гена *HvGA20ox2*, обозначенный *sdw1.ins*,

который характеризуется инсерцией транспозона *Thalos_2*, а также вставкой -GTТА-, общей с аллелем *sdw1.c*, и однонуклеотидной заменой в позиции 165 G→А.

7. Оценка ассоциаций между фенотипом и генотипом по хозяйственно ценным признакам с помощью биоинформационного анализа GWAS позволила обнаружить более 219 значимых маркеров для всех изучаемых признаков. Выделенные маркеры ассоциированы с геномными локусами на всех хромосомах ячменя. Наибольшее число локусов выявлено для длины колоса, массы зерна с колоса, массы 1000 зерен, числа колосков и зерен с главного колоса, что, вероятно, связано с генетической однородностью признаков, выявленной при фенотипировании. Полученные данные можно использовать в фундаментальных исследованиях для поиска механизмов формирования количественных признаков, которые вносят большой вклад в урожайность растений.

Практические рекомендации для селекции

На основе полевого и лабораторного изучения дана агробиологическая характеристика набора голозерных ячменей и выделены источники хозяйственно ценных признаков:

- скороспелость с повышенной урожайностью: к-3519 *Orqe nue petite* (Франция), к-3664 *Nackt kleine* (Германия), к-4736 *Неведомый* (Кировская обл.), к-16448 *Колхозный 7* (Ленинградская обл.), к-16535 (Ставропольский край), к-16623 24 (Псковская обл.), к-17948 *Местный* (Ленинградская обл.);
- высокоурожайные: среди шестирядных – к-16623 24 (Псковская обл.), к-18118 *Пайтовский* голозерный (Архангельская обл.), к-4736 *Неведомый* (Кировская обл.), среди двурядных – к-21694 *Голозерный 1* (Свердловская обл.), к-16535 (Ставропольский край);
- высокоурожайные на уровне пленчатых стандартов:
 - скороспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-17948 *Местный* (Ленинградская обл.);
 - раннеспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-30919 *Омский* голозерный 1 (Омская обл.), к-31178 *Lawina* (Германия);
 - с укороченной соломиной, среднеспелые, и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-31520 *Казацкий* (Украина), к-20928 *Nackta* (Германия);
 - среднерослые, скороспелые, с высокой массой зерна с колоса: к-16623 24 (Псковская обл.), к-16535 (Ставропольский край), к-4736 *Неведомый* (Кировская обл.), к-17948 *Местный* (Ленинградская обл.), к-3664 *Nackt kleine* (Германия), к-4306 *Местный*, к-9537 *Местный сд-2*, к-18118 *Пайтовский* голозерный (Архангельская обл.), к-3519 *Orqe nue petite* (Франция);
 - среднерослые, скороспелые, с высокой массой 1000 зерен: к-16535 (Ставропольский край);

- урожайные на уровне голозерных стандартов:
 - ультраскороспелые: к-9425 Местный (Республика Коми), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия), к-11073 N995 (Приморский край), к-28684 EP 79=L 92 (Эфиопия), к-16885 Гаринский (Свердловская обл.);
 - скороспелые: к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-25793 L94 (Эфиопия), к-3082 Местный (Иран), к-4539 Местный (Тульская обл.), к-20923 Arabische (Германия), к-19109 Местный (Индия), к-31178 Lawina (Германия), к-30284 Namoi (Австралия), к-514 Местный (Украина), к-10816 Местный (Афганистан), к-17574 Tiroler nacktgerste (Австрия), к-3800 Местный (Украина), к-11069 N166 (Приморский край), к-24817 H-3869 Gidole 2 (Эфиопия);
 - скороспелые, крупнозерные: к-4539 Местный (Тульская обл.), к-514 Местный (Украина), к-3082 Местный (Иран), к-19109 Местный (Индия), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-3800 Местный (Украина);
 - с длинным колосом и большим числом зерен в колосе: к-26742 Beerhadaka (Япония), к-31105 Tercel (Канада), к-26947 CF-115 (Франция), к-31049 Bear (США), к-31050 Clearwater (США), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-30231 OUM5 lzd=uz (США);
 - с содержанием белка более 17%: к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.), к-16535 Местный (Ставропольский край), к-26742 Beerhadaka (Япония), к-16448 Колхозный 7 (Ленинградская обл.), к-19109 Местный (Индия), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-31228 Ахіллес (Украина), к-30284 Namoi (Австралия), к-31431 AF Cesar (Чехия), к-19412 CN 294 (Индия), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия);
 - скороспелые, устойчивые к полеганию с укороченной соломиной: к-20923 Arabische (Германия), к-26254 Abyssinian 2231 (Эфиопия), к-29730 Xima La 6 (Китай), к-25816 Select Bifarb (США), к-7000 Местный (Япония), к-28078 S-306 (Мексика), к-28868 Сложный гибрид (Мексика), к-31059 Tamalpais (США);
- с оптимальным соотношением белка и β -глюканов (3:1), низким содержанием крахмала: к-21363 Shikokuhadaka N 3 (Япония), к-20121 ANOR 3577, к-20076 ANOR 2558, к-26590, к-23378 C.I.10405, к-18703 Jet (Эфиопия), к-25803 Orfeo (Италия), к-28961 Karan 19 (Индия) и др.;
- с низким содержанием β -глюканов, низким содержанием белка и высоким содержанием крахмала: к-31143 Irbe (Латвия) и к-31106 CDC Gainer (Канада);
- с высоким содержанием белка и низким содержанием β -глюканов: к-31367 Kornelija (Латвия), к-23491 De printemps (Франция), к-25085 TRO2-PRO2-CEV и к-28645 S-274 (Мексика), к-31520 Казацкий (Украина) к-29440 N16 (Беларусь);

- образцы, устойчивые к мучнистой росе, и носители эффективного аллеля *mlo11*: Abyssinian 1102=L94 к-20921, Arabische к-20923, L94 к-25793, Белорусский 76 к-27080, EP 79=L92 к-28684, Abyssinian 1105 к-29820;
- образцы ячменя с различными аллелями короткостебельности:
 - аллель *sdw1.d* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): AF Lucius к-31430, Белорусский 76 к-27080, S-281 к-28650, Namoi к-30284;
 - аллель *sdw1.a* или *sdw1.e* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): Karan 3 к-28957, Karan 19 к-28961, Tamalpais к-31059;
 - аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): Xima La 6 к-29730 и Potra к-26209;
 - аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*) в сочетании с аллелем *uzu1.a* гена *uzu1* (*HvBRI1*): Ehimehadaka N4 к-21338, Jamatohadaka к-21341, Shikokuhadaka N3 к-21363, Shinjinryoku N1 к-21378;
- Подана заявка на патент изобретения № 2024119127/10(042524) «ДНК-маркер аллеля *sdw1.c* для селекции короткостебельных сортов ячменя».

Список сокращений

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

п.н. – пара нуклеотидов

ПЦР – Полимеразная цепная реакция

сМ сантиМорган (cantiMorgan)

ФПЧ – Фотопериодическая чувствительность

CAPS – полиморфизм рестрикционных фрагментов амплифицированной ДНК (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences)

GWAS – полногеномный поиск ассоциаций (genome-wide association study)

NCBI – Национальный центр биотехнологической информации (National Center for Biotechnology Information)

Nud – ген, контролирующий пленчатость зерновок ячменя (от англ. *Nudum*)

SNP – однонуклеотидный полиморфизм (Single Nucleotide Polymorphism)

STRING

Vrs – гены, контролирующие рядность колоса ячменя (от англ. *Six-Rowed Spike*)

Список опубликованных работ в журналах, рекомендованных ВАК РФ и индексируемых в базах WOS/Scopus/RSCI

1. Лукина, К.А. Содержание антоцианов в образцах зерновок ячменя и овса из коллекции ВИР / К.А. Лукина, О.Ю. Шоева, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов // Биотехнология и селекция растений. – 2021. – Т. 4. – № 3. – С. 5-14. – <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-04>.
2. Лукина, К.А. Голозерный ячмень: систематика, селекция и перспективы использования / К.А. Лукина, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2022. – Т. 26. – № 6. – С. 524-536. – <https://doi.org/10.18699/VJGB-22-64>.
3. Лукина, К.А. Исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе РФ / К.А. Лукина, И.Г. Лоскутов, В.И. Хорева, О.Н. Ковалева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2024а. – Т. 185. – № 4. – С. 107-117. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-107-117>.
4. Лукина, К.А. Разнообразие голозерных образцов ячменя из коллекции ВИР по устойчивости к мучнистой росе в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации / К.А. Лукина, Р.А. Абдуллаев, Н.В. Алпатьева, И.Г. Лоскутов, О.Н. Ковалева // Экологическая генетика. – 2024б. – Т. 22. – № 3. – С. 243-253. – <https://doi.org/10.17816/ecogen634379>.
5. Лукина, К.А. Полногеномный анализ ассоциаций для идентификации SNP маркеров, связанных с продуктивностью колоса ячменя (*Hordeum vulgare* L.) / К.А. Лукина, И.В. Розанова, О.Н. Ковалева, Н.А. Швачко, И.Г. Лоскутов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2025. – Т. 186. – № 4. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-...-....> (в печати, принята к публикации 09.09.2025).
6. Lukina, K.A. Determination of the Allelic Composition of the *sdw1/denso* (HvGA20ox2), *uzu1* (HvBRI1) and *ari-e* (HvDep1) Genes in Spring Barley Accessions from the VIR Collection / K.A. Lukina, I.V. Porotnikov, O.Y. Antonova, O.N. Kovaleva // Plants. – 2024. – Vol. 13. – № 376. – <https://doi.org/10.3390/plants13030376>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев, Р. Устойчивость к листовой ржавчине у сортов ячменя из Эфиопии / Р. Абдуллаев, Е. Радченко, Б. Баташева // Вестник защиты растений. – 2020. – Т. 103. – № 4. – С. 36. – <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13613>.
2. Абдуллаев, Р.А. Аллельное разнообразие участвующих в контроле продолжительности периода всходы-колошение генов *Ppd* и *Vrn* у образцов ячменя из Дагестана / Р.А. Абдуллаев, Н.В. Алпатъева, Ю.И. Карабицина, И.А. Звейнек, Б.А. Баташева, И.Н. Анисимова, Е.Е. Радченко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017. – Т. 178. – № 4. – С. 56-65. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-4-56-65>.
3. Абдуллаев, Р.А. Устойчивость допущенных к использованию в России сортов ячменя к вредным организмам и токсичным ионам алюминия / Р.А. Абдуллаев, Б.А. Баташева, Н.В. Алпатъева, М.А. Чумаков, Е.Е. Радченко, О.Н. Ковалева, О.В. Яковлева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2020. – Т. 181. – № 3. – С. 120-127. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-120-127>.
4. Авдейчик, О. Голозерный ячмень: создание, перспективы и использование / О. Авдейчик // Наука и инновации. – 2009. – Т. 3. – С. 15-19.
5. Алабушев, А.В. Влияние нуклеотидного полиморфизма гена *sdw1/denso* на изменчивость основных хозяйственно-ценных признаков озимого ячменя / А.В. Алабушев, А.А. Донцова, Е.Г. Филиппов, Д.П. Донцов, И.Н. Перчук, С.Б. Архимандритова // Земледелие. – 2019. – Т. 8. – № 3. – С. 38-42. – <https://doi.org/10.24411/0044-3913-2019-10809>.
6. Анатов, Д.М. Влияние высотного градиента на продолжительность фенофаз видов зерновых злаков / Д.М. Анатов, М.Д. Дибиров, А.М. Магомедов, У.К. Куркиев // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2010. – Т. 4. – №. 13. – С. 23-30. – EDN NXALRZ.
7. Аниськов, Н.И. Агробιοлогическая ценность сортов ярового ячменя Омский голозерный 1 и Омский голозерный 2 / Н.И. Аниськов, П.В. Поползухин, П.Н. Николаев, И.В. Сафонова // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2015. – № 6. – С. 24-29.
8. Аниськов, Н.И. Использование генофонда Всероссийского института растениеводства для создания сортов ярового ячменя в Западной Сибири / Н.И. Аниськов, П.В. Поползухин, П.Н. Николаев, И.В. Сафонова // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 1(112). – С. 123-129. – EDN VPMNET.
9. Афанасенко, О.С. Картирование локусов, контролирующих устойчивость ячменя к *Pyrenophora teres f. teres* и *Cochliobolus sativus* в двух дигαплоидных популяциях. О.С. Афанасенко, А.В. Козьяков, П. Хедлэй, Н.М. Лашина, А.В. Анисимова, О. Маннинен, М.

- Ялли, Е.К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. – № 4-1. – С. 751-764. – EDN RGKQLG.
10. Афанасенко, О.С. Методологическое обеспечение селекции ячменя на устойчивость к пятнистостям листьев / О.С. Афанасенко, Н.В. Мироненко, А.В. Анисимова, Н.М. Лашина // Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. – 2010. – С. 217–229.
 11. Батакова, О.Б. Исходный материал для селекции ярового ячменя в условиях Европейского Севера РФ: дис. ...канд. с-х. наук / Батакова Ольга Борисовна. – Санкт-Петербург, 2011. – 176 с. – EDN QFGRYV.
 12. Баташева, Б. А. Дифференциация подвидов ячменя по элементам структуры урожая и их корреляция с продуктивностью / Б. А. Баташева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2000. – Т. 158. – С. 20-24.
 13. Бахтеев, Ф.Х. Ячмень / Ф.Х Бахтеев. – М., Л.: Сельхозгиз, 1955. – 188 с.
 14. Бехтольд, Н.П. Вредоносность возбудителя твердой головни ячменя в условиях лесостепи Приобья / Н.П. Бехтольд, Е.А. Орлова // Достижения науки и техники АПК. – 2018. – Т. 32. – № 7. – С. 36-39. – <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2018-10708>.
 15. Богданова, Т.М. Селекционная ценность голозерных ячменей / Т.М. Богданова, И.А. Терентьева, А.П. Хохлова, Н.Н. Иванова // Генетические ресурсы культурных растений: Тезисы докладов международной научно-практической конференции. – Санкт-Петербург: ВИР, 2001. – С. 215-217.
 16. Борисоник, З.Б. Особенности технологии возделывания ячменя / З.Б. Борисоник // Селекция ячменя и овса: сб. науч. трудов. – М.: Колос, 1971. – С. 218-230.
 17. Вавилов, Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур / Н.И. Вавилов – М.-Л. 1957. – 462 с.
 18. Вавилов, Н.И. Центры происхождения культурных растений / Н.И. Вавилов // Избранные труды. Т. 5. М.–Л.: Всерос. науч.-исслед. ин-т растениеводства им. Н.И. Вавилова. 1965. – С. 9-107.
 19. Гагкаева, Т.Ю. Фузариоз колоса и зерна ячменя / Т.Ю. Гагкаева, О.П. Гаврилова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2009. – Т. 165. – С. 43-48.
 20. Гладких А.В. Влияние элементов технологии возделывания на урожайность зерна голозерного ячменя / А.В. Гладких, Н.А. Рендов, Е.В. Некрасова, С.И. Мозылева // Вестник Омского государственного аграрного университета. – 2019. – № 2(34). – С. 19-23. – EDN MAMNZY.

21. Гладких, А.В. Оптимизация технологии возделывания голозёрного ячменя в условиях южной лесостепи Западной Сибири: дис. ...канд. с-х. наук / Гладких Андрей Владимирович. – Омск, 2020. – 147 с.
22. Глуховцев, В.В. Яровой ячмень в Среднем Поволжье / В.В. Глуховцев. – Саратов, 2001. – 150 с.
23. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023. – 631 с. (URL: <https://gossortrf.ru/publication/reestry.php> [дата обращения: 25.06.2024]).
24. Григулецкий, В.Г. К вопросу устойчивости прямолинейной формы равновесия стеблей зерновых культур против полегания. / В.Г. Григулецкий // Московский экономический журнал. – 2019. – Т. 9. – С. 532-557. – <https://doi.org/10.24411/2413-046X-2019-19015>.
25. Грязнов, А.А. Голозёрный ячмень на Южном Урале: монография / А.А. Грязнов, А.В. Лойкова // – Челябинск: ЧГАА, 2010. – 113 с. – ISBN 978-5-88156-609-8. – EDN QLCDGB.
26. Грязнов, А.А. Карабалыкский ячмень (корм, крупа, пиво) / А.А. Грязнов // – Кустанай: Кустанайский печатный двор, 1996. – 448 с.
27. Грязнов, А.А. НУДУМ 95 – высокобелковый сорт голозерного ячменя / А.А. Грязнов // АПК России. – 2016. – Т. 75. – № 1. – С. 175-180.
28. Грязнов, А.А. Получение хлеба с использованием смесей муки пшеничной высшего сорта и обойной из зерна пигментированного ячменя сорта Гранал 32 / А.А. Грязнов, Ю.А. Летяго, Р.И. Белкина, Е.И. Пономарева // Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий. – 2019. – Т. 81. – №. 1. – С. 196-200. – <https://doi.org/10.20914/2310-1202-2019-1-196-200>.
29. Грязнов, А.А. Ячмень голозерный в условиях неустойчивого увлажнения / А.А. Грязнов. – Куртамыш: ООО «Куртамышская типография», 2014. – 300 с. – EDN KISSIJ.
30. Губанов, М.В. Исходный материал для селекции ярового ячменя и перспективы его использования в Северном Зауралье / М.В. Губанов, А.А. Грязнов, Р.И. Белкина, В.М. Губанова. – Тюмень: Государственный аграрный университет Северного Зауралья, 2018. – 185 с. – EDN YSYJUD.
31. Губанова, В. М. Технологические и биохимические характеристики зерна плёчатого и голозёрного ячменя в условиях северного Зауралья / В. М. Губанова, М. В. Губанов // Пермский аграрный вестник. – 2018. – № 4(24). – С. 47-52. – EDN VWPPXM.
32. Дадашко, В.В. Продуктивные качества кур при использовании в комбикормах районированного сорта голозерного ячменя / В.В. Дадашко, А.К. Ромашко, Л.В. Зинкевич

- // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия аграрных наук. – 2010. – Т. 2. – С. 94-97.
33. Данилова, А.В. Карликовая ржавчина – прогрессирующее заболевание ячменя / А.В. Данилова, В.Г. Волкова // Защита и карантин растений. – 2015. – №7. – С. 46-48.
 34. Дорохов, Д.Б. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов. / Д.Б. Дорохов, Э. Клоке // Генетика. – 1997. – Т. 33. – №4. – С. 443-450.
 35. Дорошенко, Е.С. Иммунологическая оценка коллекции голозерного ячменя по устойчивости к листовым болезням в условиях южной зоны Ростовской области. / Е.С. Дорошенко, Э.С. Дорошенко // Зерновое хозяйство России. – 2018. – Т. 4. – № 58. – С. 66-69. – <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2018-58-4-66-69>.
 36. Дорошенко, Э. С. Создание исходного материала голозерного ячменя для селекции сортов адаптированных к условиям Северного Кавказа: дис. ...канд. с-х. наук / Дорошенко Эдуард Сергеевич, 2021. – 151 с.
 37. Дорошенко, Э.С. Изучение голозерных сортов ярового ячменя в условиях Северного Кавказа / Э.С. Дорошенко, Е.Г. Филиппов, А.А. Донцова, В.С. Сидоренко // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2019. – № 2(30). – С. 131-139. – <https://doi.org/10.24411/2309-348X-2019-11103>. – EDN PKJX AQ.
 38. Дорошенко, Э.С. Изучение мировой коллекции голозерного ячменя в условиях Ростовской области / Э.С. Дорошенко, Е.Г. Филиппов, А.А. Донцова, А.В. Алабушев // Международный научно-исследовательский журнал. – 2016. – № 5-6 (47). – С. 12-22.
 39. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований / Б.А. Доспехов. – Москва: Альянс, 2012. – 350 с.
 40. Железнов, А.В. Ячмень голозерный: происхождение, распространение и перспективы использования / А.В. Железнов, Т.В. Кукоева, Н.Б. Железнова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 2. – С. 286-297. – EDN RUHMIZ.
 41. Живодков, Л.А. Методы выявления потенциальной продуктивности и адаптивности сортов и селекционных форм по признаку посевов / Л.А. Живодков, З.А. Морозова // Селекция и семеноводство. – 1994. – № 2. – С. 36.
 42. Жичкина, Л.Н. Устойчивость сортов ячменя к пыльной головне / Л.Н. Жичкина, Е.В. Столпивская // Известия Самарской государственной сельскохозяйственной академии. – 2015. – Т. 4. – С. 49-52.
 43. Зайцева, И.Ю. Сопряженность морфологических признаков с устойчивостью к полеганию ярового ячменя в условиях Волго-Вятского региона. / И.Ю. Зайцева, И.Н. Щенникова //

- Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2020. – Т. 181. – № 3. – С. 32-40. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-32-40>.
44. Заушинцена, А.В. Сравнительная характеристика двурядных и многорядных сортов голозерного ячменя / А.В. Заушинцена, Е.В. Чернова, М.С. Малашкина // Вестник КрасГАУ. – 2007. – № 6. – С. 72-75.
 45. Заушинцина, А.В. Значение мирового генофонда в селекции ячменя в Западной Сибири / А.В. Заушинцина // Генетические ресурсы культурных растений. Санкт-Петербург, 2001. – 286 с.
 46. Захарова, Н.Н. Элементы продуктивности главного колоса озимой мягкой пшеницы в условиях лесостепи Среднего Поволжья / Н.Н. Захарова, Н.Г. Захаров, В.Н. Остин // Аграрный научный журнал. – 2019. – № 4. – С. 10-15. – <https://doi.org/10.28983/asj.y2019i4pp10-15>.
 47. Звейнек, И. А. Скороспелость местных образцов ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) из стран юго-восточной Азии и ближнего востока / И. А. Звейнек // Сельскохозяйственная биология. – 2013. – Т. 48. – № 4. – С. 121-126. – EDN QZKYEP.
 48. Звейнек, И.А. Влияние реакции на яровизацию, чувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана от всходов до колошения. / И.А. Звейнек, Р.А. Абдуллаев, Б.А. Баташева, Е.Е. Радченко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2021. – Т. 182. – № 2. – С. 24-33. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-2-24-33>. – EDN ANZQGM.
 49. Звейнек, И.А. Идентификация аллеля *eam8*, ассоциированного со слабой чувствительностью к фотопериоду, у образцов ячменя из Японии / И.А. Звейнек, Р.А. Абдуллаев, И.И. Матвиенко, Е.Е. Радченко, Н.В. Алпатьева // Экологическая генетика. – 2022. – Т. 20. – №2. – С. 101-109. – <https://doi.org/10.17816/ecogen106033>.
 50. Звейнек, И.А. Скрининг образцов местных ячменей на чувствительность к фотопериоду / И.А. Звейнек, О.Н. Ковалева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2018. – Т. 179. – № 3. – С. 179-187. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-179-187>. – EDN VRVTXT.
 51. Злотина, М.М. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Ppd* и *Vrn* для прогнозирования продолжительности вегетационного периода сортов ячменя / М.М. Злотина, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов, Е.К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 1. – С. 50-62.

52. Зобова, Н.В. Использование информационных технологий для выявления донорных свойств ярового ячменя / Н.В. Зобова // Сибирский вестник с.-х. науки. – 2008 – № 12. – С. 87-93.
53. Исамитдинов, Р.Н. Изучение коллекционного материала озимого ячменя на устойчивость к полеганию / Р.Н. Исаметдинов // Научное обеспечение агропромышленного комплекса: материалы 2 всероссийской науч.-практ. конф. молодых ученых (19-21 ноября 2008 г.). — Краснодар: КубГАУ, 2008. – С. 76-77.
54. Исамитдинов, Р.Н. Использование анатомо-морфологических признаков стебля в селекции озимого ячменя на устойчивость к полеганию: дис. ...канд. с.-х. наук / Исамитдинов Ренат Насибуллаевич. – Краснодар, 2010. – 151 с.
55. Калашник, Н.А. Генетика продуктивности и показателей качества зерна пивоваренного ячменя в условиях Среднего Прииртышья: Монография / Н.А. Калашник, Г.Я. Козлова, Н.И. Аниськов // – Новосибирск, 2005. – С. 26-27.
56. Ковригина, Л.Н. Значимость короткостебельных форм ячменя в селекции на устойчивость к полеганию / Л.Н. Ковригина, А.В. Заушинцена // В книге под ред. П.Л. Гончарова, Ю.А. Христова: Селекция сельскохозяйственных культур на устойчивость к экстремальным факторам среды в аридных зонах Сибири. – Новосибирск, 2012. – С.84-89.
57. Ковригина, Л.Н. Источники устойчивости ярового ячменя к полеганию. / Л.Н. Ковригина, А.В. Заушинцена // Вестник КрасГАУ. – 2010. – Т. 1. – С. 57-62.
58. Коновалова, Г.С. Ринхоспориоз / Г.С. Коновалова // В кн.: Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. – Методическое пособие. М.: Россельхозакадемия, 2008. – С. 129-135.
59. Копусь, М.М. Современные проблемы в селекции ячменя по качеству зерна / М.М. Копусь, Е.Г. Филиппов, Н.Г. Игнатьева, Н.А. Матвиевская // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2004. – № 3(3). – С. 43-46. – EDN MWA0XX.
60. Кошкин, В.А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений / В.А. Кошкин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2012. – Т. 170. – С. 118-129. – EDN UBGLVF.
61. Кошкин, В.А. Способ отбора форм пшеницы различной скороспелости и фотопериодической чувствительности / В.А. Кошкин, И.И. Матвиенко // Патент РФ № 2065697. – 1996. – 7 с.
62. Кошкин, В.А. Яровой ячмень (Характеристика образцов по фото периодической чувствительности) / В.А. Кошкин, И.И. Матвиенко, И.А. Терентьева // Каталог ВИР, 2002. – Вып. 730. – 16 с.

63. Кривченко, В.И. Мучнистая роса / В.И. Кривченко, Т.В. Лебедева, Х.О. Пеуша // В кн.: Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. – М.: Россельхозакадемия, 2008. – С. 86-105.
64. Куперман, Ф.М. Этапы формирования органов плодоношения злаков. / Ф.М. Куперман, Ф.А. Дворянкин, З.П. Ростовцева, Е.И. Ржанова // Издательство Московского университета, 1955. – Т.1. – 318 с.
65. Лапшук, В.А. Проблемы рынка зерна в Северо-Западном регионе России / В.А. Лапшук, Г.В. Васяев // В кн.: Материалы Международного конгресса «Агрорусь». Санкт-Петербург, 2013. – С. 157-160.
66. Лашина, Н.М. Поражаемость пятнистостями сортов ячменя, включенных в государственный реестр селекционных достижений и находящихся на сортоиспытаниях в условиях Северо-Запада Российской Федерации / Н.М. Лашина, О.С. Афанасенко // Вестник защиты растений. – 2019. – № 2(100). – С. 23-28. – [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-23-28](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-23-28).
67. Лашина, Н.М. Устойчивость голозерных ячменей к пятнистостям листьев / Н.М. Лашина // Приоритеты развития АПК в условиях цифровизации и структурных изменений национальной экономики: Материалы международной научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, посвященной академику почвоведу и первому ректору университета К.Д. Глинке (Пушкин, 28 марта 2024 года). – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, 2024. – С. 54-57. – EDN RTGHIЕ.
68. Левакова, О.В. Изучение и подбор ярового ячменя по признакам устойчивости к полеганию и урожайности / О.В. Левакова // Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 2018. – № 3. – С. 39-41. – <https://doi.org/10.30850/vrsn/2018/3/39-41>. – EDN XUJTEL.
69. Лекеш, Я. Международный классификатор СЭВ рода *Hordeum* / Я. Лекеш, И. Бареш, А. Форал, И. Одигал, Ф. Ружичка, М. Бобек и др. // Ленинград: ВИР, 1983. – 55 с.
70. Летяго, Ю.А. Разработка рецептур хлеба с добавлением муки из зерна ячменя и тритикале / Ю.А. Летяго, Р.И. Белкина // Вестник КрасГАУ. – 2019. – Т. 12. – С. 176-182. – <https://doi.org/10.36718/1819-4036-2019-12-176-182>.
71. Лоскутов, И.Г. Селекция на содержание β -глюканов в зерне овса как перспективное направление для получения продуктов здорового питания, сырья и фуража (обзор) / И.Г. Лоскутов, В.И. Полонский // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – Т. 52. – № 4. – С. 646-657. – <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.4.646rus>.
72. Лоскутов, И.Г. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса / И.Г. Лоскутов, О.Н. Ковалева, Е.В. Блинова // Санкт-Петербург: ВИР, 2012. – 63 с.

73. Лукьянова, М.В. Ячмень / М.В. Лукьянова, А.Я. Трофимовская, Г.Н. Гудкова, И.А. Терентьева, Н.П. Ярош // Культурная флора СССР. Т. 2. Часть 2. Л.: Агропромиздат, Ленинградское отделение, 1990. – 421 с.
74. Максимов, Н.А. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода / Н.А. Максимов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1929. – Т. 20. – С. 169-212.
75. Мережко, В.Е. Фотопериодическая реакция ячменя и особенности ее наследования / В.Е. Мережко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1982. – Т. 73. – №. 1. – С. 28-36.
76. Михкельман, В.А. Генотипическая реакция ярового ячменя на метеорологические условия года / В.А. Михкельман, Р.К. Кадиков, Н.Н. Скорняков // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Башкортостане. – Уфа: Издательско-полиграфический комплекс при Администрации Президента РБ, 2000. – С. 140-148. – EDN ZFLAQH.
77. Омаров, Д.С. Генетические ресурсы ячменя в Дагестане / Д.С. Омаров // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала. – 1981. – С. 104-115.
78. Орлов, А.А. Ячмени Абиссинии и Эритреи / А.А. Орлов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1929. – Т. 20. – С. 283-345.
79. Орлов, А.А. Ячмень / А.А. Орлов // Культурная флора СССР. Наркомзем СССР, ВАСХНИЛ, Всесоюз. ин-т растениеводства. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 97–332.
80. Полонский, В.И. Содержание β -глюканов в зерне как перспективный признак при селекции ячменя на пищевое использование (обзор иностранной литературы) / В.И. Полонский, А.В. Сумина // Сельскохозяйственная биология. – 2013. – Т. 48. – № 5. – С. 30-43. – EDN RIVSMX.
81. Полонский, В.И. Оценка образцов ячменя на содержание β -глюканов в зерне и другие ценные признаки в условиях Восточной Сибири / В.И. Полонский, Н.А. Сурин, С.А. Герасимов, А.Г. Липшин, А.В. Сумина, С.А. Зюте // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2021. – Т. 182. – № 1. – С. 48-58. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-1-48-58>. – EDN HQCNRL.
82. Поморцев, А.А., Изучение естественного отбора в искусственных гибридных популяциях ярового ячменя / А.А. Поморцев, Б.А. Калабушкин, М.Л. Бланк, А. Бахронов // Генетика. – 1996. – Т. 32. – № 11. – С. 1536-1544.
83. Радченко, Е.Е. Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к мучнистой росе / Е.Е. Радченко, Р.А. Абдуллаев, И.Н. Анисимова // Экологическая генетика. – 2020. – Т. 18. – № 1. – С. 59-78. – <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>.

84. Разумов, В.И. Среда и развитие растений / В.И. Разумов. – Л.-М.: Сельхозгиз, 1961. – 368 с.
85. Репко, Н.В. Высота растений и устойчивость к полеганию коллекционных сортов озимого ячменя / Н.В. Репко, А.С. Коблянский, Е.В. Хронюк // Научный журнал КубГАУ. – 2017. – Т. 133. – № 9. – С. 160-172. – <https://doi.org/10.21515/1990-4665-133-015>.
86. Родина, Н.А. Селекция ячменя на Северо-Востоке Нечерноземья / Н.А. Родина // – Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2006. – ISBN 5-7352-0111-5. – EDN QKYRFH.
87. Розанова, И.В. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях ячменя / И.В. Розанова, Е.К. Хлесткина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2020. – Т. 24. – № 4. – С. 348-355. – <https://doi.org/10.18699/VJ20.627>.
88. Сиркач, Н.М. Биохимия ячменя / Н.М. Сиркач, Н.Н. Иванов // Биохимия культурных растений. – М.; Л., 1958. – Т.1. – С. 234-330.
89. Сурин, Н. А. Адаптивный потенциал сортов зерновых культур сибирской селекции и пути его совершенствования (пшеница, ячмень, овес) / Н.А. Сурин. – Новосибирск: ИЦ ГНУ СибНСХБ Россельхозакадемии, 2011. – 708 с.– ISBN 978-5-904424-74-9.
90. Сурин, Н.А. Биологические особенности и селекционное значение сортов ячменя сибирской селекции / Н.А. Сурин, Н.Е. Ляхова, С.А. Герасимов, А.Г. Липшин // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2016. – № 1(248). – С. 13-22. – EDN VRCQUD.
91. Сурин, Н.А. Генетический потенциал и селекционная значимость ячменя Сибири / Н.А. Сурин, Н.В. Зобова, Н.Е. Ляхова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. – № 2. – С. 378-386. – EDN SJCFBJ.
92. Сурин, Н.А. Селекция сельскохозяйственных растений на продуктивность и качество в Восточной Сибири / Н. А. Сурин // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 1999. – № 3-4. – С. 20-26.
93. Сурин, Н.А. Селекция ячменя в Сибири / Н.А. Сурин, Н.Е. Ляхова – Новосибирск, 1993. – 291 с.
94. Татаркина, Н.И. Использование питательных веществ рационов ремонтным молодняком крупной белой породы свиней / Н.И. Татаркина // Вестник Курганской ГСХА. – 2019. – Т. 2. – С. 55-57.
95. Теплякова, С.Б. Изменчивость хозяйственно-ценных признаков ячменя в зависимости от аллельного состояния гена полукарликовости *sdw1/denso* / С.Б. Теплякова, Н.Н. Иванова, В.И. Хорева, Н.П. Войцуцкая, О.Н. Ковалева, Е.К. Потокина // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: Тезисы докладов IV Вавиловской международной научной конференции (Санкт-Петербург, 20–24 ноября 2017 года). – Санкт-Петербург: ВИР, 2017. – С. 202-203.

96. Тетянников, Н.В. Источники ценных признаков для селекции голозерного ячменя / Н.В. Тетянников, Н.А. Боме // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2020. – Т. 181, № 3. – С. 49-55. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-49-55>. – EDN EROXRJ.
97. Тихвинский, С.Ф. Антоциановые пигменты растений и их роль в адаптивной селекции сельскохозяйственных культур / С.Ф. Тихвинский, С.В. Доронин // Теоретическая и прикладная экология. – 2007. – Т. 3. – С. 15-19.
98. Торопова, Н.А. Использование голозерного ячменя при кормлении гусят-бройлеров / Н.А. Торопова, С.Ф. Суханова // Вестник Курганской ГСХА. – 2013. – Т. 1. – С. 36-39.
99. Трофимовская, А.Я. Фотопериодическая реакция скороспелых сортов ячменя в связи с проблемой скороспелости / А.Я. Трофимовская, О.А. Иванова // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1976. – № 7. – С. 37-43.
100. Трофимовская, А.Я. Ячмень (эволюция, классификация, селекция) / А.Я. Трофимовская. – Л.: Колос, 1972. – С. 145-160.
101. Тяглый, С.В. Источники продуктивности голозерного ячменя из коллекции ВИР для условий Северо-Запада России / С.В. Тяглый, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2009. – Т. 165. – С. 77-83. – EDN UHXNNX.
102. Хасанов, Б.А. Несоввершенные грибы как возбудители основных заболеваний злаков в Средней Азии и Казахстане: дис. ... д-ра биол. наук / Хасанов Батыр Ачилович // – М., 1992. – 410 с.
103. Ходьков, Л.Е. Голозерные и безостые ячмени / Л.Е. Ходьков. – Л.:ЛГУ, 1985. – 135 с.
104. Цандекова, О.Л. Сравнительная характеристика некоторых показателей питательной ценности зерна скороспелых ячменей / О.Л. Цандекова, О.А. Неверова, А.В. Заушинцева // Зерновое хозяйство. – 2002. – № 7. – С. 18-19.
105. Шевцов, В.М. Селекция и агротехника ячменя на Кубани / В.М. Шевцов, Н.Г. Малюга – Краснодар, 2008. – 138 с.
106. Юдина, Р.С. Антоцианы как компоненты функционального питания / Р.С. Юдина, Е.И. Гордеева, О.Ю. Шоева, М.А. Тихонова, Е.К. Хлесткина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2021. – Т. 25. – № 2. – С. 178-189. – <https://doi.org/10.18699/VJ21.022>.
107. Abdel-Aal, E. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats / E. Abdel-Aal, P. Hucl // Cereal Chemistry. – 1999. – Vol. 76. – P. 350-354.
108. Abdel-Aal, E.S.M. Anthocyanin composition in black, blue, pink, purple, and red cereal grains / E.S.M. Abdel-Aal, J.C. Young, I. Rabalski // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2006. – Vol. 54. – P. 4696-4704. – <https://doi.org/10.1021/jf0606609>.

109. Abdullaev, R.A. Powdery mildew resistance of barley accessions from Dagestan / R.A. Abdullaev, T.V. Lebedeva, N.V. Alpatieva, B.A. Batasheva, I.N. Anisimova, E.E. Radchenko // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2021. – Vol. 25. – № 5. – P. 528-533. – <https://doi.org/10.18699/VJ21.059>.
110. Adzhieva, V.F. Molecular genetic mechanisms of the development of fruit and seed coloration in plants / V.F. Adzhieva, O.G. Babak, O.Y. Shoeva, A.V. Kilchevsky, E.K. Khlestkina // Russian Journal of Genetics: Applied Research. – 2016. – Vol. 6. – № 5. – P. 537-552. – <https://doi.org/10.1134/S2079059716050026>.
111. Afanasenko, O. Validation of molecular markers of barley net blotch resistance loci on chromosome 3H for marker-assisted selection / O. Afanasenko, I. Rozanova, A. Gofman, N. Lashina, F. Novakazi, N. Mironenko, A. Zubkovich // Agriculture. – 2022. – Vol. 12. – № 4. – P. 439.
112. Afanasenko, O.S. Mapping of the loci controlling the resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* and *Cochliobolus sativus* in two double haploid barley populations / O. S. Afanasenko, A.V. Koziakov, P. E. Hedlay, N.M. Lashina, A.V. Anisimova, O. Manninen, E.K. Potokina // Russian Journal of Genetics: Applied Research. – 2015. – Vol. 5. – № 3. – P. 242-253. – <https://doi.org/10.1134/S2079059715030028>.
113. Alqudah, A.M. Genetic Dissection of Photoperiod Response Based on GWAS of Pre-Anthesis Phase Duration in Spring Barley / A.M. Alqudah, R. Sharma, R.K. Pasam, A. Graner, B. Kilian, T. Schnurbusch // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9. – № 11. – P. e113120. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113120>.
114. Alqudah, A.M. GWAS: fast-forwarding gene identification and characterization in temperate cereals: lessons from barley - a review / A.M. Alqudah, A. Sallam, P.S. Baenziger, A. Boerner // Journal of Advanced Research. – 2020. – Vol. 22. – P. 119-135. – <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.05.002>.
115. Antonova, E.V. Seedling Biometry of *nud* Knockout and *win1* Knockout Barley Lines under Ionizing Radiation / E.V. Antonova, N.S. Shimalina, A.M. Korotkova, E.V. Kolosovskaya, S.V. Gerasimova, E.K. Khlestkina // Plants. – 2022. – Vol. 11. – P. 2474. – <https://doi.org/10.3390/plants11192474>.
116. Badr, A. On the origin and domestication history of Barley (*Hordeum vulgare* L.) / A. Badr, K. Muller, R. Schafer-Pregl, H. El Rabey, S. Effgen, H. H. Ibrahim, C. Pozzi, W. Rohde, F. Salamini // Molecular Biology and Evolution. – 2000. – Vol. 17. – № 4. – P. 499-510.
117. Bai, Y. Genome wide association study of plant height and tiller number in hullless barley / Y. Bai, X. Zhao, X. Yao, Y. Yao, L. An, X. Li, Y. Wang, X. Gao, Y. Jia, L. Guan, M. Li, K. Wu, Z. Wang

- // PLoS ONE. – 2021. – Vol. 16. – № 12. – P. e0260723. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260723>.
118. Baker, S.J. Temporary partial breakdown of *mlo*-resistance in spring barley by sudden relief of soil water-stress under field conditions: The effects of genetic background and *mlo* allele // S.J. Baker, A.C. Newton, D. Crabb, D.C. Guy, R.A. Jefferies, D.K.L. Mackerron, W.T.B. Thomas, S. J. Gurr // Plant Pathology. – 1998. – Vol. 47. – № 4. – P. 401-410. – <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1998.00261.x>.
 119. Barabaschi, D. Effect of the *nud* gene on grain yield in barley / D. Barabaschi, E. Francia, A. Tondelli, A. Gianinetti, A.M. Stanca, N. Pecchioni // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding. – 2012. – Vol. 48. – P. 10-22. – <https://doi.org/10.17221/117/2011-CJGPB>.
 120. Bayer, M.M. Development and evaluation of a barley 50k iSelect SNP array / M.M. Bayer, P. Rapazote-Flores, M. Ganal, P.E. Hedley, M. Macaulay, J. Plieske, R. Waugh // Frontiers in plant science. – 2017. – Vol. 8. – P. 1792.
 121. Bayer, M.M. Development and evaluation of a barley 50k iSelect SNP array / M.M. Bayer, P. Rapazote-Flores, M. Ganal, P.E. Hedley, M. Macaulay, J. Plieske, R. Waugh // Frontiers in plant science. – 2017. – Vol. 8. – P. 1792. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01792>.
 122. Belcher, A.R. Registration of the TCAP FAC-WIN6 barley panel for genome-wide association studies / A.R. Belcher, R.C. Graebner, A. Cuesta-Marcos, S. Fisk, T. Filichkin, K.P. Smith, V.C. Blake, P.M. Hayes // Journal of Plant Registrations. – 2015. – Vol. 9. – № 3. – P. 411-18. – <https://doi.org/10.3198/jpr2014.12.0083crmp>.
 123. Berhane, L. Exploiting the diversity of barley landraces in Ethiopia / L. Berhane, S. Yitbarek, A. Fekadu, G. Hailu, G. Stefania, A. G. van L. Joop, C. Salvatore // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1997. – Vol. 44. – P. 109-116. – <https://doi.org/10.1023/A:1008644901982>.
 124. Bilgic, H. Molecular mapping of loci conferring resistance to different pathotypes of the spot blotch pathogen in barley / H. Bilgic, B.J. Steffenson, P.M. Hayes // Phytopathology. – 2006. – Vol. 96. – № 7. – P. 699-708.
 125. Bityutskii, N. Content of iron, zinc and manganese in grains of *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum vulgare* and *Avena sativa* cultivars registered in Russia / N. Bityutskii, K. Yakkonen, I. Loskutov // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2017. – Vol. 64. – P. 1955-1961. – <https://doi.org/10.1007/s10722-016-0486-9>.
 126. Blake, T. Barley: production, improvement and uses / T. Blake, V. Blake, J. Bowman, H. Abdel-Haleem // Wiley, Hoboken, 2011. – P. 522-531.

127. Bovill, J. Mapping spot blotch resistance genes in four barley populations / J. Bovill, A. Lehmensiek, M.W. Sutherland, G.J. Platz, T. Usher, J. Franckowiak, E. Mace // *Molecular Breeding*. – 2010. – Vol. 26. – P. 653-666.
128. Bozbulut, R. Promising effects of β -glucans on glyceamic control in diabetes / R. Bozbulut, N. Sanlier // *Trends in Food Science and Technology*. – 2019. – Vol. 83. – № 1. – P. 159-166. – <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.11.018>.
129. Braumann, I. Mutations in the gene of the $G\alpha$ subunit of the heterotrimeric G protein are the cause for the *brachytic1* semi-dwarf phenotype in barley and applicable for practical breeding / I. Braumann, C. Dockter, S. Beier, A. Himmelbach, F. Lok, U. Lundqvist, B. Skadhauge, N. Stein, S. Zakhrebekova, R. Zhou, M. Hansson // *Hereditas*. – 2017. – Vol. 155. – P. 10. – <https://doi.org/10.1186/s41065-017-0045-1>.
130. Braumann, I. Mutations in the gene of the $G\alpha$ subunit of the heterotrimeric G protein are the cause for the *brachytic1* semi-dwarf phenotype in barley and applicable for practical breeding / I. Braumann, C. Dockter, S. Beier, A. Himmelbach, F. Lok, U. Lundqvist, B. Skadhauge, N. Stein, S. Zakhrebekova, R. Zhou, M. Hansson // *Hereditas*. – 2018. – Vol. 155. – № 10. – <https://doi.org/10.1186/s41065-017-0045-1>.
131. Buckeridge, M.S. Mixed linkage (1-3), (1-4)- β -D glucans of grasses / M.S. Buckeridge, C. Rayon, B. Urbanowicz, M.A.S. Tine, N. Carpita // *Cereal Chemistry*. – 2004. – Vol. 81. – P. 115-127.
132. Bull, H. Barley SIX-ROWED SPIKE3 encodes a putative Jumonji C-type H3K9me2/me3 demethylase that represses lateral spikelet fertility / H. Bull, M.C. Casao, M. Zwirek, A.J. Flavell, W.T.B. Thomas, W. Guo // *Nature Communications*. – 2017. – Vol. 8. – P. 936. – <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00940-7>.
133. Buschges, R. The barley *mlo* gene: A novel control element of plant pathogen resistance / R. Buschges, K. Hollricher, R. Panstruga, G. Simons, M. Wolter, A. Frijters, R. Van Daelen, T. Van der Lee, P. Diergaarde, J. Groenendijk, S. Topsch, P. Vos, F. Salamini, P. Schulze-Lefert // *Cell*. – 1997. – V. 88. – P. 695-705.
134. Cantalapiedra, C.P. BARLEYMAP: physical and genetic mapping of nucleotide sequences and annotation of surrounding loci in barley / C.P. Cantalapiedra, R. Boudiar, A.M. Casas, E. Igartua, B. Contreras-Moreira // *Molecular Breeding*. – 2015. – Vol. 35. – № 13. – <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0253-1>.
135. Castañeda-Ovando, A. Chemical studies of anthocyanins: A review. / A. Castañeda-Ovando, M. de Lourdes Pacheco-Hernández, M.E. Páez-Hernández, J.A. Rodríguez, C.A. Galán-Vidal // *Food Chemistry*. – 2009. – Vol. 113. – № 4. – P. 859-871. – <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.09.001>.

136. Chakravorty, D. An atypical heterotrimeric G-protein γ -subunit is involved in guard cell K⁺-channel regulation and morphological development in *Arabidopsis thaliana* / D. Chakravorty, Y. Trusov, W. Zhang, B.R. Acharya, M.B. Sheahan, D.W. McCurdy, J.R. Botella // *The Plant Journal*. – 2011. – Vol. 67. – №. 5. – P. 840-851.
137. Chen, G. Pleiotropic effects of the semi-dwarfing gene *uzu* in barley. / G. Chen, H. Li, Y. Wei, Y.L. Zheng, M. Zhou, C. Liu // *Euphytica*. – 2016. – Vol. 209. – P. 749-755. – <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1668-4>.
138. Chen, W. Geography and agronomical practices drive diversification of the epiphytic mycoflora associated with barley and its malt end product in western Canada / W. Chen, T.K. Turkington, C.A. Levesque, J.M. Bamforth, S.K. Patrick, C.T. Lewis, J.T. Chapados, D. Gaba, S. Tittlemier, A. Macleod, T. Grafenhan // *Agriculture Ecosystems and Environment*. – 2016. – Vol. 226. – P. 43-55. – <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.030>.
139. Choi, H. Genotype $\times$ environment interaction and stability of β -glucan content in barley in the Palouse region of eastern Washington. / H. Choi, A. Esser, K.M. Murphy // *Crop Science*. – 2020. – Vol. 60. – P. 2500-2510. – <https://doi.org/10.1002/csc2.20181>.
140. Chono, M. A semi-dwarf phenotype of barley *uzu* results from a nucleotide substitution in the gene encoding a putative brassinosteroid receptor / M. Chono, I. Honda, H. Zeniya, K. Yoneyama, D. Saisho, K. Takeda, S. Takatsuto, T. Hoshino, Y. Watanabe // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol. 133. – P. 1209-1219.
141. Cockram, J. Genome-wide association mapping to candidate polymorphism resolution in the unsequenced barley genome / J. Cockram, J. White, DL. Zuluaga, D. Smith, J. Comadran, M. Macaulay, Z. Luo, MJ. Kearsey, P. Werner, D. Harrap, C. Tapsell, H. Liu, PE. Hedley, N. Stein, D. Schulte, B. Steuernagel, DF. Marshall, WT. Thomas, L. Ramsay, I. Mackay, DJ. Balding, AGOUEB Consortium, R. Waugh, DM. O'Sullivan // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2010. – Vol. 107. – № 50. – P. 21611-6. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1010179107>.
142. Czuchajowska, Z. Structure and functionality of barley starches / Z. Czuchajowska, A. Klamczynski, B. Paszczynska, B.K. Baik // *Cereal Chemistry*. – 1998. – Vol. 75. – P. 747-754.
143. Dang, V.H. Genetic dissection of the interactions between semi-dwarfing genes *sdw1* and *ari-e* and their effects on agronomic traits in a barley MAGIC population. / V.H. Dang, C.B. Hill, X.Q. Zhang, T.T. Angessa, L.A. McFawn, C. Li // *Molecular Breeding*. – 2020. – Vol. 40. – P. 1-14. – <https://doi.org/10.1007/s11032-020-01145-5>.
144. Dickin, E. Agronomic diversity of naked barley (*Hordeum vulgare* L.): a potential resource for breeding new food barley for Europe / E. Dickin, K. Steele, G. Edwards-Jones, D. Wright // *Euphytica*. – 2012. – Vol. 184. – P. 85-99. – <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0567-y>.

145. Doell, J.Ch. Flora des Grossherzogthums Baden / J.Ch. Doell – Karlsruhe, 1857. – Vol. 1. – P. 117-120.
146. Dreiseitl, A. Genes for resistance to powdery mildew in European barley cultivars registered in the Czech Republic from 2011 to 2015 / A. Dreiseitl // Plant Breeding. – 2017. – Vol. 136. – № 3. – P. 351-356. – <https://doi.org/10.1111/pbr.12471>.
147. Dreiseitl, A. Leaf rust disease occurrence on winter barley in the Czech Republic in 1989-1996 / A. Dreiseitl, D. Jurecka // Ochrana Rostlin. – 1997. – Vol. 33. – P. 177-186.
148. Dreiseitl, A. Mlo-Mediated broad-spectrum and durable resistance against powdery mildews and its current and future applications / A. Dreiseitl // Plants. – 2024. – Vol. 13. – № 1. – <https://doi.org/10.3390/plants13010138>.
149. Duan, R. Molecular mechanisms underlying hull-caryopsis adhesion/separation revealed by comparative transcriptomic analysis of covered/naked barley (*Hordeum vulgare* L.) / R. Duan, H. Xiong, A. Wang, G. Chen // International journal of molecular sciences. – 2015. – Vol. 16. – № 6. – P. 14181-14193. – <https://doi.org/10.3390/ijms160614181>.
150. Duffus, C.M. Formation of the barley grain - Morphology, physiology and biochemistry / C.M. Duffus, M.P. Cochrane // In A.W. MacGregor and R.S. Bhatti (eds.), Barley: Chemistry and technology, AACC, St. Paul, Minnesota, USA, 1993. – P. 31-72.
151. Elakhdar, A. Genome-wide association analysis provides insights into the genetic basis of photosynthetic responses to low-temperature stress in spring barley / A. Elakhdar, J.J. Slaski, T. Kubo, A. Hamwieh, G. Hernandez Ramirez, A.D. Beattie, L.J.A. Capo-chichi // Frontiers in Plant Science. – 2023. – Vol. 14. – № 1159016. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1159016>.
152. Faure, S. Mutation at the circadian clock gene EARLY MATURITY 8 adapts domesticated barley (*Hordeum vulgare*) to short growing seasons / S. Faure, A.S. Turner, D. Gruszka, V. Christodoulou, S.J. Davis, M. von Korff, D. A. Laurie // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2012. – Vol. 109. – № 2. – P. 8328-8333. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1120496109>.
153. Fernandes, G.C. Cereal based functional beverages: a review / G.C. Fernandes, K.S. Sonawane, S.S. Arya // Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences. – 2018/19. – Vol. 8. – № 3. – P. 914-919. – <https://doi.org/10.15414/jmbfs.2018-19.8.3.914-919>.
154. Fetch, T.G.Jr. Spring barley accessions with dual spot blotch and net blotch resistance / T.G.Jr. Fetch, B.J. Steffenson, H.E. Bockelman, D.M. Wesenberg // Canadian Journal of Plant Pathology. – 2008. – Vol. 30. – № 4. – P. 534-542.
155. Franckowiak, J.D. Descriptions of Barley Genetic Stocks for 2012. / J.D. Franckowiak, U. Lundqvist // Barley Genetics Newsletter. – 2012. – Vol. 42. – P. 36-793.

156. Freh, M. The development of pleiotropic phenotypes in powdery mildew-resistant barley and *Arabidopsis thaliana* mlo mutants is linked to nitrogen availability / M. Freh, A. Reinstädler, K. D. Neumann, U. Neumann, R. & Panstruga // *Plant, Cell & Environment*. – 2024. – Vol. 47. – P. 2360-2374. – <https://doi.org/10.1111/pce.14884>.
157. Frichot, E. LEA: An R package for landscape and ecological association studies / E. Frichot, O. François // *Methods in ecology and evolution*. – 2015. – Vol. 6. – №. 8. – P. 925-929. – <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12382>.
158. Gaines, R.L. A microscopic study on the development of a layer in barley that causes hull-caryopsis adherence / R.L. Gaines, D.B. Bechtel, Y. Pomeranz // *Cereal Chemistry*. – 1985. – Vol. 62. – P. 35-40.
159. Gao, Q. A receptor–channel trio conducts Ca²⁺ signaling for pollen tube reception / Q. Gao, C. Wang, Y. Xi, Q. Shao, L. Li, S. Luan // *Nature*. – 2022. – Vol. 607. – № 7917. – P. 534-539. – <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04923-7>.
160. Gasparis, S. A simple and efficient CRISPR/Cas9 platform for induction of single and multiple, heritable mutations in barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Gasparis, M. Kała, M. Przyborowski, L.A. Łyżnik, W. Orczyk, A. Nadolska-Orczyk // *Plant Methods*. – 2018. – Vol. 14. – P. 111. – <https://doi.org/10.1186/s13007-018-0382-8>.
161. Gasparis, S. Oat. Method and protocols / S. Gasparis // Springer Science+Business Media LLC, 2017. — 268 p. — ISBN: 1493966804.
162. Geng, L. Identification of genetic loci and candidate genes related to β -glucan content in barley grain by genome-wide association study in International Barley Core Selected Collection / L. Geng, M. Li, S. Xie, D. Wu, L. Ye, G. Zhang // *Molecular breeding*. – 2021. – Vol. 41. – №. 6. – P. 6. – <https://doi.org/10.1007/s11032-020-01199-5>.
163. Gerasimova, S.V. Conversion of hulled into naked barley by Cas endonuclease-mediated knockout of the *NUD* gene / S. V. Gerasimova, C. Hertig, A. M. Korotkova, E.V. Kolosovskaya, I. Otto, S. Hiekel, A. V. Kochetov, E. K. Khlestkina, J. Kumlehn // *BMC Plant Biology*/ – 2020. – Vol. 20. – №. 255. – <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02454-9>.
164. Gocheva, M. Study of the productivity elements of spring barley using correlation and path-coefficient analysis / M. Gocheva // *Turkish Journal of Agricultural and Natural Science*. – 2014. – № 2. – P. 1638-1641.
165. Grabowski, R. Changes in cereal cultivation during the Iron Age in southern Sweden: a compilation and interpretation of the archaeobotanical material / R. Grabowski // *Vegetation History and Archaeobotany*. – 2011. – Vol. 20. – P. 479-494. – <https://doi.org/10.1007/s00334-011-0283-5>.

166. Grace, M.H. Hypoglycemic activity of a novel anthocyanin-rich formulation from lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Aiton / M.H. Grace, D.M. Ribnicky, P. Kuhn, A. Poulev, S. Logendra, G.G. Yousef, I. Raskin, M.A. Lila // *Phytomedicine*. – 2009. – Vol. 16. – P. 406-415. – <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2009.02.018>.
167. Grando, S. Food barley importance, uses and local knowledge / S. Grando, H.G. Macpherson // In: International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA), Aleppo, Syria. 2005.
168. Grewal, T.S. Identification of resistance genes to barley covered smut and mapping of the *Ruh1* gene using *Ustilago hordei* strains with defined avirulence genes / T.S. Grewal, B.G. Rossnagel, G. Bakkeren, G.J. Scoles // *Canadian Journal of Plant Pathology*. – 2008. – Vol. 30. – № 2. – P. 277-284.
169. Grewal, T.S. Mapping quantitative trait loci associated with spot blotch and net blotch resistance in a doubled-haploid barley population / T.S. Grewal, B.G. Rossnagel, G.J. Scoles // *Molecular Breeding*. – 2012. – Vol. 30. – № 1. – P. 267-279.
170. Hall, T. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. Hall // *Nucleic acids symposium series*. – 1999. – Vol. 41. – P. 95-98.
171. Harlan, H.V. Development of Barley Kernels in Normal and Clipped Spikes and the Limitations of Awnless and Hooded Varieties. / H.V. Harlan, H.F.E. Hulton // *Journal of the Institute of Brewing*. Institute of Brewing. – 1920. – Vol. 26. – P. 639-641.
172. Harlan, H.V. Some distinctions in our cultivated barleys with reference to their use in plant breeding / H.V. Harlan // Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture, 1914. – 38 p. – <https://doi.org/10.5962/bhl.title.109258>.
173. Harlan, J.R. On the origin of barley. In: Barley: botany, culture, winter hardiness, genetics, utilization, pests. / J.R. Harlan // *Handbook №338, Science and education administration, USDA*, Washington, D.C., 1979 – P. 10-36.
174. He, Z. Cereals in China / Z. He, A.P.A. Bonjean // Mexico, D.F.: CIMMYT, 2010. – P. 118.
175. Hedden, P. The genes of the Green Revolution / P. Hedden // *Trends in Genetics*. – 2003. – Vol. 19. – P. 5-9.
176. Helback, H. Domestication of food plants in the old world / H. Helback // *Science*. – 1959. – Vol. 153. – P. 365-372.
177. Helbaek, H. Commentary on the phylogenesis of *Triticum* and *Hordeum* / H. Helbaek // *Economic Botany*. – 1966. – Vol. 20. – P. 350-360.
178. Hoad, S.P. Hull to caryopsis adhesion and grain skinning in malting barley: identification of key growth stages in the adhesion process / S.P. Hoad, M. Brennan, G.W. Wilson, P.M. Cochrane //

- Journal of Cereal Science. – 2016. – Vol. 68. – P. 8-15. – <https://doi.org/10.1016/J.JCS.2015.10.007>.
179. Hommel, G. A stagewise rejective multiple test procedure based on a modified Bonferroni test / G. Hommel // *Biometrika*. – 1988. – Vol. 75. – №. 2. – P. 383-386.
 180. Huang, X. Natural variations and genome-wide association studies in crop plants. / X. Huang, B. Han // *Annual Review of Plant Biology*. – 2014. – Vol. 65. – P. 531-551. – <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035715>.
 181. Hussain, W. GWAS and Population Structure codes / W. Hussain // 2018. (URL: https://whussain2.github.io/Materials/Teaching/GWAS_R.html [дата обращения: 12.03.2025]).
 182. Huth, M. Functional properties of dietary fibre enriched exudates from barley / M. Huth, G. Dongowski, E. Gebhart, W. Flamme // *Journal of Cereal Science*. – 2002. – Vol. 32. – P. 115-117.
 183. Ingledew, W.M. Fuel Alcohol Production from Hull-less Barley / W.M. Ingledew, A.M. Jones, R.S. Bhatti, B.G. Rossnagel // *Cereal Chemistry*. – 1995. – Vol. 72. – №. 2. – P. 147-150.
 184. Jeroch, H. Barley in poultry feeding: a review / H. Jeroch, S. Dänicke // *World's Poultry Science Journal*. – 1995. – Vol. 51. – P. 271-291.
 185. Jia, Q. GA-20 oxidase as a candidate for the semidwarf gene *sdw1/denso* in barley / Q. Jia, J. Zhang, S. Westcott, X.Q. Zhang, M. Bellgard, R. Lance, C. Li // *Functional & integrative genomics*. – 2009. – Vol. 9. – №. 2. – P. 255-262. – <https://doi.org/10.1007/s10142-009-0120-4>.
 186. Jones, H. Population-based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the Fertile Crescent / H. Jones, F.J. Leigh, I. Mackay, M.A. Bower, L.M.J. Smith, M.P. Charles, G. Jones, M.K. Jones, T.A. Brown, W. Powell. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2008. – Vol. 25. – P. 2211-2219.
 187. Jørgensen, I.H. Discovery characterization and exploitation of *Mlo* powdery mildew resistance in barley / I.H. Jørgensen // *Euphytica*. – 1992. – Vol. 63. – № 1-2. – P. 141-152. – <https://doi.org/10.1007/BF00023919>.
 188. Jurgoński, A. Ingestion of black chokeberry fruit extract leads to intestinal and systemic changes in a rat model of prediabetes and hyperlipidemia / A. Jurgoński, J. Juśkiewicz, Z. Zduńczyk // *Plant Foods for Human Nutrition*. – 2008. – Vol. 63. – P. 176-182. – <https://doi.org/10.1007/s11130-008-0087-7>.
 189. Kang, S.Y. Tart cherry anthocyanins inhibit tumor development in *ApcMin* mice and reduce proliferation of human colon cancer cells / S.Y. Kang, N.P. Seeram, M.G. Nair, L.D. Bourquin // *Cancer Letters*. – 2003. – Vol. 194. – № 1. – P. 13-19.

190. Kauppi, K. Impact of pests on cereal grain and nutrient yield in boreal growing conditions / K. Kauppi, A. Rajala, E. Huusela, J. Kaseva, P. Ruuttunen, H. Jalli, L. Alakukku, M. Jalli // *Agronomy*. – 2021. – Vol. 11. – № 3. – P. 592. – <https://doi.org/10.3390/agronomy11030592>.
191. Kaur, H. Hulless barley: A new era of research for food purposes / H. Kaur, S. Shaveta, S. Kaur, V. Sharma, K. Kaur // *Journal of Cereal Research*. – 2019. – Vol. 11. – № 2. – P. 114-124. – <https://doi.org/10.25174/2249-4065/2019/83719>.
192. Khlestkina, E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals / E.K. Khlestkina // *Cereal Research Communications*. – 2013. – Vol. 41. – P. 185-198. – <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004>.
193. Kikuchi, S. Efficient fine mapping of naked caryopsis gene (*nud*) by HEGS (High Efficiency Genome Scanning)/AFLP in barley / S. Kikuchi, S. Taketa, M. Ichii, S. Kawasaki // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – Vol. 108. – P. 73-78.
194. Kim, M.J. Relationship between phenolic compounds, anthocyanins content and antioxidant activity in colored barley germplasm / M.J. Kim, J.N. Hyun, J.A. Kim, J.C. Park, M.Y. Kim, J.G. Kim, S.J. Lee, S.C. Chun, I.M. Chung // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2007. – Vol. 55. – № 12. – P. 4802-4809. – <https://doi.org/10.1021/jf0701943>.
195. Koladia, V.M. Genetic analysis of net form net blotch resistance in barley lines CIho 5791 and Tifang against a global collection of *P. teres* f. *teres* isolates / V.M. Koladia, J.D. Faris, J.K. Richards, R.S. Brueggeman, S. Chao, T.L. Friesen // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2017. – Vol. 130. – № 1. – P. 163–173. – <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2801-4>.
196. Komatsuda, T. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene / T. Komatsuda, M. Pourkheirandish, C. He, P. Azhaguvel, H. Kanamori, D. Perovic, N. Stein, A. Graner, T. Wicker, A. Tagiri, U. Lundqvist, T. Fujimura, M. Matsuoka, T. Matsumoto, M. Yano // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2007. – Vol. 104. – P. 1424-1429. – <https://doi.org/10.1073/pnas.0608580104>.
197. Koppolu R. *Six-rowed spike4 (Vrs4)* controls spikelet determinacy and row-type in barley // R. Koppolu, N. Anwar, S. Sakuma, A. Tagiri, U. Lundqvist, M. Pourkheirandish, T. Rutten, C. Seiler, A. Himmelbach, R. Ariyadasa, H.M. Youssef, N. Stein, N. Sreenivasulu, T. Komatsuda, T. Schnurbusch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2013. – Vol. 110. – P. 13198-13203. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1221950110>.
198. Koppolu, R. Developmental pathways for shaping spike inflorescence architecture in barley and wheat / R. Koppolu, T. Schnurbusch // *Journal of integrative plant biology*. – 2019. – Vol. 61. – P. 278-295. – <https://doi.org/10.1111/jipb.12771>.

199. Kreis, M. The control of protein synthesis in developing barley seeds / M. Kreis, P.R. Shewry // In P.R. Shewry (ed.), *Barley: Genetics, biochemistry, molecular biology and biotechnology*, C.A.B International, Wallingford, UK, 1992. – P. 319-334.
200. Kuczynska, A. Effects of the semi-dwarfing *sdw1/denso* gene in barley / A. Kuczynska, M. Surma, T. Adamski, K. Mikolajczak, K. Krystkowiak, P. Ogrodowicz // *Journal of Applied Genetics*. – 2013. – Vol. 54. – №. 4. – P. 381-390. – <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0165-x>.
201. Kunze, K.H. Genome-wide association of an organic naked barley diversity panel identified quantitative trait loci for disease resistance / K.H. Kunze, B. Meints, C. Massman, L. Gutiérrez, P. M. Hayes, K.P. Smith, G.C. Bergstrom, M.E. Sorrells // *The Plant Genome*. – 2024. – Vol. 17. – №. e20530. – <https://doi.org/10.1002/tpg2.20530>.
202. Kusch, S. mlo-based resistance: An apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew disease / S. Kusch, R. Panstruga // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. – 2017. – Vol. 30. – № 3. – P. 179-189. – <https://doi.org/10.1094/MPMI-12-16-0255-CR>.
203. Laurie, D.A. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter 9 spring barley *Hordeum vulgare* L. / D.A. Laurie, N. Pratchett, J.H. Bezant, J.W. Snape // *cross. Genome*. – 1995. – Vol. 38. – P. 575-585.
204. Li, M. Genome-Wide Association Study on Total Starch, Amylose and Amylopectin in Barley Grain Reveals Novel Putative Alleles / M. Li, L. Geng, S. Xie, D. Wu, L. Ye, G. Zhang // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – Vol. 22. – P. 553. – <https://doi.org/10.3390/ijms22020553>.
205. Liu, J. Nutritional components, textural properties, and in vitro starch hydrolysis of steamed hulless barley bread / J. Liu, Q. Li, Y. Zhang, X. Deng, Deng G., Tang Y. et al. // *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*. – 2018. – Vol. 24. – № 5. – P. 1073-1080. – <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2017.09005>
206. Lorenz, A.J. Performance of single nucleotide polymorphisms versus haplotypes for genome-wide association analysis in barley / A.J. Lorenz, M.T. Hamblin, J.L. Jannink // *PLoS One*. – 2010. – Vol. 5. – № 11. – P. e14079. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014079>.
207. Loskutov, I.G. Wheat, Barley, and Oat Breeding for Health Benefit Components in Grain. / I.G. Loskutov, E.K. Khlestkina // *Plants*. – 2021. – Vol. 10. – №. 86. – <https://doi.org/10.3390/plants10010086>.
208. Luan, H. Genome-wide association scan and transcriptome analysis reveal candidate genes for waterlogging tolerance in cultivated barley / H. Luan, C. Chen, J. Yang, H. Qiao, H. Li, S. Li, J. Zheng, H. Shen, X. Xu, J. Wang // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – Vol. 13. – №. 1048939. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1048939>.

209. Lundqvist, U. Diversity of barley mutants / U. Lundqvist, J.D. Franckowiak // In: Von Bothmer R., van Hintum T., Knüpffer H., Sato K. (eds.) Diversity in barley (*Hordeum vulgare*). – Amsterdam: Elsevier; 2003. – P. 77-96.
210. Lundqvist, U. Eighty years of Scandinavian barley mutation genetics and breeding / U. Lundqvist // In: Shu QY, ed. Induced Plant Mutations in the Genomics Era. Rome, Italy: FAO, 2009. – P. 39-43.
211. Lupton, F.G. Breeding for higher yields / F.G. Lupton // Physiol. Aspects Crop Prod. – Worblaufen: Bern, 1980. – P. 27-36.
212. Madakemohekar, A.H. Scope of Hulless Barley (*Hordeum vulgare* L.) as a Nutritious and Medicinal Food: A Review / A.H. Madakemohekar, N.S. Talekar, A.D. Kamboj, G. Thakur // Acta Scientific Agriculture. – 2018. – Vol. 2. – № 12. – P. 11-13.
213. Mao, C. Mechanism of Early Flowering in a Landrace Naked Barley eam8.l Mutant / C. Mao, J. Xu, H. Wang, T. Chen, H. Bian, E. You, Y. Shen, L. Wang // Agronomy. – 2022. – Vol. 12. – P. 2137. – <https://doi.org/10.3390/agronomy12092137>.
214. Martínez-Subirà, M. Purple, high β -glucan, hulless barley as valuable ingredient for functional food. / M. Martínez-Subirà, M.P. Romero, E. Puig, A. Macià, I. Romagosa, M. Moralejo // Food Science and Technology. – 2020. – Vol. 131. – №. 9. – P. 109582. – <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2020.109582>.
215. Mascher, M. A chromosome conformation capture ordered sequence of the barley genome / M. Mascher, H. Gundlach, A. Himmelbach, S. Beier, S.O. Twardziok, T. Wicker, N. Stein // Nature. – 2017. – Vol. 544. – №. 7651. – P. 427-433. – <https://doi.org/10.1038/nature22043>.
216. Mascher, M. Barley whole exome capture: A tool for genomic research in the genus *Hordeum* and beyond / M. Mascher, T.A. Richmond, D.J. Gerhardt, A. Himmelbach, L. Clissold, D. Sampath, N. Stein. Plant Journal. – 2013. – Vol. 76. – №. 3. – P. 494-505. – <https://doi.org/10.1111/tpj.12294>.
217. Mascher, M. Long-read sequence assembly: A technical evaluation in barley / M. Mascher, T. Wicker, J. Jenkins, C. Plott, T. Lux, C.S. Koh, N. Stein // Plant Cell. – 2021. – Vol. 33. – №. 6. – P. 1888-1906. – <https://doi.org/10.1093/plcell/koab077>.
218. McNab, J.M. Barley β -glucan: an antinutritional factor in poultry feeding / J.M. McNab // Nutrition Research Reviews. – 1992. – Vol. 5. – P. 45-60.
219. Meints, B. Breeding naked barley for food, feed, and malt / B. Meints, P.M. Hayes // In: Goldman, I. (Ed.), Plant Breeding Reviews. Wiley, 2019. – P. 95–119. – <https://doi.org/10.1002/9781119616801.ch4>.

220. Meints, B. Multi-use naked barley: a new frontier / B. Meints, C. Vallejos, P. Hayes // *Journal of Cereal Science*. – 2021. – Vol. 102:103370. – <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2021.103370>.
221. Meints, B. Registration of #STRKR barley germplasm / B. Meints, B.O. Brouwer, B. Brown, A. Cuesta-Marcos, S.S. Jones, M. Kolding, S. Fisk, J.M. Marshall, K. Murphy, S. Petrie, K. Rhinhart, A.S. Ross, P.M. Hayes // *Journal of Plant Registrations*. – 2015. – Vol. 9. – P. 388-392. – <https://doi.org/10.3198/jpr2014.09.0066crg>.
222. Moreau, R.A. Composition of functional lipids in hulled and hulless barley in fractions obtained by scarification and in barley oil / R.A. Moreau, R.A. Flores, K.B. Hicks // *Cereal Chemistry*. – 2007. – Vol. 84. – № 1. – P. 1-5.
223. Moza, J. Starch digestibility and bioactivity of high altitude hulless barley. / J. Moza, H.S. Gujral // *Food Chemistry*. – 2016. – Vol. 194. – P. 561-568. – <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.07.149>.
224. Nam, S.H. Antioxidative activities of bran extracts from twenty one pigmented rice cultivars / S.H. Nam, S.P. Choi, M.Y. Kang, H.J. Koh, N. Kozukue, M. Friedman // *Food Chemistry*. – 2006. – Vol. 94. – P. 613-620.
225. Neff, M.M. Web-based primer design for single nucleotide polymorphism analysis / M.M. Neff, E. Turk, M. Kalishman // *Trends in Genetics*. – 2002. – Vol. 18. – P. 613-615. – [https://doi.org/10.1016/s0168-9525\(02\)02820-2](https://doi.org/10.1016/s0168-9525(02)02820-2).
226. Nevo, E. Origin, evolution, population genetics and resources for breeding of wild barley, *Hordeum spontaneum*, in the Fertile Crescent / E. Nevo // In: Shewry, P.R.(ed.) *Barley: biochemistry, molecular biology and biotechnology*. – Wallingford: C.A.B. International, 1992 – P. 19-43.
227. Novakazi, F. Genome-wide association studies in a barley (*Hordeum vulgare*) diversity set reveal a limited number of loci for resistance to spot blotch (*Bipolaris sorokiniana*) / F. Novakazi, O. Afanasenko, N. Lashina, G.J. Platz, R. Snowden, I. Loskutov, F. Ordon // *Plant Breeding*. – 2019. – Vol. 139. – P. 1–15. – <https://doi.org/10.1111/pbr.12792>.
228. Ogrodowicz, P. Genome-wide association study of agronomical and root-related traits in spring barley collection grown under field conditions / P. Ogrodowicz, K. Mikołajczak, M. Kempa, M. Mokrzycka, P. Krajewski, A. Kuczynska // *Frontiers in plant science*. – 2023. – Vol. 14. – P. 1077631. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1077631>.
229. Okonechnikov, K. Unipro UGENE: A unified bioinformatics toolkit / K. Okonechnikov, O. Golosova, M. Fursov // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28. – P. 1166-1167. – <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>.

230. P. Piffanelli, L. Ramsay, R. Waugh, A. Benabdelmouna, A. D'Hont, K. Hollricher, J. JørgensenH, P. Schulze-Lefert, R. Panstruga // *Nature*. – 2004. – Vol. 430. – №. 7002. – P. 887-891. – <https://doi.org/10.1038/nature02781>.
231. Pasam, R.K. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection / R.K. Pasam, R. Sharma, M. Malosetti, FA. van Eeuwijk, G. Haseneyer, B. Kilian, A. Graner // *BMC Plant Biology*. – 2012. – Vol. 12. – № 16. – <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-16>.
232. Pauli, D. Association mapping of agronomic QTLs in U.S. spring barley breeding germplasm / D. Pauli, G.J. Muehlbauer, K.P. Smith, B. Cooper, D. Hole // *The Plant Genome*. – 2014. – Vol. 7. – P. 1-15. – <https://doi.org/10.3835/plantgenome2013.11.0037>.
233. Persson, G. Induced variation in a quantitative character in barley. Morphology and cytogenetics of erectoides mutants / G. Persson, A. Hagberg // *Hereditas*. – 1969. – Vol. 61. – P. 115-178.
234. Piffanelli, P. A barley cultivation-associated polymorphism conveys resistance to powdery mildew /
235. Polisenska, I. *Fusarium* Mycotoxins in Two Hulless Oat and Barley Cultivars Used for Food Purposes / I. Polisenska, O. Jirsa, K. Vaculova, M. Pospichalova, S. Wawroszova, J. Frydrych // *Foods*. – 2020. – Vol. 9. – №. 1037. – <https://doi.org/10.3390/foods9081037>.
236. Popov, V.S. Weight method for determination of soluble β -glucans in barley grain / V.S. Popov, A.V. Konarev, O.N. Kovaleva, N.G. Konkova, V.I. Khoreva // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. – 2023. – Vol. 184. – №. 4. – P. 1-8. – <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-1-8>.
237. Prior, R.L. Anthocyanins: structural characteristics that result in unique metabolic patterns and biological activities / R.L. Prior, X. Wu // *Free Radical Research*. – 2006. – Vol. 40. – № 10. – P. 1014-1028. – <https://doi.org/10.1080/10715760600758522>.
238. Ramsay, L. *INTERMEDIUM-C*, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *TEOSINTE BRANCHED 1* / L. Ramsay, J. Comadran, A. Druka, D.F. Marshall, W.T. Thomas, M. Macaulay, K. MacKenzie, C. Simpson, J. Fuller, N. Bonar, P.M. Hayes, U. Lundqvist, J.D. Franckowiak, T.J. Close, G.J. Muehlbauer, R. Waugh // *Nature Genetics*. – 2011. – Vol. 43. – P. 169-172. – <https://doi.org/10.1038/ng.745>.
239. Rothwell, C.T. Inheritance and characterization of *Rph27*: a third race-specific resistance gene in the barley cultivar Quinn / C.T. Rothwell, D. Singh, P.M. Dracatos, R.F. Park // *Phytopathology*. – 2020. – Vol. 110. – № 5. – P. 1067-1073. – <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-19-0470-R>.

240. Saisho, D. Spontaneous brassinolide-insensitive barley mutants 'uzu' adapted to East Asia. / D. Saisho, K.I. Tanno, M. Chono, I. Honda, H. Kitano, K. Takeda // *Breeding science*. – 2004. – Vol. 54. – №. 4 – P. 409-416. – <https://doi.org/10.1270/jsbbs.54.409>.
241. Salas, B. Fusarium species pathogenic to barley and their associated mycotoxins / B. Salas, B.J. Steffenson, H.H. Casper, B. Prom L. Tacke, T. Fetch, P. Schwarz // *Plant Disease*. – 1999. – Vol. 83. – P. 667-674. – <https://doi.org/10.1094/PDIS.1999.83.7.667>.
242. Semagn, K. Single nucleotide polymorphism genotyping using kompetitive allele specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement / K. Semagn, R. Babu, S. Hearne, M. Olsen // *Molecular breeding*. – 2014. – Vol. 33. – №1. – P. 1-14.
243. Shakib, M.-C.R. Post-Prandial Responses to Different Bread Products Based on Wheat, Barley and Fenugreek or Ginger or Both in Healthy Volunteers and Their Effect on the Glycemic Index of Such Products / M.-C.R. Shakib, S.G.N. Gabriel // *Journal of American Science*. – 2010. – Vol. 6. – №. 10. – P. 89-96.
244. Shaveta. Hulless barley: A new era of research for food purposes / Shaveta, H. Kaur, S. Kaur // *Journal of Cereal Research*. – 2019. – Vol. 11. – №. 2. – P. 114-124. – <https://doi.org/10.25174/2249-4065/2019/83719> 2019.
245. Shen, Y. In vitro and in vivo antioxidant activity of polyphenols extracted from black highland barley / Y. Shen, H. Zhang, L. Cheng, L. Wang, H. Qian, X. Qi // *Food Chemistry*. – 2016. – Vol. 194. – № 1. – P. 1003-1012. – <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.08.083>.
246. Siebenhandl, S. Phytochemical profile of main antioxidants in different fractions of purple and blue wheat, and black barley / S. Siebenhandl, H. Grausgruber, N. Pellegrini, D. Del Rio, V. Fogliano, R. Pernice, E. Berghofer // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2007. – Vol. 55. – № 21. – P. 8541-8547. – <https://doi.org/10.1021/jf072021j>.
247. Smedegard-Petersen, V. Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of net-spot blotch of barley / V. Smedegard-Petersen // *Physiological plant pathology*. – 1977. – Vol. 10. – P. 209-214.
248. Steffenson, B.J. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley / B.J. Steffenson, P.M. Hayes, A. Kleinhofs // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1996. – Vol. 92. – P. 552-558.
249. Taketa, S. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway / S. Taketa, S. Amano, Y. Tsujino, T. Sato, D. Saisho, K. Kakeda, M. Nomura, T. Suzuki, T. Matsumoto, K. Sato, H. Kanamori, S. Kawasaki, K. Takeda // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2008. – Vol. 105. – №. 10. – P. 4062-4067. – <https://doi.org/10.1073/pnas.0711034105>.

250. Taketa, S. Monophyletic origin of naked barley inferred from molecular analyses of a marker closely linked to the naked caryopsis gene (*nud*) / S. Taketa, S. Kikuchi, T. Awayama, S. Yamamoto, M. Ichii, S. Kawasaki // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Vol. 108. – P. 1236-1242. – <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1560-1>.
251. Tamura, K. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // *Molecular Biology and Evolution*. – 2021. – Vol. 38. – P. 3022-3027. – <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>.
252. Teimouri, H. Evaluation of Hull-Less Barley with or without Enzyme Cocktail in the Finisher Diets of Broiler Chickens / H. Teimouri, H. Zarghi, A. Golian // *Journal of Agricultural Science and Technology A*. – 2018. – Vol. 20. – P. 469-483.
253. Teplyakova, S. Impact of the 7-bp deletion in *HvGA20ox2* gene on agronomic important traits in barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Teplyakova, M. Lebedeva, N. Ivanova, V. Horeva, N. Voytsutsкая, O. Kovaleva, E. Potokina // *BMC Plant Biol.* – 2017. – Vol. 17. – P. 99-108. – <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1121-4>.
254. Thabet, S.G. Genetic basis of drought tolerance during seed germination in barley / S.G. Thabet, Y.S. Moursi, M.A. Karam, A. Graner, A.M. Alqudah // *PLoS ONE*. – 2018. – Vol. 13. – № 11. – P. e0206682. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206682>.
255. Thomas, W.T.B. The chromosomal location of the dwarfing gene present in the spring barley variety Golden Promise. / W.T.B. Thomas, W. Powell, W. Wood // *Heredity*. – 1984. – Vol. 53. – № 1. – P. 177-183.
256. Tratwal, A. *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province / A. Tratwal, J. Bocianowski // *Journal of Plant Protection Research*. – 2014. – Vol. 54. – № 1. – P. 28-35. – <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0005>.
257. Tsuda, T. Cyanidin 3-O- β -D-glucoside suppresses nitric oxide production during a zymosan treatment in rats / T. Tsuda, F. Horio, T. Osawa // *Journal of Nutritional Science and Vitaminology (Tokyo)*. – 2002. – Vol. 48. – № 4. – P. 305-310. – <https://doi.org/10.3177/jnsv.48.305>.
258. van Esse, G.W. Six-Rowed Spike3 (VRS3) is a histone demethylase that controls lateral spikelet development in barley / G.W. van Esse, A. Walla, A. Finke, M. Koornneef, A. Pecinka, M. Von Korff. *Plant Physiology*. – 2017. – Vol. 174. – № 4. – P. 2397-2408. – <https://doi.org/10.1104/pp.17.00108>.
259. Vis, R.B. Malting and brewing with a high β -glucan barley / R.B. Vis, K. Lorenz // *LWT — Food Science and Technology*. – 1998. – Vol. 31. – № 2. – P. 20-26.

260. Wabila, C. A tiered approach to genome-wide association analysis for the adherence of hulls to the caryopsis of barley seeds reveals footprints of selection / C. Wabila, K. Neumann, B. Kilian, V. Radchuk, A. Graner // BMC plant biology. – 2019. – Vol. 19. – № 1. – P. 95. – <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1694-1>.
261. Wang, M. Genome-wide association mapping of agronomic and morphologic traits in highly structured populations of barley cultivars / M. Wang, N. Jiang, T. Jia, L. Leach, J. Cockram, J. Comadran, P. Shaw, R. Waugh, Z. Luo / Theoretical and applied genetics. – 2012. – Vol. 124. – № 2. – P. 233-246. – <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1697-2>.
262. Wang, Q. Advances in genome-wide association studies of complex traits in rice / Q. Wang, J. Tang, B. Han, X. Huang // Theoretical and applied genetics. – 2020. – Vol. 133. – P. 1415-1425. – <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03473-3>.
263. Wei, F. The *Mla* (powdery mildew) resistance cluster is associated with three NBS-LRR gene families and suppressed recombination within a 240-kb DNA interval on chromosome 5S (1HS) of barley / F. Wei, K. Gobelmann-Werner, S.M. Morroll, J. Kurth, L. Mao, R. Wing, D. Leister, P. Schulze-Lefert, R.P. Wise // Genetics. – 1999. – Vol. 153. – № 4. – P. 1929-1948. – <https://doi.org/10.1093/genetics/153.4.1929>.
264. Wendt, T. *HvDep1* Is a Positive Regulator of Culm Elongation and Grain Size in Barley and Impacts Yield in an Environment-Dependent Manner / T. Wendt, I. Holme, C. Dockter, A. Preub, W. Thomas, A. Druka, R. Waugh, M. Hansson, I. Braumann // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11. – № 12. – P. e0168924. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168924>.
265. Wirkijowska, A. Distribution of (1-3) (1-4)- β -d-glucans in kernels of selected cultivars of naked and hulled barley. / A. Wirkijowska, Z. Rzedzicki, M. Kasprzak, W. Błaszczak // Journal of Cereal Science. – 2012. – Vol. 56. – № 2. – P. 496-503. – <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.05.002>.
266. Xia, T. The alternative splicing of *EAM8* contributes to early flowering and short-season adaptation in a landrace barley from the Qinghai-Tibetan Plateau / T. Xia, L. Zhang, J. Xu, L. Wang, B. Liu, M. Hao, X. Chang, T. Zhang, S. Li, H. Zhang // Theoretical and Applied Genetics. – 2017. – Vol. 130. – P. 757-766. – <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2848-2>.
267. Xiao, Q. Advanced high-throughput plant phenotyping techniques for genome-wide association studies: A review / Q. Xiao, X. Bai, C. Zhang, Y. He // Journal of Advanced Research. – 2022. – Vol. 35. – P. 215-230. – <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.05.002>.
268. Xifeng, R. Tibet as a Potential Domestication Center of Cultivated Barley of China / R. Xifeng, N. Eviatar, S. Dongfa, S. Genlou // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8. – № 5. – P. e62700. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062700>.

269. Xu, Y. Characterization of the *sdw1* semi-dwarf gene in barley / Y. Xu, Q. Jia, G. Zhou, X.Q. Zhang, T. Angessa, S. Broughton, G. Yan, W. Zhang, C. Li // BMC plant biology. – 2017. – Vol. 17. – №. 1. – P. 1-10. – <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0964-4>.
270. Youssef, H.M. *VRS2* regulates hormone-mediated inflorescence patterning in barley / H. M. Youssef, K. Eggert, R. Koppolu, A.M. Alqudah, N. Poursarebani, A. Fazeli, S. Sakuma, A. Tagiri, T. Rutten, G. Govind, U. Lundqvist, A. Graner, T. Komatsuda, N. Sreenivasulu, T. Schnurbusch // Nature Genetics. – 2017. – Vol. 49. – P. 157-161. – <https://doi.org/10.1038/ng.3717>.
271. Yu., S. A single nucleotide polymorphism of *nud* converts the caryopsis type of barley (*Hordeum vulgare* L.) / S. Yu, H. Long, G. Deng, Z. Pan, J. Liang, X. Zeng, Y. Tang, Y. Tashi, M. Yu // Plant Molecular Biology Reporter. – 2016. – Vol. 34. – P. 242-248. – <https://doi.org/10.1007/s11105-015-0911-9>.
272. Zakhrabekova, S. Induced mutations in circadian clock regulator *Mat-a* facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley / S. Zakhrabekova, S.P. Gough, I. Braumann, A. Muller, J. Lundqvist, K. Ahmann, C. Dockter, I. Matyszczyk, M. Kurowska, A. Druka, R. Waugh, A. Graner, N. Stein, B. Steuernagel, U. Lundqvist, M. Hansson // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2012. – Vol. 109. – P. 4326-4331. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1113009109>.
273. Zang, Y. Production of Conjoined Transgenic and Edited Barley and Wheat Plants for *Nud* Genes Using the CRISPR/SpCas9 System / Y. Zang, Q. Gong, Y. Xu, H. Liu, H. Bai, N. Li, L. Du, X. Ye, C. Lan, K. Wang // Frontiers in genetics. – 2022. – Vol. 13. – №. 873850. – <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.873850>.
274. Zeng, X. Origin and evolution of qingke barley in Tibet / X. Zeng, Y. Guo, Q. Xu, M. Mascher, G. Guo, S. Li, L. Mao, Q. Liu, Z. Xia, J. Zhou, H. Yuan, S. Tai, Y. Wang, Z. Wei, L. Song, S. Zha, S. Li, Y. Tang, L. Bai, Z. Zhuang, W. He, S. Zhao, X. Fang, Q. Gao, Y. Yin, J. Wang, H. Yang, J. Zhang, R.J. Henry, N. Stein, N. Tashi // Nature Communications. – 2018. – Vol. 9. – №. 1. – P. 5433. – <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07920-5>.
275. Zhang, G. Cultivar and environmental effects on (1 → 3, 1 → 4) β-D-glucan and protein content in malting barley / G. Zhang, J. Chen, J. Wang, S. Ding // Journal of Cereal Science. – 2001. – Vol. 34. – P. 295-301.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 – Список изученных образцов ячменя

№ кат. ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Рядность колоса	Пленчатость/ Голозерность	Цвет зерновки
1	2	3	4	5	6	7
Европейская часть России						
4306	Местный	Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
4526	Местный	Ивановская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
4539	Местный	Тульская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
4736	Неведомый	Кировская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
9425	Местный	Республика Коми	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
9537	Местный сд-2	Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
16448	Колхозный 7	Ленинградская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16535		Ставропольский край	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16623	24	Псковская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
16885	Гаринский	Свердловская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
17948	Местный	Ленинградская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
18118	Пайтовский голозерный	Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21694	Голозерный 1	Свердловская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
22089	Белогорский	Ленинградская обл.	<i>pallidum, rikotense</i>	Шестирядный	Пленчатый	
30314	Суздалец	Московская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
30822	Мураш	Ленинградская обл.	<i>pallidum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
30975	Ленинградский	Ленинградская обл.	<i>pallidum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
30981	Владимир	Московская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31223	Яромир	Московская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31298	Памяти Чепелева	Свердловская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31337	Котласский	Архангельская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31362	Лида	Оренбургская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31447	Златояр	Московская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31470	Граник	Саратовская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31475	Знатный	Рязанская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31486	Балтиец	Ленинградская обл.	<i>pallidum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
31756	Кибцел	Ленинградская обл.	<i>Coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
Азиатская часть России						
2946	Местный	Красноярский край	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
10199		Алтайский край	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11069	N166	Приморский край	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
11070	N167	Приморский край	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11073	N995	Приморский край	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30919	Омский голозерный 1	Омская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31125	Нудум 95	Челябинская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31141	Майский	Омская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31187	Омский голозерный 2	Омская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31286	C-105	Челябинская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31390	Гранал 32	Челябинская обл.	<i>aethiops</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
31419	Омский голозерный 4	Омская обл.	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31443	Улей	Кемеровская обл.	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
30748	Л-1899	Кемеровская обл.	<i>atterbergianum</i>	Двурядный	Пленчатый	
31232	Салаир	Алтайский кр.	<i>deficiens</i>	Двурядный	Пленчатый	
31476	Быйан	Якутия	<i>parallelum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
31479	Дар	Новосибирская обл.	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
Европа						
514	Местный	Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
3519	Orqe nue petite	Франция	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3664	Nackt kleine	Германия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3800		Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
4798	Голый гималайский	Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
4940	Местный	Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
5411	Белый голозерный	Болгария	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
5477	Г-113	Украина	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
8427	Местный	Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
8923		Португалия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
9054		Италия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16673		Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16738		Украина	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16827		Беларусь	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
17372		Польша	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
17425		Греция	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
17574	Tiroler nacktgerste	Австрия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
18575	Ti 201	Германия	<i>urgaicum</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
18822	Mutante 3041	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
18823	Mutante 4129 nudoides aus Haisa	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
19483	Nudo Bianco	Италия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
20928	Nackta	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
23491	De printempe	Франция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
25788	Schwarze Nackte Kraftborn	Германия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
25789	Violette de Guimalaye	Франция	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
25794	Rimpaus Nackta	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
25798	Kleine Teutschenthal	Германия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25801	Laschkes Korona	Германия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25803	Orfeo	Италия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
25855	Ra 6	Франция	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
25862	Nec Falla	Италия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25967	CF-113	Франция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
26947	CF-115	Франция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
27080	Белорусский 76	Беларусь	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
27345	Гибр.линия	Беларусь	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
27471	Korona Laschego	Польша	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28205	АНОР 3024/76	Германия	<i>nudidubium</i>	Двурядный	Голозерный	Фиолетовый
29419	KM 280	Чехословакия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
29440	N16	Беларусь	<i>neogenes</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30299	Grannenlose Zeizeilige	Польша	<i>duplialbum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31143	Irbe	Латвия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31178	Lawina	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31228	Ахіллес	Украина		Двурядный	Голозерный	Желтый
31367	Kornelija	Латвия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31430	AF Lucius	Чехия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31431	AF Cesar	Чехия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31520	Казацький	Украина		Двурядный	Голозерный	Желтый
31540	Lotos	Германия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
26209	Potra	Финляндия	<i>parallelum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
27295	90391/71	Германия	<i>nigricans</i>	Двурядный	Пленчатый	
29766	3170 2/29 H2/1/10	Дания	<i>steudelii</i>	Двурядный	Пленчатый	
30056	Ellinor	Швеция	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31126	Грэйс	Германия	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31296	Olympic	Франция	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31332	Solist	Германия	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31380	KWS Harris	Германия	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31488	Su Zaza	Германия	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
31494	Salome	Германия	<i>nutans</i>	Двурядный	Пленчатый	
Азия						

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
2930	Местный	Китай	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
3038	Местный	Туркменистан	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3115	Местный	Таджикистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
3165	Местный	Таджикистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3268	Sangatsuko	Япония	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3330	Местный	Азия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
3423	Местный	Китай	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
4066	Местный	Монголия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
5058	Местный	Туркменистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
5991	Местный калъджоу	Афганистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
6004	Местный калъджоу	Афганистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
6039	Местный калъджоу	Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
6094	Местный	Афганистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
6099	Местный	Афганистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
6125	Местный	Туркменистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6497	Местный	Афганистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6989		Япония	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
7000		Япония	<i>asiaticum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
7040		Япония	<i>nudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
7061		Япония	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
7644		Монголия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
8333	Местный	Монголия	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
8646	Местный	Узбекистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
9262	Местный	Узбекистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
10143		Таджикистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
10572		Индия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
10573		Индия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
10806		Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
10808		Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
10816		Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
10819		Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
11062	Shinrikihadaka	Япония	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11087	Genpachi	Япония	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11088	Shiroseto	Япония	<i>brevisetum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11203		Япония	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
11609		Япония	<i>nudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
12272	Shantung	Китай	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
12458		Кыргызстан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
14292	Местный	Таджикистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
14294	Местный	Таджикистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
14912	Местный	Таджикистан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
15904		Китай	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
15950	N1060	Китай	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
18474	Джау-сафедак	Таджикистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
18475	Джау-кабутак	Таджикистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
18709	Murasaki mochi	Япония	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
19109	Местный	Индия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
19412	CN 294	Индия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
19496	Marumi	Япония	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
19752	Ноем	Монголия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
19906	Местный	Монголия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
20291	Nakatehadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21315	Kobai N 10	Япония	<i>brevisetum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21338	Ehimehadaka N 4	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21341	Jamatohadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21363	Shikokuhadaka N 3	Япония	<i>brevisetum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21378	Shinjinryoku N 1	Япония	<i>brevisetum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21455	Hotoka N 1	Япония	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
21701	Местный	Монголия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
22363	Lyallpur 3647	Индия	<i>janthinum</i>	Двурядный	Голозерный	Фиолетовый
22574	Местный	Монголия	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
22579	Местный	Монголия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
23648	Purple Nudum	Индия	<i>janthinum</i>	Двурядный	Голозерный	Фиолетовый
24770	Местный N402	Таджикистан	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25489	АНОР 1453/73	Индия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
25658	NB 5603	Непал	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25872	ЕВ 1626	Индия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
25873	ЕВ 145	Индия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
26742	Beerhadaka	Япония	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
27765	Dolma	Индия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28957	Karan 3	Индия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28958	Karan 4	Индия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28961	Karan 19	Индия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28963	Karan 201	Индия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
29415	Алаг-Эрд Эне	Монголия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
29453	Нудум 7566	Кыргызстан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
29730	Xima La 6	Китай	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31068	IG 24534	Пакистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31069	IG 24550	Пакистан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31075	IG 36937	Непал	<i>tibetanum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
31076	IG 112277	Китай	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31119	Джау Кабутак	Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
31120	Джау Кабутак	Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
31234	Местный	Индия	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
31236	Местный	Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
31238	Местный	Афганистан	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
Передняя Азия						
3082	Местный	Иран	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6154	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6194	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6246	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
6777	Лючак	Иран	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
8952		Турция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
8953		Турция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
9011		Турция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
13272		Турция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
13273		Турция	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
14893	Местный	Дагестан	<i>nudideficiens</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
15029	Местный	Дагестан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
15088	Местный	Северная Осетия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16547		Северная Осетия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16574		Северная Осетия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
16610		Грузия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
17725		Турция	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
17909	Местный	Дагестан	<i>nudideficiens</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
17951	Местный	Грузия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
18374		Дагестан	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
28184	Местный	Йемен	<i>viride</i>	Двурядный	Голозерный	Зеленый
31521	Местный	Грузия	<i>nudideficiens</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
Африка						
3258		Судан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
3260	Soggia	Судан	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
5448	Авун 8	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
8682		Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
8690		Эфиопия	<i>griseinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
17554	Ер-80 Abissinien	Эфиопия	<i>dupliatrum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
18703	Jet	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
18758	Barley Wheat	ЮАР	<i>cornutum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
20028	Л. АНОР 2537/63	Эфиопия	<i>daghestanicum</i>	Двурядный	Голозерный	Зеленый
20040	Л. АНОР 2551/63	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
20041	Л. АНОР 4256/63	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
20076	Линия АНОР 2558/63	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
20079	Линия АНОР 2547/63	Эфиопия	<i>viride</i>	Двурядный	Голозерный	Зеленый
20121	Линия АНОР 3577/63	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
20154	Линия АНОР 3293/66	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
20921	Abyssinian 1102=L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
20923	Arabische	Германия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
22752	Местный	Эфиопия	<i>nudimelanocrithum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
22784	Abyssinian 1102	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
23378	C.I.10405	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
24817	H-3869 Gidole 2	Эфиопия	<i>tibetanum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
24821	H3048 Coll.Halle	Эфиопия	<i>virideinermis</i>	Двурядный	Голозерный	Зеленый
25008	Местный	Эфиопия	<i>dupliatrum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
25009	Местный	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
25793	L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
26254	Abyssinian 2231	Великобритания	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
26590	Местный	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
26598	Местный	Эфиопия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
27689	АНОР 3210/77	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
28684	EP 79=L 92	Эфиопия	<i>duplialbum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
29719	Ethionia EP 76	Эфиопия	<i>neogenes</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
29720	Ethiopia AB.2193	Эфиопия	<i>nudimelanocrithum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
29820	Abyssinian 1105	Бельгия	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
30813	Ab 1118	Эфиопия	<i>nigripallidum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
Северная Америка						
7476		Мексика	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
18729	Subaethiops C.I.2216	США	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
24612	Faust I	США	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25085	TRO2-PRO2- CEV	Мексика	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
25816	Select Bifarb	США	<i>viride</i>	Двурядный	Голозерный	Зеленый
26860	C.I.2222-Un3- Un6	США	<i>nigrinudum</i>	Двурядный	Голозерный	Черный
28076	S-303	Мексика	<i>glabricoeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
28078	S-306	Мексика	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28641	S-269	Мексика	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28645	S-274	Мексика	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
28650	S-281	Мексика	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
28666	S-304	Мексика	<i>glabriceoeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
28670	S-326	Мексика	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
28868	Сложный гибрид	Мексика	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
29189	Tupper	Канада	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30034	Shonkin	США	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
30231	OUM5 lzd=uz	США	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30264	Wanubet	США	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31048	Azhul	США	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31049	Bear	США	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31050	Clearwater	США	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31058	Thual	США	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31059	Tamalpais	США	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31105	Tercel	Канада	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31106	CDC Gainer	Канада	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31107	AC Alberte	Канада	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31518	Washonupana	США	<i>subneogenes</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый
31519	A C Bacon	Канада	<i>revelatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
31522	H.C. Hankeye	Канада	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
Южная Америка						
21647	Capuchona	Эквадор	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
23377	Местный	Боливия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
23380	Местный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
23389	Cayambena	Эквадор	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
25523	Местный	Боливия	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
26277	Местный	Боливия	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
27156	San Benito-80	Боливия	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
27165	Староместный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
27176	CM67-V-Sask 1800C	Боливия	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
30016	C.I.11077	Перу	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
30349	C.I. 11084 Lan	Перу	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетов ый
30359	C.I. 11081 Lan	Перу	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетов ый
30380	C.I. 10971 Lan	Перу	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30624	C.I. 10975	Перу	<i>coeleste</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30625	C.I. 10980	Перу	<i>duplinigrum</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный
30663	C.I. 11073	Перу	<i>himalayense</i>	Шестирядный	Голозерный	Зеленый
30664	C.I. 11074	Перу	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30675	C.I. 11100	Перу	<i>aethiops</i>	Шестирядный	Голозерный	Черный

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4	5	6	7
30680	C.I. 11111	Перу	<i>nudipyramidatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
30648	C.I. 11054	Перу	<i>schimperianum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
30658	C.I. 11065	Перу	<i>nigrum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
30688	C.I. 11127	Перу	<i>schimperianum</i>	Шестирядный	Пленчатый	
Австралия и Океания						
5210	Makbo	Австралия	<i>trifurcatum</i>	Шестирядный	Голозерный	Желтый
18723	Purple hulless	Австралия	<i>violaceum</i>	Шестирядный	Голозерный	Фиолетовый
30284	Namoi	Австралия	<i>nudum</i>	Двурядный	Голозерный	Желтый

Приложение 2 – Агробιοлогическая характеристика набора ячменя за три года изучения

№ каталога ВИР	Устойчивость к полеганию, балл	Высота растений, см	Продолжительность периода всходы-колошение, дни	Продолжительность периода колошение-созревание, дни	Продолжительность вегетационного периода, дни	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт	Число зерен в колосе, шт	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м2	Адаптивность	Устойчивость к мучнистой росе, балл	Устойчивость к темно-бурой пятнистости, балл	Содержание белка, %	Содержание крахмала, %	Содержание б-глюканов, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Голозерные																	
514	1	63,6	39,0	26,7	65,7	6,8	14,9	14,1	0,8	58,5	264	1,2	1	5	18,7	56,6	5,3
2930	5	70,1	40,0	27,0	67,0	5,5	39,5	31,9	1,3	41,6	171	0,8	5	3	17,6	55,6	
2946	1	66,0	38,3	26,7	65,0	8,3	17,6	16,5	1,0	52,9	221	0,9	1	3	18,8	57,2	
3038	1	68,9	45,0	31,7	76,7	4,2	44,6	30,0	0,9	33,5	178	0,8	1	1	21,0	51,7	
3082	3	62,7	38,7	25,3	64,0	6,7	14,6	14,0	0,8	58,1	249	1,2	3	3	18,2	57,0	
3115	3	68,3	39,3	29,0	68,3	7,5	15,7	14,7	0,9	58,1	218	1,0	1	3	18,8	54,5	5,6
3165	3	46,8	43,0	27,0	70,0	5,6	37,8	18,4	0,7	38,0	106	0,4	3	3	19,3	52,4	
3258	5	59,5	38,0	29,0	67,0	5,0	37,8	25,7	1,0	42,4	182	0,8	3	3	19,3	55,2	6,1
3260	5	57,0	39,7	27,7	67,3	4,7	36,5	19,1	0,6	37,7	107	0,5	5	5	21,1	52,3	
3268	5	79,8	45,7	33,0	78,7	6,4	50,2	38,6	0,9	30,1	100	0,4		3	20,0	52,7	
3330	3	83,4	39,7	30,7	70,3	5,0	36,7	27,2	1,1	44,0	245	1,1	5	3	18,0	56,1	
3423	3	67,5	39,7	32,0	71,7	5,2	37,2	28,6	1,1	41,1	183	0,8	3	3	17,7	56,4	
3519	3	80,2	40,3	26,0	66,3	6,5	51,7	43,5	1,4	36,2	337	1,5	5	1	15,7	58,5	
3664	3	86,4	41,0	24,7	65,7	7,5	57,3	45,1	1,6	37,2	450	2,0	5	3	15,0	59,3	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
3800	1	72,2	39,0	27,0	66,0	8,1	16,7	15,5	0,9	54,5	234	1,1	1	5	17,5	57,3	
4066	3	74,5	39,7	31,3	71,0	5,3	40,9	27,9	1,0	39,9	203	0,9	1	3	16,7	56,7	
4306	3	81,4	41,3	25,3	66,7	6,9	52,9	45,1	1,5	36,9	437	1,9	7	3	12,7	61,9	
4526	1	73,2	38,0	25,7	63,7	8,2	17,7	17,0	1,0	56,4	298	1,3	1	5	18,1	55,9	5,3
4539	5	71,1	38,7	25,3	64,0	7,3	15,9	14,8	0,9	59,0	253	1,1	1	3	17,7	56,6	
4736	3	83,7	40,7	25,3	66,0	7,2	54,3	48,9	1,7	38,4	471	2,1	5	1	14,7	60,2	
4798	1	67,6	38,0	29,0	67,0	6,7	14,8	13,9	0,9	54,1	180	0,8	1	3	18,2	57,0	6,0
4940	1	65,8	41,0	30,3	71,3	8,0	16,2	14,6	0,9	53,0	162	0,7	1	5	18,2	55,6	5,9
5058	1	73,9	40,0	28,3	68,3	7,3	14,9	14,2	0,8	54,6	219	1,0	1	3	17,8	56,7	5,0
5210	3	67,4	37,3	28,3	65,7	5,6	40,1	27,3	0,9	34,1	154	0,7	3	3	19,3	53,6	
5411	3	64,9	39,7	26,0	65,7	8,2	16,5	14,0	0,8	55,1	213	0,9	3	3	19,8	54,3	5,1
5448	5	73,2	35,3	30,0	65,3	5,2	31,6	19,4	0,7	38,0	196	0,9	5	3	18,9	54,2	
5477	1	67,8	38,0	31,7	69,7	4,8	35,3	26,5	0,9	38,8	161	0,8	3	1	17,6	52,7	
5991	5	80,7	39,0	27,3	66,3	5,6	46,6	34,8	1,1	37,8	223	1,0	3	3	16,5	57,1	
6004	1	75,9	40,3	28,0	68,3	5,4	37,9	27,4	0,9	37,5	157	0,7	3	3	17,8	55,5	
6039	3	84,7	39,0	28,7	67,7	5,5	38,1	24,1	0,9	38,0	249	1,1	3	3	17,2	55,4	
6094	7	71,9	39,3	33,0	72,3	3,8	39,7	25,3	0,8	34,5	199	0,9	3	3	21,3	52,8	
6099	3	77,0	48,0	29,7	77,7	6,4	45,0	37,1	1,3	41,4	370	1,8	3	3	16,4	58,9	
6125	1	72,7	39,7	28,3	68,0	8,0	16,4	15,4	0,8	53,6	219	1,1	1	3	18,5	56,3	
6154	3	68,4	40,0	28,0	68,0	7,4	15,3	14,1	0,8	58,8	185	0,8	1	5	18,9	54,3	5,4
6194	3	72,8	40,3	27,7	68,0	7,9	16,8	16,1	1,0	55,2	223	1,0	1	3	18,4	55,3	5,2
6246	3	69,5	40,3	29,0	69,3	7,8	16,6	15,5	0,9	56,8	215	1,0	1	3	18,7	54,8	5,3
6497	3	71,1	40,3	27,3	67,7	8,7	17,3	16,1	1,0	55,2	239	1,1	1	3	18,5	56,7	5,3
6777	3	59,6	48,3	28,7	77,0	6,7	50,0	36,2	1,3	43,3	231	1,2	3	3	16,8	58,8	
6989	5	64,4	41,3	27,7	69,0	3,6	40,9	26,0	0,7	30,2	145	0,7	1	3	19,6	49,0	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
7000	7	74,2	40,3	26,0	66,3	6,1	45,4	23,3	0,7	33,4	197	0,9	3	3	18,5	55,0	
7040	5	72,0	41,7	27,7	69,3	3,6	43,9	29,9	1,0	39,1	202	0,9	1	3	20,1	52,5	
7061	1	75,8	40,0	28,0	68,0	6,4	44,2	34,9	1,1	38,1	297	1,4	3	3	15,7	59,2	
7476	5	72,6	41,3	34,7	76,0	4,8	35,3	23,7	1,0	42,2	155	0,6	5	3	16,6	56,1	5,4
7644	3	73,1	40,3	31,3	71,7	5,4	41,2	31,5	1,0	35,4	208	1,0	3	3	17,7	55,8	
8333	3	76,9	40,3	31,3	71,7	5,6	40,2	20,6	0,8	39,7	176	0,8	3	3	17,9	55,8	
31756	7	59,3	30,3	29,7	60,0	4,2	32,2	21,0	0,7	36,8	187	0,9	3	5	19,2	57,2	5,9
8427	1	64,4	41,0	28,7	69,7	7,1	15,1	14,0	0,8	52,3	165	0,7	1	3	17,5	56,3	5,7
8646	3	51,2	40,3	29,7	70,0	5,5	36,6	21,5	0,7	36,4	101	0,4	5	5	17,9	54,6	
8682	5	79,7	35,0	29,0	64,0	5,5	34,4	21,4	0,8	37,9	210	0,9	5	5	18,8	56,5	
8690	5	72,3	35,3	29,0	64,3	5,5	37,3	22,3	0,8	38,2	178	0,8	7	3	18,9	54,6	
8923	3	66,3	39,0	27,0	66,0	7,3	14,7	13,4	0,8	53,8	214	1,0	1	3	18,4	56,4	5,2
8952	3	68,5	41,7	30,0	71,7	7,1	16,0	14,7	0,8	55,2	206	0,9	1	3	17,3	56,5	4,9
8953	3	66,3	42,0	31,0	73,0	8,2	17,5	15,4	0,8	49,1	124	0,5	1	1	16,9	55,9	
9011	3	66,3	42,7	32,0	74,7	8,9	18,1	17,1	1,0	53,8	139	0,5	1	3	17,0	55,0	
9054	3	67,9	40,0	26,7	66,7	7,3	15,2	14,5	0,9	52,8	146	0,7	3	5	17,1	56,0	5,1
9262	3	68,7	40,0	27,3	67,3	7,3	15,5	14,7	0,9	55,9	237	1,0	1	5	18,7	55,4	
9425	1	75,4	36,3	26,3	62,7	6,4	48,8	42,0	1,2	33,0	286	1,3	3	3	14,3	61,6	
9537	3	84,0	41,3	25,3	66,7	6,7	51,6	45,0	1,5	34,6	420	1,9	5	3	13,7	61,4	
10143	3	60,7	39,3	26,7	66,0	5,5	37,3	22,6	1,0	41,0	106	0,5	3	1	17,1	55,5	
10199	5	77,4	41,7	27,0	68,7	6,5	50,1	41,9	1,5	35,7	307	1,2	5	3	14,3	59,1	
10572	3	81,2	40,7	30,7	71,3	5,9	44,1	31,5	1,3	42,8	260	1,2	3	3	16,5	56,3	
10573	3	74,1	42,3	26,7	69,0	8,8	17,7	13,9	0,8	55,3	279	1,3	3	3	19,0	56,1	
10806	1	52,1	39,0	26,3	65,3	5,6	40,4	28,6	1,2	44,0	207	1,0	5	5	15,9	58,9	
10808	1	61,3	37,3	29,7	67,0	5,6	39,1	25,3	0,9	39,5	149	0,8	1	3	17,8	55,6	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
10816	3	58,0	39,0	26,7	65,7	5,0	36,1	27,4	1,0	40,0	248	1,2	3	3	16,5	58,3	
10819	1	63,5	39,7	26,0	65,7	5,6	40,0	32,6	1,4	43,5	220	1,1	3	3	15,0	59,4	
11062	7	67,7	38,7	31,0	69,7	3,6	37,7	27,7	0,9	32,7	191	0,9	5	3	19,3	53,3	
11069	1	70,5	39,3	26,7	66,0	7,7	16,6	15,5	0,9	52,1	279	1,3	3	3	18,6	56,8	5,1
11070	1	75,8	35,3	27,0	62,3	6,7	48,5	38,5	1,4	36,4	220	1,1	3	3	16,9	57,9	
11073	1	71,0	34,3	27,7	62,0	5,2	43,1	35,4	1,1	32,5	237	1,2	3	3	17,4	61,5	
11087	5	65,7	40,3	31,3	71,7	3,9	38,0	25,0	0,8	35,3	201	0,9	5	3	20,7	53,8	5,8
11088	5	61,1	40,3	31,7	72,0	4,3	43,8	29,6	1,0	35,1	146	0,6	3	3	20,4	53,9	
11203	7	67,2	37,3	30,7	68,0	4,0	43,2	29,1	0,9	33,0	227	1,0	3	3	19,3	53,4	
11609	5	54,8	42,7	34,0	76,7	3,9	36,5	19,1	0,6	30,6	114	0,5	3	3	21,1	52,4	
12272	5	55,1	30,7	30,7	61,3	4,0	32,5	22,1	0,7	34,2	95	0,5	1	3	19,1	52,3	
12458	3	62,1	40,3	27,3	67,7	7,5	15,6	14,7	0,9	58,6	189	0,9	1	5	19,4	54,1	
13272	3	75,3	39,0	28,3	67,3	7,5	16,0	15,3	0,9	52,3	255	1,1	1	3	16,9	58,4	4,9
13273	3	71,5	40,3	27,3	67,7	7,6	15,6	14,6	0,8	54,3	198	0,9	1	3	18,0	57,4	5,2
14292	3	69,3	42,7	27,3	70,0	6,1	48,2	36,0	1,2	36,9	163	0,7	1	1	20,5	52,5	6,2
14294	3	73,4	44,7	30,0	74,7	6,3	46,1	25,8	1,0	40,5	129	0,5	1	3	18,1	57,6	
14893	3	66,2	42,7	29,3	72,0	6,8	17,5	16,4	0,8	47,7	140	0,6	1	1	18,3	54,5	
14912	1	75,8	40,7	27,3	68,0	6,9	15,6	14,6	0,8	54,1	230	1,1	1	1	18,5	56,3	5,2
15029	3	62,1	44,0	28,0	72,0	7,9	18,5	16,7	0,6	40,8	121	0,5	1	3	20,5	50,8	
15088	1	61,6	38,7	32,0	70,7	8,1	16,7	15,8	0,9	58,2	216	1,0	1	3	19,3	54,8	
15904	1	67,1	39,0	27,7	66,7	4,6	33,8	26,1	1,1	42,8	216	1,0	3	3	18,3	55,5	
15950	5	54,8	33,3	29,0	62,3	3,8	29,9	23,5	0,7	36,6	126	0,5	3	3	17,2	57,2	6,1
16448	1	70,8	38,3	25,3	63,7	7,9	16,7	15,6	0,9	51,3	341	1,6	1	1	18,4	57,4	
16535	1	88,2	39,3	26,3	65,7	8,6	19,8	18,3	1,0	56,4	375	1,7	1	3	18,2	57,2	5,2
16547	3	63,7	39,3	30,0	69,3	8,2	17,5	16,3	1,0	55,8	230	1,1	1	3	19,5	55,4	5,3

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
16574	3	64,0	40,7	27,3	68,0	7,8	16,3	14,2	0,7	51,4	171	0,8	1	3	21,0	51,7	
16610	3	70,5	40,0	28,3	68,3	8,2	16,8	15,4	1,0	53,6	264	1,3	1	3	17,6	57,2	
16623	3	82,6	40,7	25,0	65,7	6,9	53,4	47,1	1,7	38,2	483	2,2	3	3	14,7	60,1	
16673	3	81,2	42,3	27,3	69,7	8,4	18,2	16,6	0,9	52,2	249	1,1	3	3	19,0	54,6	
16738	1	63,5	39,7	26,3	66,0	7,2	15,3	14,1	0,8	56,2	204	0,9	1	5	19,1	54,2	
16827	1	72,9	39,0	28,0	67,0	8,9	18,0	16,7	1,0	57,1	208	0,9	1	3	18,5	55,5	5,1
16885	1	76,9	37,3	26,0	63,3	6,2	47,7	38,5	1,1	33,0	257	1,2	3	3	16,4	58,9	
17372	3	70,7	41,7	29,7	71,3	8,4	17,9	16,2	0,9	55,5	145	0,7	3	3	16,0	55,8	4,8
17425	3	71,3	43,7	27,0	70,7	7,2	56,7	48,3	1,5	32,9	209	0,9	3	1	15,4	58,0	
17554	5	78,8	36,7	27,3	64,0	7,0	15,6	12,4	0,5	40,5	184	0,9	5	3	18,4	55,3	
17574	3	85,2	40,7	25,0	65,7	6,6	50,7	42,4	1,6	39,4	263	1,2	3	1	17,4	57,5	
17725	1	83,4	45,0	27,0	72,0	7,2	47,9	36,9	1,3	38,0	220	0,9	3	1	16,9	56,2	5,6
17909	3	55,3	45,7	29,0	74,7	7,0	17,8	15,9	0,7	45,0	111	0,5	1	1	17,7	55,7	
17948	5	83,8	40,7	25,0	65,7	6,4	49,8	43,1	1,5	36,3	454	2,1	5	1	13,5	61,5	
17951	3	65,5	41,0	28,7	69,7	7,7	16,1	13,2	0,7	53,2	134	0,6	1	3	20,6	52,3	
18118	3	87,6	41,0	25,7	66,7	7,4	57,5	51,9	1,6	35,8	482	2,1	3	3	13,7	60,9	
18374	1	59,6	42,3	28,7	71,0	7,3	17,5	15,7	0,8	48,2	186	0,8	1		19,0	55,7	6,1
18474	1	77,4	41,0	29,7	70,7	5,9	45,2	31,8	1,1	37,5	196	0,9	3	3	17,7	56,0	
18475	1	66,7	45,3	33,3	78,7	7,0	49,7	27,8	0,9	44,4	186	0,8	1	3	15,7	58,0	
18575	3	86,0	42,0	34,3	76,3	5,1	44,6	25,4	0,9	41,4	246	1,1	3	3	17,9	54,3	6,1
18703	5	69,4	40,7	26,7	67,3	7,0	15,5	12,1	0,6	42,7	182	0,8	1	3	19,8	52,2	6,4
18709	3	62,5	41,0	34,3	75,3	5,3	40,6	26,1	0,8	31,3	171	0,7	5	3	18,9	53,4	
18723	1	73,9	39,7	29,0	68,7	5,1	35,5	26,6	1,0	41,6	185	0,9	3	5	18,3	55,9	
18729	5	73,7	39,0	30,0	69,0	4,6	33,2	25,2	1,0	41,2	195	0,9	3	5	17,8	55,6	
18758	5	71,7	39,3	29,0	68,3	4,8	38,7	24,1	0,7	32,9	117	0,5	5	3	20,7	52,7	6,1

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
18822	5	70,3	44,7	27,0	71,7	8,1	23,5	22,3	0,9	35,7	212	0,9	3	5	12,2	64,2	4,9
18823	7	74,8	43,7	28,0	71,7	7,0	20,5	19,0	0,7	38,2	264	1,1	5	5	11,5	64,5	4,6
19109	3	66,9	38,3	26,3	64,7	7,2	15,7	14,8	0,9	57,6	305	1,4	1	5	19,0	56,1	
19412	3	71,6	40,0	26,7	66,7	8,4	16,7	15,5	0,9	58,0	282	1,3	3	3	18,1	56,8	
19483	3	72,4	43,0	28,3	71,3	5,9	39,3	27,0	0,9	39,2	187	0,8	3	3	16,1	56,9	5,7
19496	3	65,8	42,3	30,0	72,3	4,1	38,2	24,7	0,8	32,1	202	0,8	3	1	20,2	53,0	
19752	1	68,5	40,0	31,7	71,7	5,9	45,9	31,4	1,1	38,3	187	0,9	3	3	17,0	56,4	
19906	3	78,2	39,3	32,3	71,7	5,4	41,0	29,4	1,1	40,0	198	0,9	3	3	16,2	56,9	
20028	7	85,9	38,7	29,0	67,7	7,7	15,9	13,2	0,7	50,3	169	0,8	1	1	19,2	55,8	5,1
20040	5	88,3	38,0	27,0	65,0	7,5	16,5	13,2	0,6	42,0	219	1,1	5	5	19,1	54,4	5,2
20041	3	80,2	39,7	30,7	70,3	7,1	17,0	14,1	0,5	40,4	227	1,0	1	1	19,1	52,9	5,3
20076	5	77,9	38,0	30,7	68,7	5,7	40,4	20,4	0,8	41,4	158	0,7	1	1	18,4	54,6	6,5
20079	3	78,6	39,3	29,0	68,3	7,6	17,7	15,6	0,7	45,9	252	1,2	1	3	18,7	55,7	5,1
20121	5	71,9	43,0	27,0	70,0	5,4	32,2	18,5	0,6	39,1	122	0,5	1	3	18,5	56,4	6,5
20154	3	71,8	41,7	27,7	69,3	7,0	16,0	13,2	0,6	43,6	147	0,7	1	3	18,6	55,1	
20291	9	34,6	39,7	28,7	68,3	3,2	40,8	27,2	0,7	28,0	115	0,5	3	3	21,8	51,0	
20921	3	76,7	39,3	28,3	67,7	7,1	15,5	11,0	0,5	41,6	147	0,6	5	5	18,7	55,4	5,8
20923	7	72,5	35,3	28,7	64,0	5,3	36,7	21,2	0,8	42,8	257	1,2	7	3	17,5	55,1	
20928	7	66,2	41,3	32,3	73,7	7,5	22,4	21,8	0,8	37,4	345	1,4	5	3	14,9	61,3	
21315	7	40,2	40,0	35,0	75,0	4,7	53,1	34,6	0,9	28,6	152	0,7	1	3	19,5	55,6	
21338	9	42,4	43,7	35,3	79,0	4,0	51,0	32,8	0,8	28,0	87	0,4	5	3	19,8	53,5	
21341	7	43,2	40,0	30,3	70,3	3,9	45,7	29,7	0,8	30,2	239	1,1	7	3	19,9	54,9	
21363	7	33,9	39,3	29,3	68,7	3,6	40,1	18,1	0,4	25,3	100	0,4	3	3	22,3	49,9	6,6
21378	9	33,0	40,3	33,0	73,3	4,1	41,7	19,7	0,5	25,1	99	0,4	1	1	20,5	52,9	
21455	3	79,5	46,3	29,0	75,3	6,0	46,4	30,2	0,8	30,1	224	1,0	3	3	20,9	53,4	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
21647	3	79,5	40,3	30,7	71,0	6,6	54,1	30,9	1,1	40,0	193	0,8	3	3	18,1	56,7	6,2
21694	1	84,3	41,0	28,0	69,0	8,0	23,5	22,4	1,1	45,6	377	1,7	3	3	17,8	59,0	4,8
21701	3	72,2	39,3	30,3	69,7	5,7	45,0	23,3	0,7	36,6	145	0,6	3	3	18,2	54,7	
22363	3	79,5	44,0	43,3	87,3	8,1	18,4	15,4	0,5	36,0	113	0,5	3	3	19,9	54,9	
22574	3	76,3	39,7	29,3	69,0	5,5	49,6	32,3	0,8	27,7	167	0,8	3	3	21,2	54,0	
22579	3	67,6	41,7	30,0	71,7	6,9	55,5	36,7	0,9	31,8	140	0,6	3	3	17,7	53,4	
22752	7	65,8	39,3	27,7	67,0	4,5	12,8	9,8	0,5	44,9	86	0,4	5	3	19,7	54,3	
22784	3	85,8	36,0	27,0	63,0	7,6	15,8	13,0	0,6	44,0	280	1,3		3	18,9	54,9	
23377	1	85,2	43,3	33,0	76,3	5,8	50,5	33,0	1,3	41,9	186	0,8	1	1	17,1	56,1	6,1
23378	3	64,1	38,0	28,7	66,7	5,3	32,7	21,6	0,7	39,6	136	0,6	1	3	18,7	54,1	6,3
23380	3	77,0	42,3	32,7	75,0	6,0	53,7	24,9	0,9	37,3	193	0,8	1	1	18,6	55,0	6,0
23389	3	80,4	39,0	28,7	67,7	5,7	44,7	33,8	1,5	43,7	292	1,3	1	3	16,9	56,5	
23491	3	78,7	43,0	31,3	74,3	8,4	21,3	19,4	0,8	41,9	237	1,1	5	5	17,3	61,8	4,2
23648	5	68,9	55,7	34,0	89,7	6,7	17,1	12,3	0,4	32,2	51	0,2	1	3	19,5	53,9	
24612	5	78,0	41,7	31,7	73,3	5,3	43,2	24,4	0,9	38,7	231	1,0	1	3	19,6	54,1	
24770	5	77,2	41,7	27,7	69,3	6,3	51,4	35,6	1,1	34,3	199	0,9	3	3	17,7	55,7	
24817	3	69,8	37,0	29,0	66,0	5,7	37,3	22,0	0,7	35,6	246	1,1	5	5	18,8	54,5	
24821	5	80,0	38,7	28,0	66,7	6,6	15,4	13,1	0,5	40,7	144	0,7	5	1	18,2	54,8	
25008	5	80,9	36,7	26,3	63,0	7,2	16,4	13,0	0,5	43,3	188	0,9	5	1	18,4	54,9	
25009	3	77,9	36,3	27,7	64,0	8,0	17,2	13,4	0,5	42,0	141	0,6	5	1	19,5	53,8	
25085	3	78,8	43,0	27,7	70,7	7,9	19,4	17,5	0,8	48,2	260	1,2	7	3	15,2	60,4	4,2
25489	1	78,1	42,0	31,3	73,3	6,2	50,4	26,1	1,0	38,3	200	0,8	1	3	18,4	54,9	5,9
25523	1	70,3	45,3	27,7	73,0	6,5	50,1	21,7	0,8	40,7	101	0,4	1	1	17,1	55,7	5,1
25658	5	65,0	45,7	28,3	74,0	5,5	35,5	7,9	0,3	30,8	44	0,2	5	3	18,0	57,4	
25788	5	75,1	40,0	32,3	72,3	4,8	34,9	24,7	1,0	41,9	202	0,9	5	5	18,4	55,6	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
25789	5	71,8	40,0	28,3	68,3	4,7	33,7	25,8	1,1	38,1	195	0,8	5	3	16,8	56,7	
25793	3	77,9	37,0	26,7	63,7	6,8	14,1	11,4	0,5	40,3	224	1,0	7	5	17,8	56,4	5,7
25794	5	67,9	39,7	29,0	68,7	7,4	19,9	18,7	0,8	39,5	228	0,9	5	5	14,3	61,9	4,5
25798	3	74,2	43,0	27,0	70,0	7,1	49,8	44,0	1,5	34,4	254	1,1	3	3	15,2	59,1	5,1
25801	3	72,1	43,0	25,3	68,3	6,2	47,0	36,5	1,3	37,1	287	1,2	3	3	14,7	59,1	5,2
25803	5	66,8	40,7	27,0	67,7	5,6	34,7	25,3	0,8	34,6	177	0,8	3	5	19,9	52,0	6,3
25816	7	65,0	38,0	27,7	65,7	5,6	13,8	9,0	0,4	45,9	108	0,5	1	3	23,7	51,2	
25855	1	78,3	41,3	29,0	70,3	7,4	17,1	14,4	0,6	39,9	188	0,8	3	5	18,4	56,9	
25862	5	61,8	33,3	30,0	63,3	6,2	32,5	15,9	0,5	41,4	71	0,3	3	5	18,5	52,2	
25872	3	80,4	45,7	32,0	77,7	7,4	18,8	17,7	0,7	39,9	237	1,0	7	1	19,3	54,5	5,2
25873	5	74,1	47,0	32,3	79,3	7,0	17,5	15,6	0,7	41,1	177	0,7	7	1	17,8	54,0	
25967	7	76,3	53,7	29,0	82,7	7,4	23,1	21,4	0,9	41,5	289	1,3	5	5	13,7	62,9	4,0
26254	7	74,6	36,0	28,7	64,7	4,8	29,2	16,2	0,6	39,5	165	0,8	5	5	19,1	54,9	
26277	1	71,7	42,7	28,3	71,0	5,2	38,5	12,9	0,5	40,0	125	0,6	1	1	17,5	55,5	5,6
26590	3	74,5	43,7	33,3	77,0	6,3	52,9	32,6	1,2	41,7	190	0,8	1	1	17,3	54,3	6,4
26598	1	68,0	41,3	28,7	70,0	8,5	17,4	14,3	0,8	54,8	141	0,6	3	1	19,4	56,5	
26742	3	105,9	42,3	30,7	73,0	10,2	25,3	23,8	1,2	49,8	365	1,5	5	3	17,5	57,6	
26860	5	65,6	40,3	26,3	66,7	6,6	15,8	13,4	0,6	42,1	143	0,7	1	5	19,4	52,3	
26947	5	77,2	52,0	29,0	81,0	9,2	25,6	24,1	1,0	42,7	329	1,4	5	3	13,7	63,2	
27080	5	58,9	48,0	30,3	78,3	8,3	19,8	18,2	0,8	42,2	187	0,8	5	3	16,5	61,2	
27156	5	55,9	39,0	30,7	69,7	5,1	32,9	20,4	0,7	38,3	126	0,5	1	3	19,1	53,4	5,9
27165	5	75,5	38,7	32,3	71,0	5,8	41,9	21,0	0,8	39,5	163	0,7	1	1	17,9	56,5	5,6
27176	5	63,1	38,3	29,0	67,3	5,4	35,7	25,9	0,8	34,9	179	0,9	3	3	19,2	55,5	
27345	9	84,9	53,0	30,0	83,0	8,8	24,4	22,5	0,9	44,2	254	1,2	1	3	18,2	59,7	4,9
27471	7	70,1	47,0	25,7	72,7	7,3	54,2	43,2	1,5	38,1	279	1,3	5	3	15,0	60,0	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
27689	5	73,5	36,3	28,0	64,3	6,5	41,8	26,7	0,9	37,9	131	0,7	3	3	19,1	55,7	
27765	5	52,1	40,3	26,3	66,7	4,8	29,6	24,2	0,6	39,5	113	0,5	5	3	18,4	51,3	
28076	5	67,8	38,7	31,3	70,0	5,3	38,1	31,9	1,0	37,9	279	1,3	1	3	16,5	60,5	
28078	7	56,0	38,0	28,3	66,3	4,9	35,6	27,2	1,0	38,5	190	0,9	3	3	18,1	59,9	
28184	3	45,0	33,7	27,7	61,3	5,0	12,3	9,1	0,3	35,3	95	0,5	3	5	19,9	54,4	6,1
28205	1	92,9	46,3	34,0	80,3	6,6	15,8	14,6	0,6	45,4	115	0,6	1	3	18,4	52,0	5,2
28641	7	61,7	41,0	29,7	70,7	4,9	40,8	31,9	1,1	30,6	152	0,7	1	5	20,5	55,8	
28645	5	48,5	43,3	30,3	73,7	6,8	18,4	16,4	0,6	37,9	184	0,9	3	3	16,2	61,8	4,5
28650	5	48,1	40,3	28,7	69,0	5,5	41,6	32,2	0,9	36,8	173	0,8	1	3	18,9	57,5	
28666	5	58,4	42,3	29,3	71,7	4,7	36,4	23,6	0,7	31,0	118	0,5	3	1	19,1	55,7	6,0
28670	7	64,0	39,3	27,7	67,0	6,6	17,0	15,7	0,7	44,5	204	0,9	3	3	14,5	61,7	3,7
28684	5	83,4	34,7	28,0	62,7	7,4	16,3	11,7	0,5	41,5	270	1,3	7	5	18,9	55,4	5,5
28868	7	47,0	39,0	27,3	66,3	3,9	29,9	18,6	0,6	35,2	118	0,5	1	3	15,9	58,9	4,9
28957	5	51,9	41,0	26,0	67,0	5,0	41,4	31,7	1,1	34,7	140	0,6	3	3	17,8	58,7	
28958	5	51,0	40,3	25,7	66,0	5,4	43,0	33,9	1,2	35,4	97	0,4	5	5	19,2	56,1	
28961	5	47,4	37,7	27,7	65,3	5,8	45,2	36,0	1,2	36,2	135	0,6	3	5	20,4	56,5	6,2
28963	3	67,8	41,7	32,3	74,0	6,0	48,2	31,4	1,4	46,3	245	1,1	3	3	16,5	56,0	
29189	3	72,4	39,7	29,7	69,3	6,0	47,3	36,8	1,4	38,2	286	1,2	1	3	15,8	62,9	
29415	1	68,0	39,3	28,7	68,0	8,2	17,2	16,5	0,9	56,1	254	1,2	3	3	18,8	55,9	5,0
29419	1	74,6	47,0	28,3	75,3	7,8	21,5	20,5	0,9	43,2	305	1,4	5	3	12,1	64,2	4,7
29440	5	68,8	44,7	33,0	77,7	7,4	26,6	20,8	1,0	40,3	196	0,9	3	3	16,1	60,8	4,5
29453	5	73,3	47,0	30,7	77,7	7,2	17,4	15,6	0,8	45,7	201	0,8	3	3	18,2	58,2	
29719	5	65,7	39,7	29,3	69,0	5,2	16,1	13,4	0,6	43,6	113	0,5	1	3	20,6	50,9	
29720	5	60,4	39,0	28,7	67,7	4,6	13,2	9,4	0,4	44,4	74	0,3	5	5	19,5	53,9	
29730	7	38,8	40,0	25,3	65,3	4,2	30,8	17,7	0,5	37,2	57	0,3	3	3			

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
29820	5	73,5	40,3	35,7	76,0	5,2	15,8	10,7	0,4	42,6	187	0,8	5	3	18,9	53,7	5,3
29911	3	71,5	44,0	25,3	69,3	7,1	51,3	44,8	1,6	37,8	257	1,2	7	3	14,4	60,0	
30016	3	67,6	45,3	32,7	78,0	5,3	43,0	31,0	1,0	36,0	146	0,6	3	3	19,0	54,1	5,3
30034	5	61,2	43,3	26,7	70,0	7,6	20,3	19,5	0,7	37,8	263	1,1	3	5	15,4	61,7	
30231	3	76,1	43,7	25,3	69,0	7,6	55,1	48,6	1,7	37,7	262	1,0	5	1	16,1	57,1	6,2
30264	3	63,7	43,7	30,3	74,0	8,1	21,4	21,0	0,8	39,0	234	0,9	3	5	16,6	60,5	4,9
30284	5	63,6	37,3	28,0	65,3	6,1	15,3	13,4	0,6	41,4	286	1,3	3	3	18,5	58,9	
30299	5	82,3	35,3	31,0	66,3	7,4	15,6	12,3	0,5	40,8	153	0,8	7	5	18,1	56,2	5,4
30349	3	71,0	42,0	33,3	75,3	4,5	33,2	25,6	1,0	40,4	172	0,7	3	3	16,7	56,3	5,8
30359	1	67,1	40,7	29,0	69,7	4,7	35,2	26,4	0,8	37,5	224	1,1	5	1	18,5	54,8	
30380	3	83,7	43,0	31,7	74,7	6,0	48,8	30,4	1,2	45,5	196	0,9	3	3	17,7	58,0	
30624	3	71,3	43,0	28,0	71,0	5,9	42,8	20,2	0,7	42,4	150	0,7	1	1	18,8	55,5	
30625	3	86,0	49,7	28,7	78,3	7,0	49,5	32,5	1,3	43,0	228	1,1	5	1	17,4	56,3	
30663	1	69,4	50,3	32,0	82,3	5,3	45,7	35,1	1,2	39,4	224	1,0	3	3	17,3	58,4	
30664	5	80,7	44,0	30,7	74,7	5,6	43,9	18,4	0,7	41,7	201	0,9	3	3	19,3	56,7	
30675	5	69,6	46,0	33,3	79,3	5,8	53,5	36,5	1,2	35,7	169	0,8	1	3	19,6	51,3	
30680	1	73,7	55,0	31,3	86,3	5,9	45,4	31,9	1,2	42,9	223	1,0	1	3	19,2	57,7	5,3
30919	5	68,2	42,7	27,0	69,7	7,9	20,9	19,1	0,9	42,7	339	1,4	1	3	16,6	59,5	4,7
31048	7	46,2	42,0	26,3	68,3	4,6	40,9	7,8	0,3	37,1	46	0,2	1	3	16,7	62,1	
31049	3	71,9	44,3	25,0	69,3	9,1	23,3	22,8	0,9	40,5	340	1,6	1	3	15,0	63,1	3,5
31050	3	69,7	43,7	25,3	69,0	9,0	23,6	22,5	0,9	37,7	267	1,3	1	5	16,2	60,3	
31058	3	68,9	40,3	27,0	67,3	6,5	50,3	41,6	1,4	36,3	318	1,4	3	3	16,9	59,2	
31059	7	45,7	38,3	28,0	66,3	4,8	39,7	28,6	0,9	34,8	139	0,7	1	5	18,2	57,8	5,7
31068	3	55,1	38,3	27,3	65,7	5,5	43,1	29,2	1,0	40,9	126	0,6	5	5	18,8	55,7	
31069	3	43,5	39,7	25,3	65,0	4,4	34,4	20,4	0,6	35,1	63	0,3	5	3	20,9	54,1	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
31075	5	69,1	40,7	29,0	69,7	6,9	44,4	33,3	1,2	40,6	242	1,2	3	1	18,2	55,7	
31076	3	73,8	52,3	34,3	86,7	5,9	46,5	13,3	0,4	43,4	68	0,3	3	3			
31105	3	63,2	44,3	30,3	74,7	9,3	24,6	19,6	0,8	42,4	237	1,1	5	3	13,6	63,2	
31106	3	60,5	42,0	30,0	72,0	7,8	22,7	21,0	0,8	38,5	316	1,4	5	3	12,9	63,0	2,5
31107	3	62,6	41,7	28,7	70,3	7,4	18,8	18,2	0,8	39,2	265	1,3	3	3	15,6	62,2	
31119	1	65,0	39,3	26,0	65,3	6,7	48,9	33,3	1,2	36,0	189	0,9	3	3	16,8	57,4	
31120	1	59,1	40,3	26,0	66,3	7,0	46,5	29,2	1,1	40,6	130	0,6	3	3	16,1	53,5	
31125	3	83,2	46,3	31,7	77,7	8,7	18,4	16,1	0,9	50,7	245	1,1	1	3	18,6	57,5	5,2
31141	3	72,6	42,0	27,0	69,0	7,4	20,6	20,0	0,9	42,8	323	1,3	1	3	16,6	61,2	5,5
31143	5	61,8	45,7	26,0	71,7	7,6	23,7	22,0	0,8	46,4	161	0,7	7	5	11,4	61,9	2,5
31178	5	70,2	40,7	24,3	65,0	7,5	23,0	21,2	1,0	43,6	299	1,3	3	3	14,6	60,9	4,4
31187	7	85,6	41,3	27,3	68,7	6,8	52,6	40,3	1,5	37,2	338	1,5	3	1	13,9	62,4	
31228	5	71,4	44,3	31,3	75,7	8,6	20,6	19,4	0,9	46,6	294	1,4	5	5	18,1	59,2	5,1
31234	3	56,4	39,7	26,7	66,3	6,0	43,0	27,4	0,9	40,9	84	0,4	5	5	15,2	57,3	
31236	1	53,1	39,3	26,7	66,0	6,4	45,0	25,9	1,0	43,3	204	0,9	3	3	17,1	54,7	
31238	1	63,3	40,3	27,7	68,0	6,2	43,7	24,6	1,0	44,3	169	0,7	3	3	17,3	57,0	
31286	7	71,8	41,3	30,0	71,3	5,8	45,3	34,2	1,4	42,9	272	1,3	3	1	15,4	62,7	
31367	5	54,3	41,0	26,3	67,3	7,0	20,1	19,0	0,8	39,2	133	0,6	3	7	15,8	60,6	3,7
31390	5	84,3	45,0	29,0	74,0	6,2	48,0	33,4	1,0	31,7	194	0,9	1	1	19,3	52,2	
31419	3	70,8	40,7	32,3	73,0	6,9	52,2	43,3	1,4	37,1	235	1,0	3	3	15,3	62,5	
31430	5	56,1	48,7	30,7	79,3	6,2	18,8	18,0	0,7	40,9	286	1,2	5	3	15,0	62,4	
31431	7	52,1	43,7	27,0	70,7	6,9	20,8	19,1	0,8	42,0	284	1,2	7	3	17,3	60,1	5,2
31443	3	66,7	45,0	28,0	73,0	8,4	22,9	20,8	0,9	41,5	292	1,1	1	3	16,5	60,2	
31518	3	50,4	40,7	26,7	67,3	6,9	17,6	15,9	0,6	39,2	150	0,7	1	5	17,7	61,0	5,4
31519	5	68,8	40,0	32,3	72,3	6,2	47,6	38,0	1,5	37,3	244	1,1	1	1	16,5	60,0	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
31520	7	66,2	42,0	32,7	74,7	7,3	19,3	18,7	0,9	45,1	346	1,6	3	3	16,7	60,5	4,3
31521	3	67,1	41,7	27,0	68,7	8,4	18,4	17,4	0,9	52,7	195	0,9	1	3	17,4	57,7	5,4
31522	3	82,3	40,3	31,0	71,3	6,3	45,8	38,5	1,8	42,3	348	1,6	1	3	15,1	61,8	
31540	5	55,1	43,3	28,7	72,0	8,0	20,7	19,1	0,9	43,4	251	1,1	7	3	12,1	65,0	4,0
31756	7	59,3	30,3	29,7	60,0	4,2	32,2	21,0	0,7	36,8	187	0,9	3	5	19,2	57,2	5,9
Пленчатые																	
22089	3	73,1	42,0	29,0	71,0	6,2	47,1	37,8	1,7	43,6	406	1,8	1	3	15,2	57,3	
26209	5	53,3	40,0	26,0	66,0	5,0	49,6	26,1	1,2	48,1	195	0,8	1	3	15,6	54,6	
27295	5	64,0	47,7	31,7	79,3	7,4	18,9	17,1	0,9	44,2	256	1,1	5	3	17,7	53,5	
29766	5	69,6	44,3	30,3	74,7	7,8	16,5	15,4	0,9	53,2	249	1,1	5	5	16,7	48,7	4,9
30056	7	67,5	42,3	36,0	78,3	7,1	19,3	18,2	0,9	47,8	312	1,5	5	5	14,8	58,0	4,8
30314	3	65,0	48,3	32,3	80,7	7,9	22,8	21,1	1,0	47,7	322	1,4	3	3	15,2	58,0	
30648	7	55,7	52,0	31,7	83,7	3,8	36,6	23,3	0,9	41,5	104	0,5	3	3	18,7	51,9	
30658	1	91,8	49,7	28,0	77,7	6,6	45,1	33,8	1,3	47,7	305	1,4	5	3	17,4	49,3	
30688	3	64,2	52,0	33,7	85,7	4,3	41,8	30,5	1,3	45,5	214	0,9	3	3	17,5	48,2	4,8
30748	3	85,1	46,7	29,7	76,3	7,7	21,0	19,3	1,0	42,1	286	1,1	7	3	15,9	55,9	4,9
30813	3	80,1	40,7	27,3	68,0	6,8	43,9	23,3	0,9	41,7	144	0,6	5	3	17,3	45,6	
30822	7	81,0	39,3	26,3	65,7	6,6	51,6	43,1	1,9	43,0	490	2,2	1	3	14,4	57,3	4,6
30975	5	64,3	39,3	27,7	67,0	5,6	43,3	33,5	1,2	38,3	295	1,3	3	3	15,3	57,4	
30981	5	68,6	40,0	25,7	65,7	7,6	21,2	20,0	1,0	51,3	480	2,2	5	3	14,6	58,4	4,9
31126	5	65,1	40,3	29,3	69,7	7,4	20,0	19,2	1,0	49,1	392	1,7	5	5	13,6	59,3	5,0
31223	5	61,2	41,7	32,3	74,0	7,4	21,6	20,5	1,0	45,1	515	2,3	3	3	14,4	59,8	
31232	3	73,5	40,7	29,0	69,7	8,5	22,7	21,5	1,2	46,4	445	1,9	3	3	14,9	58,8	
31296	7	53,2	43,3	29,0	72,3	6,6	19,6	19,0	0,9	43,4	435	1,9	5	3	13,3	59,7	4,7
31298	5	65,5	41,0	29,7	70,7	7,3	21,7	20,6	0,9	46,1	482	2,2	1	3	14,2	58,0	

Продолжение Приложение 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
31332	7	59,4	42,3	34,3	76,7	7,4	21,0	19,2	0,9	45,8	323	1,4	7	3	13,4	58,1	4,7
31337	3	63,2	44,7	28,7	73,3	8,2	21,7	20,1	1,0	46,5	405	1,7	5	3	14,5	59,1	
31362	3	61,6	38,3	27,0	65,3	6,2	14,6	12,3	0,7	55,2	452	2,1	3	3	15,4	56,7	
31380	5	62,3	40,7	33,7	74,3	7,8	21,6	20,7	1,1	52,6	468	2,1	7	3	12,9	59,5	5,0
31447	5	68,8	40,7	32,3	73,0	8,2	22,3	21,6	1,2	48,3	525	2,5	1	3	15,2	54,8	
31470	5	62,8	38,7	27,0	65,7	6,8	17,2	16,8	1,0	51,0	410	1,9	3	3	14,5	59,2	
31475	5	70,9	42,0	32,3	74,3	7,8	23,3	21,2	1,1	48,4	488	2,3	3	3	14,0	60,0	
31476	5	80,1	43,3	29,0	72,3	6,0	67,8	52,7	2,3	42,8	299	1,3	3	3	16,9	56,1	
31479	7	60,5	38,3	25,3	63,7	6,3	18,0	16,9	0,9	47,2	418	1,9	1	3	15,5	58,6	
31486	7	71,9	39,7	24,7	64,3	5,9	28,6	32,8	1,4	44,9	520	2,4	1	1	15,4	57,8	
31488	7	48,4	42,7	28,0	70,7	6,3	19,1	17,6	0,9	50,2	312	1,4	5	3	13,2	59,1	4,8
31494	7	46,4	43,7	32,7	76,3	7,0	18,6	17,2	0,8	47,5	273	1,2	7	3	13,4	58,0	5,1
НСР _{0,5}		1,2	0,4	0,3	0,6	0,2	1,5	1,1	0,03	0,8	10,8				0,7	1,7	0,1

Приложение 3 – Взаимосвязь признаков на основе коэффициента корреляции шестирядного голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Устойчивость к полеганию	-												
2. Высота растений	-0,39*	-											
3. Продолжительность периода всходы-колошение	-0,20	0,19	-										
4. Продолжительность периода колошение-созревание	0,11	0,00	0,15	-									
5. Продолжительность вегетационного периода	-0,09	0,14	0,84*	0,67*	-								
6. Длина главного колоса	-0,46*	0,55*	0,30*	-0,33*	0,04	-							
7. Число колосков в главном колосе	-0,23	0,39*	0,44*	-0,08	0,29*	0,69*	-						
8. Число зерен в главном колосе	-0,22	0,40*	0,18	-0,29*	-0,02	0,61*	0,75*	-					
9. Масса зерна с главного колоса	-0,31*	0,50*	0,18	-0,27*	-0,02	0,64*	0,65*	0,90*	-				
10. Масса 1000 зерен	-0,40*	0,34*	0,09	-0,01	0,07	0,31*	-0,08	-0,07	0,27*	-			
11. Урожайность	-0,21	0,60*	0,05	-0,28*	-0,12	0,50*	0,50*	0,73*	0,76*	0,15	-		
12. Содержание белка	0,34*	-0,43*	-0,07	0,38*	0,16	-0,64*	-0,40*	-0,55*	-0,67*	-0,40*	-0,64*	-	
13. Содержание крахмала	-0,17	0,30*	0,05	-0,33*	-0,15	0,51*	0,36*	0,51*	0,62*	0,28*	0,60*	-0,80*	-

Примечание: * – связь достоверна при 0,05 уровне значимости

Приложение 4 – Взаимосвязь признаков на основе коэффициента корреляции двурядного голозерного ячменя (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Устойчивость к полеганию	-												
2. Высота растений	-0,06	-											
3. Продолжительность периода всходы-колошение	0,26*	0,00	-										
4. Продолжительность периода колошение-созревание	0,11	0,14	0,37*	-									
5. Продолжительность вегетационного периода	0,24	0,07	0,89*	0,75*	-								
6. Длина главного колоса	-0,29*	0,33*	0,24	-0,01	0,16	-							
7. Число колосков в главном колосе	0,22	0,11	0,60*	0,12	0,49*	0,56*	-						
8. Число зерен в главном колосе	0,10	0,05	0,56*	0,02	0,41*	0,60*	0,94*	-					
9. Масса зерна с главного колоса	-0,30*	0,08	0,19	-0,18	0,05	0,68*	0,49*	0,66*	-				
10. Масса 1000 зерен	-0,50*	0,04	-0,33*	-0,27*	-0,36*	0,25	-0,38*	-0,21	0,52*	-			
11. Урожайность	-0,05	0,26*	0,06	-0,23	-0,07	0,46*	0,51*	0,60*	0,59*	0,09	-		
12. Содержание белка	-0,22	0,12	-0,41*	0,05	-0,27*	-0,24	-0,67*	-0,70*	-0,34*	0,33*	-0,39*	-	
13. Содержание крахмала	0,24	-0,17	0,40*	-0,06	0,26*	0,29*	0,71*	0,75*	0,38*	-0,35*	0,54*	-0,88*	-

Примечание: * – связь достоверна при 0,05 уровне значимости

Приложение 5 – Оценка образцов ярового ячменя на разных стадиях развития по устойчивости к мучнистой росе (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Разновидность	Устойчивость к мучнистой росе, балл**			Ювенильная устойчивость, балл***
				2021	2022	2023	
1	2	3	4	5	6	7	8
31337	Котласский	Россия, Архангельская обл.	<i>nutans</i>	9	7	5	3
4306	Местный	Россия, Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	9	7	7	3
9537	Местный сд-2	Россия, Архангельская обл.	<i>coeleste</i>	9	7	5	3
20928	Nackta	Германия	<i>nudum</i>	9	7	5	3
31126	Грэйс	Германия	<i>nutans</i>	9	9	5	4
18822	Mutante 3041	Германия	<i>nudum</i>	9	9	3	3
18823	Mutante 4129 nudoides aus Haisa	Германия	<i>nudum</i>	9	7	5	3
25788	Schwarze Nackte Kraftbom	Германия	<i>violaceum</i>	9	7	5	4
25789	Violette de Guimalaye	Германия	<i>violaceum</i>	9	9	5	4
25794	Rimpaus Nackta	Германия	<i>nudum</i>	9	9	5	3
27689	АНОР 3210	Эфиопия	<i>duplinigrum</i>	9	7	3	3
28205	АНОР 3024	Германия	<i>nudidubium</i>	9	7	1	4
17425		Греция	<i>coeleste</i>	9	7	3	4
29766	3170 2/29 H2/1/10	Дания	<i>steudelii</i>	9	7	5	3
25862	Nec Falla	Италия	<i>coeleste</i>	9	7	3	4
9054		Италия	<i>nudum</i>	9	7	3	3
31143	Irbe	Латвия	<i>nudum</i>	9	7	7	3
17372		Польша	<i>nudum</i>	9	7	3	3
27471	Korona Laschego	Польша	<i>coeleste</i>	9	7	5	3
31520	Казацкий	Украина		7	3	9	3
23491	De printemps	Франция	<i>nudum</i>	9	7	5	3
29419	KM 280	Чехословакия	<i>nudum</i>	9	7	5	3
29730	Xima La 6	Китай	<i>coeleste</i>	9	7	3	4
7061		Япония	<i>himalayense</i>	9	7	3	3
11088	Shiroseto	Япония	<i>brevisetum</i>	9	7	3	4
20291	Nakatehadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	7	3	4
21338	Ehimehadaka N 4	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	7	5	4

Продолжение Приложение 5

1	2	3	4	5	6	7	8
21341	Jamatohadaka	Япония	<i>subnudipyramidatum</i>	9	7	7	4
21378	Shinjinryoku N 1	Япония	<i>brevisetum</i>	9	9	1	4
24817	H-3869 Gidole 2	Эфиопия	<i>tibetanum</i>	9	7	5	4
26598	Местный	Эфиопия	<i>nudum</i>	9	7	3	4
27156	San Benito-80	Боливия	<i>coeleste</i>	9	7	1	3
30975	Ленинградский	Россия, Ленинградская обл.	<i>pallidum</i>	9	5	3	4
29189	Tupper	Канада	<i>coeleste</i>	9	7	1	4
31105	Tercel	Канада	<i>nudum</i>	9	7	5	3
31106	CDC Gainer	Канада	<i>nudum</i>	9	7	5	3
31107	AC Alberte	Канада	<i>nudum</i>	9	7	3	4
25085	TRO2-PRO2- CEV	Мексика	<i>nudum</i>	9	7	7	3
28076	S-303	Мексика	<i>glabriceleste</i>	9	7	1	3
28078	S-306	Мексика	<i>coeleste</i>	9	7	3	3
28641	S-269	Мексика	<i>coeleste</i>	9	7	1	4
28645	S-274	Мексика	<i>nudum</i>	9	7	3	4
28670	S-326	Мексика	<i>nudum</i>	9	7	3	4
28868	Сложный гибрид	Мексика	<i>himalayense</i>	9	7	1	3
30625	C.I. 10980	Перу	<i>duplinigrum</i>	9	7	5	3
31049	Bear	США	<i>nudum</i>	9	7	1	3
31050	Clearwater	США	<i>nudum</i>	9	7	1	4
31059	Tamalpais	США	<i>coeleste</i>	9	7	1	4
30034	Shonkin	США	<i>nudum</i>	9	7	3	4
31518	Washonupana	США	<i>subneogenes</i>	9	7	1	4
15029	Местный	Дагестан	<i>nudum</i>	9	7	1	4
27080	Белорусский 76	Беларусь	<i>nudum</i>	9	7	5	1, 3*
29440	N16	Беларусь	<i>neogenes</i>	9	7	3	1, 3*
28684	EP 79=L 92	Эфиопия	<i>duplialbum</i>	9	9	7	1, 3*
31540	Lotos	Германия	<i>nudum</i>	9	9	7	1, 3*
25793	L94	Эфиопия	<i>nigrinudum</i>	9	9	7	1, 4*
19483	Nudo Bianco	Италия	<i>coeleste</i>	9	7	3	1, 3*
31367	Kornelija	Латвия	<i>nudum</i>	9	7	3	2, 4*
25872	EB 1626	Индия	<i>nigrinudum</i>	9	7	7	1, 3*
25873	EB 145	Индия	<i>nigrinudum</i>	9	7	7	1, 3*
29820	Abyssinian 1105	Бельгия	<i>nigrinudum</i>	9	9	5	1, 3*

Продолжение Приложение 5

1	2	3	4	5	6	7	8
29719	Ethionia EP 76	Эфиопия	<i>neogenes</i>	9	7	1	1, 3*
20921	Abyssinian 1102=L94	Германия	<i>nigrinudum</i>	9	7	5	2, 3*
23380	Местный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	9	7	1	2, 3*
27176	CM67-V-Sask 1800C	Боливия	<i>himalayense</i>	9	7	3	2, 3*
28666	S-304	Мексика	<i>glabriceleste</i>	9	7	3	2, 3*
20923	Arabische	Германия	<i>duplinigrum</i>	9	7	7	2
25801	Laschkas Korona	Германия	<i>coeleste</i>	9	9	3	2
27295	90391/71	Германия	<i>nigricans</i>	9	7	5	2
29911	Nagiz Podhala 33	Польша	<i>coeleste</i>	9	7	7	2
27165	Староместный	Боливия	<i>trifurcatum</i>	9	7	1	2
30231	OUM5 lzd=uz	США	<i>coeleste</i>	9	7	5	2
31332	Solist	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7	0
31380	KWS Harris	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7	1
31488	Su Zaza	Германия	<i>nutans</i>	9	9	5	1
31494	Salome	Германия	<i>nutans</i>	9	9	7	0
31058	Thual	США	<i>coeleste</i>	9	7	3	1

* – гетерогенный образец (неоднородность по устойчивости внутри образца);

** – оценка устойчивости по 9 балльной шкале ВИР, где 1 – восприимчивый, 9 – высоко устойчивый;

*** – оценка устойчивости по модифицированной шкале E.B. Mains, S.M. Dietz, где 0 – иммунный, 4 – высоко восприимчивый.

Приложение 6 – Характеристика образцов ячменя по высоте и устойчивости к полеганию (ППЛ ВИР, 2021–2023 гг.)

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Образец	Высота растений, см			Устойчивость к полеганию, балл			Аллели/сочетания аллелей генов <i>sdw1/denso</i> , <i>uzu1</i> и <i>ari-e</i>
			2021	2022	2023	2021	2022	2023	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
22089	Ленинградская обл.	Белогорский	68,0±2,3	77,7±3,5	81,6±3,5	9	7	3-5	-
31756	Ленинградская обл.	Кибцел	46,0±1,3	69,0±1,4	55,3±2,4	9	7	7	-
31540	Германия	Lotos	52,0±0,6	47,4±2,4	67,0±1,0	7	9	5-7	-
25794	Германия	Rimpaus Nackta	48,8±2,1	68,4±3,2	85,3±1,3	7	7	5	<i>sdw1.ins</i>
25801	Германия	Laschkes Korona	51,6±0,7	91,2±6,3	73,0±1,0	9	5	3	<i>sdw1.ins</i>
31430	Чехия	AF Lucius	45,6±0,7	59,4±2,1	63,3±2,4	9	9	5-7	<i>sdw1.d</i>
31431	Чехия	AF Cesar	43,6±1,3	56,0±1,3	56,7±2,4	9	9	7	-
27765	Индия	Dolma (HBLI)	36,0±2,1	65,0±3,1	55,3±2,4	9	9	5	<i>sdw1.ins</i>
28957	Индия	Karan 3	42,4±1,7	55,2±1,4	56,0±1,1	9	9	5-7	<i>sdw1.a/sdw1.e</i>
28961	Индия	Karan 19	40,8±0,5	50,0±1,3	51,3±1,7	7	9	5-7	<i>sdw1.a/sdw1.e</i>
28184	Йемен	Местный	43,8±1,4	46,6±1,9	45,0±1,2	9	9	3	<i>sdw1.ins</i>
29730	Китай	Xima La 6	26,8±1,0	34,4±3,2	55,3±2,9	9	9	7	<i>sdw1.c</i>
27080	Беларусь	Белорусский 76	48,0±1,1	59,8±2,3	65,7±2,3	7	7	5-7	<i>sdw1.d</i>
21338	Япония	Ehimehadaka N4	29,2±0,8	48,0±1,7	50,0±5,8	9	9	7	<i>sdw1.c</i> и <i>uzu1.a</i>
21341	Япония	Jamatohadaka	29,4±1,1	52,2±2,5	46,7±0,9	9	9	7	<i>sdw1.c</i> и <i>uzu1.a</i>
21363	Япония	Shikokuhadaka N3	24,2±1,0	40,6±2,0	34,3±1,2	9	9	7	<i>sdw1.c</i> и <i>uzu1.a</i>
21378	Япония	Shinjinryoku N1	22,4±1,4	41,6±0,9	35,3±1,8	9	9	9	<i>sdw1.c</i> и <i>uzu1.a</i>
23378	Боливия	C.I.10405	51,2±1,0	70,0±2,3	71,0±2,1	7	5-7	3-5	<i>sdw1.ins</i>
28645	Мексика	S-274	49,2±1,0	52,2±1,8	45,0±4,1	9	9	5-7	-
28650	Мексика	S-281	38,4±1,0	56,8±2,0	49,6±2,0	7	9	5	<i>sdw1.d</i>
28868	Мексика	Сложный гибрид	40,4±1,7	51,6±1,6	49,0±0,8	9	9	7	-
30016	Перу	C.I.11077	42,6±2,6	76,6±1,9	83,3±0,9	9	5-7	3	<i>sdw1.ins</i>

Продолжение Приложение 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
31059	США	Tamalpais	40,4±1,7	46,8±1,7	50,0±1,1	9	9	7	<i>sdw1.a/sdw1.e</i>
31518	США	Washonupana	42,4±1,9	54,6±0,6	54,0±1,2	9	5-7	3-5	-
5210	Австралия	Makbo	64,8±1,9	71,6±2,2	65,7±3,8	5	3-5	5-7	<i>sdw1.ins</i>
30284	Австралия	Namoi	65,2±3,2	61,6±2,9	64,3±0,7	9	9	5-7	<i>sdw1.d</i>
18374	Дагестан		49,6±2,6	55,0±2,3	74,3±3,0	9	1	3	<i>sdw1.ins</i>
31068	Пакистан	IG 24534	49,2±0,5	52,2±4,8	64,0±2,3	5	7	3	<i>sdw1.ins</i>
31069	Пакистан	IG 24550	37,2±1,5	37,8±2,1	55,0±1,0	9	7	3	<i>sdw1.ins</i>
8952	Турция		46,4±1,2	77,0±1,5	82,5±2,0	9	5	3-5	<i>sdw1.ins</i>
8953	Турция		46,8±1,0	77,0±2,3	75,0±1,1	7	5	3-5	<i>sdw1.ins</i>
26209	Финляндия	Potra	43,6±0,7	62,6±2,5	62,6±1,4	7	9	5-7	<i>sdw1.c</i>

Приложение 7 – SNP-маркеры, ассоциированные с хозяйственно ценными признаками ячменя

№п/п	Признак	Маркер	Хромосома	Физическая позиция, пн	Генетическая позиция, сМ**	p-value	Аллель	Частота минорного аллеля
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Устойчивость к полеганию	JHI-Hv50k-2016-8553 ^{2021*,2022}	1H	8614434	10,38	8,0370×10 ⁻⁷	A/G	A (0,24)
2		JHI-Hv50k-2016-47731 ^{2021*}	1H	490184135	103,82	1,8165×10 ⁻⁵	A/C	C (0,23)
3		JHI-Hv50k-2016-47744 ^{2021*}	1H	490181031	103,82	1,8165×10 ⁻⁵	T/C	C (0,23)
4		JHI-Hv50k-2016-47753 ^{2021*}	1H	490180127	103,82	1,8165×10 ⁻⁵	C/G	C (0,23)
5		JHI-Hv50k-2016-73689 ^{2023*}	2H	26152503	21-22,17	8,9830×10 ⁻⁵	A/G	G (0,18)
6		SCRI_RS_131218 ^{2023*}	2H	26375085	22,17	5,0566×10 ⁻⁵	A/G	G (0,46)
7		SCRI_RS_188893 ^{2023*}	2H	26375085	22,17	5,0566×10 ⁻⁵	T/C	C (0,46)
8		JHI-Hv50k-2016-73780 ^{2023*}	2H	26380311	22,17	2,0092×10 ⁻⁵	A/T	A (0,48)
9		JHI-Hv50k-2016-140944 ^{2022*}	2H	653621332	140,07	3,7537×10 ⁻⁵	A/G	G (0,05)
10		SCRI_RS_223188 ^{2022*}	2H	653721977	141,93	3,7537×10 ⁻⁵	A/G	A (0,05)
11	Высота растений	JHI-Hv50k-2016-337068 ^{2021*}	5	530323933	125,76	3,3585×10 ⁻⁵	A/G	A (0,08)
12		JHI-Hv50k-2016-337089 ^{2021*}	5	530327920	125,76	3,3585×10 ⁻⁵	T/G	T (0,08)
13		JHI-Hv50k-2016-337093 ^{2021*}	5	530329021	125,76	3,3585×10 ⁻⁵	T/G	T (0,08)
14		JHI-Hv50k-2016-419374 ^{2021*,2022*}	6	529809302	93,13	5,6431×10 ⁻⁵	C/G	C (0,09)
13	Продолжительность периода всходы-колошение	JHI-Hv50k-2016-82028 ^{2021*,2022}	2	66855212	49,43	5,7124×10 ⁻⁷	T/C	C (0,07)
14		JHI-Hv50k-2016-80907 ^{2023*}	2	60700104	49,73	9,0377×10 ⁻⁵	T/C	T (0,46)
15		JHI-Hv50k-2016-91345 ^{2022*}	2	199659024	55,95	4,4344×10 ⁻⁵	T/C	C (0,39)
16		JHI-Hv50k-2016-116959 ^{2022*}	2	609049443	107,36	4,7114×10 ⁻⁵	A/G	A (0,43)
17		JHI-Hv50k-2016-148850 ^{2021*}	3	979974	0,04	3,7928×10 ⁻⁵	T/C	T (0,08)
18		JHI-Hv50k-2016-156539 ^{2023*}	3	13400845	16,49	2,3089×10 ⁻⁸	T/G	T (0,07)
19		JHI-Hv50k-2016-156549 ^{2023*}	3	13526405	16,49	2,3089×10 ⁻⁸	A/C	A (0,07)
20		JHI-Hv50k-2016-156576 ^{2023*}	3	13789903	16,49	2,3089×10 ⁻⁸	T/C	C (0,07)
21		JHI-Hv50k-2016-156584 ^{2023*}	3	13697509	16,49	2,3089×10 ⁻⁸	C/G	C (0,07)
22		JHI-Hv50k-2016-156594 ²⁰²³	3	13673822	16,49	4,1408×10 ⁻⁷	A/T	T (0,35)
23		JHI-Hv50k-2016-156586 ^{2023*}	3	13696141	16,49	6,5864×10 ⁻⁵	A/T	T (0,39)
24		JHI-Hv50k-2016-157075 ^{2023*}	3	14237212	17,35	1,7624×10 ⁻⁵	A/G	G (0,14)
25		JHI-Hv50k-2016-156680 ²⁰²³	3	13912375	14,87	4,7428×10 ⁻⁷	A/G	A (0,14)
26		JHI-Hv50k-2016-156683 ²⁰²³	3	13912951	14,87	4,7428×10 ⁻⁷	A/G	G (0,14)
27		JHI-Hv50k-2016-156563 ^{2023*}	3	13802375	15,01	2,1942×10 ⁻⁵	T/C	T (0,36)
28		JHI-Hv50k-2016-156573 ^{2023*}	3	13800109	15,01	2,1942×10 ⁻⁵	T/C	C (0,36)
29		JHI-Hv50k-2016-156701 ²⁰²³	3	13851011	15,01	5,7730×10 ⁻⁸	A/G	A (0,07)
30		BOPA2_12_20274 ^{2021*}	4	4157808	4,19	6,0615×10 ⁻⁶	C/G	C (0,25)
31		BOPA2_12_10633 ^{2021*}	5	454077830	65,16	8,5347×10 ⁻⁵	C/G	C (0,13)

Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
32		JHI-Hv50k-2016-319213 ^{2023*}	5	493005761	91,09	$1,9031 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,07)
33		BOPA1_4706-940 ^{2023*}	5	557081918	91,09	$1,7944 \times 10^{-5}$	A/G	G (0,06)
34		JHI-Hv50k-2016-319306 ^{2023*}	5	492897381	91,09	$1,7944 \times 10^{-5}$	A/G	G (0,06)
35	Продолжитель- ность периода колошение- созревание	JHI-Hv50k-2016-72215 ^{2023*}	2	23420770	18,91	$1,2192 \times 10^{-5}$	C/G	C (0,14)
36		SCRI_RS_139793 ^{2022*}	2	62543931	50,07	$1,4887 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,11)
37		JHI-Hv50k-2016-88906 ^{2022*}	2	120996980	56	$3,4442 \times 10^{-5}$	T/C	T (0,05)
38		JHI-Hv50k-2016-88913 ^{2022*}	2	121042454	56,09	$3,4442 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,05)
39		JHI-Hv50k-2016-88916 ^{2022*}	2	121247063	55,38	$3,9974 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,05)
40		JHI-Hv50k-2016-88988 ^{2022*}	2	122782093	56,09	$3,4442 \times 10^{-5}$	A/C	A (0,05)
41		SCRI_RS_117951 ^{2022*}	2	355352126	58,64	$7,4040 \times 10^{-5}$	T/C	T (0,26)
42		BOPA2_12_20861 ^{2022*}	2	449148367	58,67	$6,5268 \times 10^{-5}$	A/G	G (0,49)
43		JHI-Hv50k-2016-230920 ^{2023*}	4	14918940	36,05	$4,8756 \times 10^{-5}$	T/G	G (0,30)
44		JHI-Hv50k-2016-342331 ^{2022*}	5	540622415	135,35	$8,2362 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,29)
45		JHI-Hv50k-2016-429680 ^{2023*}	6	555454378	117,99	$5,1868 \times 10^{-5}$	C/G	G (0,24)
46		JHI-Hv50k-2016-429681 ^{2023*}	6	555454444	117,99	$4,3820 \times 10^{-5}$	T/G	T (0,07)
47		JHI-Hv50k-2016-446232 ^{2021*}	7	11206067	6,85	$3,8913 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,31)
48	Продолжитель- ность вегетационного периода	JHI-Hv50k-2016-78081 ^{2021*}	2	43974996	39,66	$5,8235 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,39)
49		JHI-Hv50k-2016-88906 ^{2022*}	2	120996980		$6,5770 \times 10^{-5}$	T/C	T (0,05)
50		JHI-Hv50k-2016-88913 ^{2022*}	2	121042454	56,09	$6,5770 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,05)
51		JHI-Hv50k-2016-88916 ^{2022*}	2	121247063	55,38	$7,3042 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,05)
52		JHI-Hv50k-2016-88988 ^{2022*}	2	122782093	56,09	$6,5770 \times 10^{-5}$	A/C	A (0,05)
53		JHI-Hv50k-2016-91345 ^{2022*}	2	199659024	55,95	$3,7888 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,39)
54		SCRI_RS_117951 ^{2022*}	2	355352126	58,64	$4,5683 \times 10^{-5}$	T/C	T (0,26)
55		JHI-Hv50k-2016-148530 ^{2021*}	3	125431	0	$8,9323 \times 10^{-6}$	T/C	C (0,10)
56		JHI-Hv50k-2016-156680 ²⁰²³	3	13912375	14,87	$1,5225 \times 10^{-6}$	A/G	A (0,14)
57		JHI-Hv50k-2016-156683 ²⁰²³	3	13912951	14,87	$1,5225 \times 10^{-6}$	A/G	G (0,14)
58		JHI-Hv50k-2016-156539 ^{2023*}	3	13400845	16,49	$5,5902 \times 10^{-5}$	T/G	T (0,07)
59		JHI-Hv50k-2016-156549 ^{2023*}	3	13526405	16,49	$5,5902 \times 10^{-5}$	A/C	A (0,07)
60		JHI-Hv50k-2016-156576 ^{2023*}	3	13789903	16,49	$5,5902 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,07)
61		JHI-Hv50k-2016-156584 ^{2023*}	3	13697509	16,49	$5,5902 \times 10^{-5}$	C/G	C (0,07)
62		JHI-Hv50k-2016-156594 ^{2023*}	3	13673822	16,49	$4,5074 \times 10^{-5}$	A/T	T (0,35)
63		JHI-Hv50k-2016-156701 ^{2023*}	3	13851011	15,01	$2,5504 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,07)
64		JHI-Hv50k-2016-157075 ^{2023*}	3	14237212	17,35	$4,3525 \times 10^{-5}$	A/G	G (0,14)
65		JHI-Hv50k-2016-275291 ^{2023*}	4	606980301	115,23	$2,6774 \times 10^{-5}$	T/G	T (0,13)
66		JHI-Hv50k-2016-342331 ^{2022*}	5	540622415	135,35	$5,8589 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,29)
67		JHI-Hv50k-2016-474974 ^{2021*}	7	137348312	68,41	$6,6195 \times 10^{-5}$	A/G	A (0,41)

Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
68		JHI-Hv50k-2016-475044 ^{2021*}	7	137835917	68,06	$6,6512 \times 10^{-5}$	T/C	C (0,41)
69		JHI-Hv50k-2016-475053 ^{2021*}	7	137842026	68,06	$6,6195 \times 10^{-5}$	T/C	T (0,41)
70	Длина колоса	JHI-Hv50k-2016-231032 ^{2021,2022*}	4	15659877	25,92*	$2,5538 \times 10^{-7}$	T/C	C (0,21)
71		JHI-Hv50k-2016-231033 ^{2021,2022*,2023*}	4	15661737	25,92*	$9,1895 \times 10^{-8}$	T/C	T (0,20)
72		BOPA1_3687-271 ^{2021,2022*,2023*}	4	17916226	25,92*	$8,5018 \times 10^{-8}$	C/G	C (0,20)
73		JHI-Hv50k-2016-231054 ^{2021,2022*,2023*}	4	16054933	25,92*	$8,1004 \times 10^{-8}$	A/T	A (0,20)
74		JHI-Hv50k-2016-231066 ^{2021,2022*,2023*}	4	16052716	25,92*	$9,6400 \times 10^{-8}$	A/C	C (0,20)
75		BOPA1_6208-987 ^{2021,2022*}	4	16389113	25,92*	$1,9091 \times 10^{-7}$	A/C	A (0,21)
76		JHI-Hv50k-2016-231108 ^{2021,2022*}	4	16466602	25,92*	$1,9091 \times 10^{-7}$	A/G	G (0,21)
77		JHI-Hv50k-2016-231118 ²⁰²¹	4	16536722	25,92*	$6,4434 \times 10^{-7}$	C/G	G (0,21)
78		JHI-Hv50k-2016-231136 ²⁰²¹	4	16638897	25,92*	$1,9788 \times 10^{-7}$	A/G	A (0,21)
79		JHI-Hv50k-2016-231139 ²⁰²¹	4	16643295	25,92*	$2,2824 \times 10^{-7}$	C/G	G (0,21)
80		JHI-Hv50k-2016-231183 ²⁰²¹	4	16833631	26,35*	$9,3255 \times 10^{-8}$	C/G	C (0,40)
81		JHI-Hv50k-2016-231187 ²⁰²¹	4	16832349	26,35*	$3,4937 \times 10^{-7}$	T/G	G (0,20)
82	Число колосков в колосе	JHI-Hv50k-2016-8553 ^{2021,2022}	1	8614434	10,38	$2,6072 \times 10^{-11}$	A/G	A (0,24)
83		JHI-Hv50k-2016-34218 ^{2021,2022}	1	422397418	59,42	$7,9017 \times 10^{-9}$	A/G	G (0,15)
84		JHI-Hv50k-2016-40713 ²⁰²²	1	472894480	86,54	$3,0978 \times 10^{-8}$	T/C	C (0,31)
85		JHI-Hv50k-2016-56722 ^{2021,2022,2023}	1	512898113	130,81	$8,1078 \times 10^{-15}$	T/G	T (0,07)
86		JHI-Hv50k-2016-63330 ^{2021,2022}	2	8923281	5,52	$1,8862 \times 10^{-10}$	T/C	T (0,22)
87		JHI-Hv50k-2016-68595 ^{2021,2022}	2	16054465	12,11	$9,6430 \times 10^{-8}$	T/G	T (0,10)
88		JHI-Hv50k-2016-77522 ^{2021*,2022*,2023*}	2	41496592	38,1*	$2,0647 \times 10^{-7}$	A/C	A (0,16)
89		JHI-Hv50k-2016-86874 ^{2021,2022,2023*}	2	97903463	59,21	$3,5311 \times 10^{-13}$	T/C	C (0,31)
90		JHI-Hv50k-2016-107351 ^{2021,2022,2023}	2	570024577	80,03	$8,7044 \times 10^{-16}$	T/C	T (0,45)
91		JHI-Hv50k-2016-107364 ^{2021*,2022,2023*}	2	570022801	80,03	$2,3277 \times 10^{-8}$	T/C	C (0,48)
92		JHI-Hv50k-2016-107401 ^{2021,2022,2023}	2	570182053	80,03	$8,6697 \times 10^{-9}$	A/G	A (0,11)
93		JHI-Hv50k-2016-107449 ^{2021*,2022*,2023*}	2	570235153	80,03	$8,3976 \times 10^{-7}$	T/C	C (0,13)
94		JHI-Hv50k-2016-107450 ^{2021*,2022*,2023*}	2	570235145	80,03	$8,3976 \times 10^{-7}$	A/G	A (0,13)
95		JHI-Hv50k-2016-107461 ^{2021,2022,2023}	2	570231148	80,03	$8,5689 \times 10^{-11}$	T/C	C (0,32)
96		JHI-Hv50k-2016-107649 ^{2021*,2022}	2	570456107	80,03	$5,0307 \times 10^{-7}$	A/G	G (0,37)
97		JHI-Hv50k-2016-107664 ^{2021,2022,2023}	2	570497279	80,03	$1,6556 \times 10^{-9}$	C/G	G (0,27)
98		BOPA2_12_30897 ^{2021,2022,2023}	2	570803230	79,89	$5,2864 \times 10^{-10}$	A/G	A (0,28)
99		JHI-Hv50k-2016-107729 ^{2021,2022,2023}	2	571067406	80,03	$5,2370 \times 10^{-11}$	C/G	G (0,28)

Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
100	Число колосков в колосе	SCRI_RS_196853 ^{2021,2022,2023}	2	652417069	80,03	5,2864*10 ⁻¹⁰	A/T	T (0,28)
101		JHI-Hv50k-2016-107751 ^{2021,2022,2023}	2	571108189	80,03	5,2370*10 ⁻¹¹	A/T	A (0,44)
102		JHI-Hv50k-2016-107804 ^{2021,2022,2023}	2	571876611	80,03	5,2370*10 ⁻¹¹	T/C	T (0,44)
103		JHI-Hv50k-2016-107817 ^{2021*,2022}	2	571936334	80,03	5,1564*10 ⁻¹⁰	T/C	T (0,33)
104		JHI-Hv50k-2016-107988 ^{2021,2022,2023}	2	572436828	80,59	7,8031*10 ⁻¹⁰	A/T	T (0,32)
105		JHI-Hv50k-2016-108011 ^{2021,2022,2023}	2	572540237	80,59	7,8031*10 ⁻¹⁰	A/G	A (0,32)
106		JHI-Hv50k-2016-108035 ^{2021,2022,2023}	2	572539192	80,59	6,5085*10 ⁻¹³	T/C	T (0,29)
107		JHI-Hv50k-2016-108079 ^{2021,2022,2023}	2	572536340	80,59	6,5085*10 ⁻¹³	T/C	C (0,29)
108		JHI-Hv50k-2016-110074 ²⁰²²	2	591317326	88,53	9,9640*10 ⁻⁸	T/C	T (0,32)
109		JHI-Hv50k-2016-113388 ^{2021,2022,2023}	2	600548438	92,71	1,4141*10 ⁻¹⁰	T/C	T (0,13)
110		JHI-Hv50k-2016-114126 ^{2021,2022*}	2	602490168	NA	6,5266*10 ⁻⁷	A/G	A (0,18)
111		JHI-Hv50k-2016-142342 ²⁰²²	2	655581098	144,26	1,1370*10 ⁻⁸	A/G	G (0,35)
112		JHI-Hv50k-2016-142802 ²⁰²¹	2	656563507	145,61	4,1060*10 ⁻⁷	A/G	G (0,42)
113		JHI-Hv50k-2016-186829 ^{2021,2022}	3	469139854	59,42-59,63	1,5428*10 ⁻⁹	C/G	C (0,12)
114		JHI-Hv50k-2016-187013 ^{2021,2022,2023}	3	472145067	59,42-60	2,6017*10 ⁻¹²	A/G	A (0,13)
115		JHI-Hv50k-2016-224200 ^{2021,2022,2023}	3	614478490	151-153,27	7,0263*10 ⁻⁸	T/G	T (0,07)
116		JHI-Hv50k-2016-227729 ^{2021,2022}	4	4326425	3,54	2,0636*10 ⁻⁹	T/C	C (0,47)
117		JHI-Hv50k-2016-230796 ^{2021,2022}	4	14185718	24,07*	5,1410*10 ⁻¹⁰	T/C	C (0,38)
118		JHI-Hv50k-2016-263460 ^{2021,2022,2023}	4	580301052	NA	7,6381*10 ⁻⁸	A/G	G (0,44)
119		BOPA2_12_30825 ^{2021,2022}	4	606085905	115,23	2,2623*10 ⁻⁹	C/G	C (0,41)
120		JHI-Hv50k-2016-280992 ^{2021,2022}	5	8791796	17,64	5,8458*10 ⁻¹⁷	C/G	G (0,27)
121		JHI-Hv50k-2016-302298 ^{2021,2022,2023}	5	358418605	47,72	2,0725*10 ⁻⁹	C/G	C (0,15)
122		JHI-Hv50k-2016-324502 ^{2021,2022}	5	508498490	107,57	1,8798*10 ⁻⁷	T/C	C (0,41)
123		SCRI_RS_150232 ²⁰²¹	5	521852577	120,07	5,9592*10 ⁻⁹	A/C	C (0,09)
124		JHI-Hv50k-2016-335909 ^{2021,2022}	5	528116811	125,76	3,9380*10 ⁻⁸	T/C	T (0,15)
125		JHI-Hv50k-2016-335912 ²⁰²²	5	528117721	125,76	1,7403*10 ⁻⁷	T/C	T (0,17)
126		JHI-Hv50k-2016-343289 ²⁰²²	5	542796018	136,6	7,9943*10 ⁻⁹	A/G	G (0,19)
127		JHI-Hv50k-2016-351825 ^{2021*,2022}	5	563500362	151,67	7,3369*10 ⁻¹⁰	C/G	G (0,39)
128		JHI-Hv50k-2016-362931 ^{2021*,2022}	5	579992296	165,97	2,7689*10 ⁻⁹	T/G	T (0,28)
129		JHI-Hv50k-2016-377584 ^{2021,2022}	6	17241147	24,58	5,0932*10 ⁻¹²	T/C	T (0,38)
130		JHI-Hv50k-2016-377672 ²⁰²²	6	17106768	24,58-25	3,7208*10 ⁻⁷	A/G	G (0,40)
131		JHI-Hv50k-2016-379135 ²⁰²²	6	22644052	NA	5,2153*10 ⁻⁹	T/C	T (0,36)

Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
132	Число колосков в колосе	JHI-Hv50k-2016-391848 ²⁰²²	6	136996880	52,62	5,3351*10 ⁻⁸	T/G	T (0,35)
133		SCRI_RS_152841 ^{2021,2022,2023}	6	458406514	63,46	9,8644*10 ⁻¹⁶	A/C	C (0,14)
134		JHI-Hv50k-2016-409100 ^{2021,2022,2023}	6	466932706	63-68	1,9543*10 ⁻¹⁷	T/C	T (0,07)
135		JHI-Hv50k-2016-412483 ²⁰²²	6	493418059	68,98	2,6300*10 ⁻⁷	T/C	C (0,45)
136		JHI-Hv50k-2016-432785 ^{2021,2022,2023}	6	559301333	121,68	1,4056*10 ⁻¹⁰	T/C	T (0,11)
137		JHI-Hv50k-2016-453331	7	25254043	21,39	2,0695*10 ⁻⁷	T/C	C (0,36)
138		JHI-Hv50k-2016-462405 ^{2021,2022,2023*}	7	50840715	43,84	4,1142*10 ⁻¹¹	T/C	T (0,06)
139		JHI-Hv50k-2016-485943 ^{2021,2022,2023}	7	422688144	70,54	6,9049*10 ⁻¹⁵	T/C	T (0,08)
140		JHI-Hv50k-2016-489031 ²⁰²²	7	493507307	76,29	1,6413*10 ⁻⁷	A/G	G (0,16)
141		JHI-Hv50k-2016-489053 ²⁰²²	7	493973814	76,52	1,6413*10 ⁻⁷	T/G	G (0,16)
142		JHI-Hv50k-2016-489103 ²⁰²²	7	497110185	76,29	1,6413*10 ⁻⁷	C/G	G (0,16)
143		JHI-Hv50k-2016-489129 ²⁰²²	7	496777313	76,29	1,6413*10 ⁻⁷	A/C	C (0,16)
144		JHI-Hv50k-2016-489144 ²⁰²²	7	496458553	76,52	1,6413*10 ⁻⁷	T/C	T (0,16)
145		JHI-Hv50k-2016-489164 ²⁰²²	7	496428714	76,98	1,5123*10 ⁻⁷	T/C	T (0,17)
146		JHI-Hv50k-2016-489174 ²⁰²²	7	496400679	76,29-76,98	1,5123*10 ⁻⁷	A/G	A (0,17)
147		JHI-Hv50k-2016-489205 ²⁰²²	7	496072694	76,29	1,6413*10 ⁻⁷	A/G	G (0,16)
148		JHI-Hv50k-2016-489219 ²⁰²²	7	495986480	76,29-77,62	2,0623*10 ⁻⁷	A/G	A (0,16)
149		JHI-Hv50k-2016-489283 ^{2021*, 2022}	7	497713728	77,62	2,4367*10 ⁻⁸	T/C	T (0,15)
150		JHI-Hv50k-2016-489337 ²⁰²²	7	497788000	76,29	1,8286*10 ⁻⁷	A/G	G (0,13)
151		JHI-Hv50k-2016-489359 ²⁰²²	7	497912876	76,29	1,8286*10 ⁻⁷	T/C	T (0,13)
152		JHI-Hv50k-2016-492050 ^{2021, 2022}	7	554686479	85,98	1,2431*10 ⁻¹⁰	A/G	A (0,47)
153		JHI-Hv50k-2016-492060 ²⁰²²	7	554687816	85,98	2,7472*10 ⁻⁹	A/C	A (0,48)
154		JHI-Hv50k-2016-498295 ^{2021,2022,2023}	7	584388714	104,82	5,1346*10 ⁻⁸	A/G	G (0,09)
155	Число зерен в колосе	JHI-Hv50k-2016-34218 ^{2021,2022}	1	422397418	59,42	5,3905*10 ⁻¹⁰	A/G	G (0,15)
156		JHI-Hv50k-2016-56722 ^{2021,2022,2023}	1	512898113	130,81	1,4149*10 ⁻¹⁵	T/G	T (0,07)
157		JHI-Hv50k-2016-68595 ²⁰²²	2	16054465	12,11	1,8711*10 ⁻⁷	T/G	T (0,10)
158		JHI-Hv50k-2016-77522 ^{2021,2022}	2	41496592	38,1*	6,2669*10 ⁻⁸	A/C	A (0,16)
159		JHI-Hv50k-2016-113388 ^{2021,2022,2023}	2	600548438	92,71	3,2114*10 ⁻¹¹	T/C	T (0,13)
160		JHI-Hv50k-2016-113389 ²⁰²²	2	600548247	92,71	1,0109*10 ⁻⁷	A/G	G (0,11)
161		JHI-Hv50k-2016-186829 ^{2021,2022,2023*}	3	469139854	59,42-59,63	2,3274*10 ⁻⁹	C/G	C (0,12)
162		JHI-Hv50k-2016-187013 ^{2021,2022,2023}	3	472145067	59,42-60	1,8786*10 ⁻¹⁴	A/G	A (0,13)
163		JHI-Hv50k-2016-219311 ²⁰²¹	3	601456987	142,63	1,7850*10 ⁻⁷	A/C	C (0,24)
164		JHI-Hv50k-2016-224200 ^{2022,2023*}	3	614478490	151-153,27	2,2535*10 ⁻⁸	T/G	T (0,07)
165		JHI-Hv50k-2016-280992 ²⁰²	5	8791796	17,64	2,8539*10 ⁻⁹	C/G	G (0,27)
166		JHI-Hv50k-2016-302298 ^{2021,2022}	5	358418605	47,72	1,5613*10 ⁻⁹	C/G	C (0,15)

Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
167	Число зерен в колосе	SCRI_RS_152841 ^{2021,2022,2023}	6	458406514	63,46	1,6647*10 ⁻¹³	A/C	C (0,14)
168		JHI-Hv50k-2016-409100 ^{2021,2022,2023}	6	466932706	63-68	3,8699*10 ⁻¹⁸	T/C	T (0,07)
169		JHI-Hv50k-2016-432785 ^{2021*,2022,2023*}	6	559301333	121,68	2,4192*10 ⁻⁹	T/C	T (0,11)
170		JHI-Hv50k-2016-462405 ^{2021,2022,2023}	7	50840715	43,84	3,8363*10 ⁻¹¹	T/C	T (0,06)
171		JHI-Hv50k-2016-485943 ^{2021,2022,2023}	7	422688144	70,54	3,7911*10 ⁻¹⁵	T/C	T (0,08)
172		JHI-Hv50k-2016-494042 ^{2021,2022,2023}	7	572856507	93,87	1,5664*10 ⁻⁸	A/G	A (0,07)
173		JHI-Hv50k-2016-498295 ^{2021,2022,2023}	7	584388714	104,82	9,1536*10 ⁻⁹	A/G	G (0,09)
174	Масса 1000 зерен	JHI-Hv50k-2016-8553 ^{2021,2022,2023*}	1	8614434	10,38	2,8236*10 ⁻⁸	A/G	A (0,24)
175		JHI-Hv50k-2016-63330 ^{2021*,2022}	2	8923281	5,52	2,7452*10 ⁻⁷	T/C	T (0,22)
176		JHI-Hv50k-2016-86874 ²⁰²²	2	97903463	59,21	1,0598*10 ⁻⁶	T/C	C (0,31)
177		JHI-Hv50k-2016-107817 ^{2021*,2022*}	2	571936334	80,03	7,4536*10 ^{-6***}	T/C	T (0,33)
178		JHI-Hv50k-2016-110074 ^{2021,2022*}	2	591317326	88,53	5,1621*10 ⁻⁷	T/C	T (0,32)
179		JHI-Hv50k-2016-227729 ^{2021*,2022*}	4	4326425	3,54	1,6550*10 ^{-6***}	T/C	C (0,47)
180		JHI-Hv50k-2016-230796 ^{2021*,2022}	4	14185718	24,07*	1,9681*10 ⁻⁷	T/C	C (0,38)
181		JHI-Hv50k-2016-231183 ^{2021*,2022*}	4	16833631	26,35*	2,1806*10 ^{-6***}	C/G	C (0,40)
182		BOPA2_12_30825 ^{2021*,2022,2023*}	4	606085905	115,23	2,2571*10 ⁻⁹	C/G	C (0,41)
183		JHI-Hv50k-2016-280992 ^{2021,2022,2023}	5	8791796	17,64	1,3515*10 ⁻¹³	C/G	G (0,27)
184		JHI-Hv50k-2016-377584 ²⁰²²	6	17241147	24,58	4,8260*10 ⁻⁷	T/C	T (0,38)
185		JHI-Hv50k-2016-379135 ^{2022,2023*}	6	22644052	30,24	9,7711*10 ⁻⁷	T/C	T (0,36)
186		JHI-Hv50k-2016-423142 ^{2021*}	6	540360380	100,85	2,4554*10 ⁻⁶	T/G	T (0,21)
187		JHI-Hv50k-2016-423251 ^{2021*}	6	540636728	100,64	2,3036*10 ⁻⁶	T/C	T (0,24)
188		BOPA1_78-1073 ^{2021*}	6	540937096	100,64-102,97	2,4474*10 ⁻⁵	A/C	A (0,27)
189		JHI-Hv50k-2016-424069 ^{2021*}	6	542617202	102,97	8,0266*10 ⁻⁶	C/G	C (0,32)
190	Масса зерна главного колоса	SCRI_RS_8671 ^{2021*}	2	662005387	149,15	2,3943*10 ⁻⁵	T/G	T (0,33)
191		JHI-Hv50k-2016-146954 ^{2021,2022*}	2	662006080	149,15	2,3943*10 ⁻⁵	T/G	G (0,33)
192		SCRI_RS_196748 ^{2021*}	2	664041846	149,15	1,4590*10 ⁻⁶	T/C	T (0,24)
193		JHI-Hv50k-2016-147903 ^{2021,2022*}	2	664580861	149,15	3,9237*10 ⁻⁷	A/C	C (0,35)
194		SCRI_RS_121895 ²⁰²¹	3	27033849	25,5	9,7773*10 ⁻⁷	A/G	A (0,16)
195		JHI-Hv50k-2016-160470 ^{2021*}	3	21698225	25,5	8,8283*10 ⁻⁶	A/C	C (0,30)
196		JHI-Hv50k-2016-407841 ^{2022*}	6	455935508	63,46	4,1877*10 ⁻⁵	A/G	A (0,13)
197		SCRI_RS_152841 ^{2022,2023*}	6	458406514	63,46	3,6398*10 ⁻⁷	A/C	C (0,14)
198		JHI-Hv50k-2016-409100 ^{2021*,2022,2023*}	6	466932706	63-68	2,2440*10 ⁻⁸	T/C	T (0,07)
199	Урожайность	SCRI_RS_171221 ^{2023*}	1	19597480	27,27	5,8197*10 ⁻⁵	T/G	G (0,35)
200		JHI-Hv50k-2016-1407 ^{2023*}	1	17195894	27,27	9,7362*10 ⁻⁵	T/C	C (0,12)
201		JHI-Hv50k-2016-114163 ^{2023*}	2	602502730	96,65	5,0553*10 ⁻⁵	T/C	T (0,25)
202		JHI-Hv50k-2016-114165 ^{2023*}	2	602503013	96,65	9,8925*10 ⁻⁵	C/G	G (0,26)

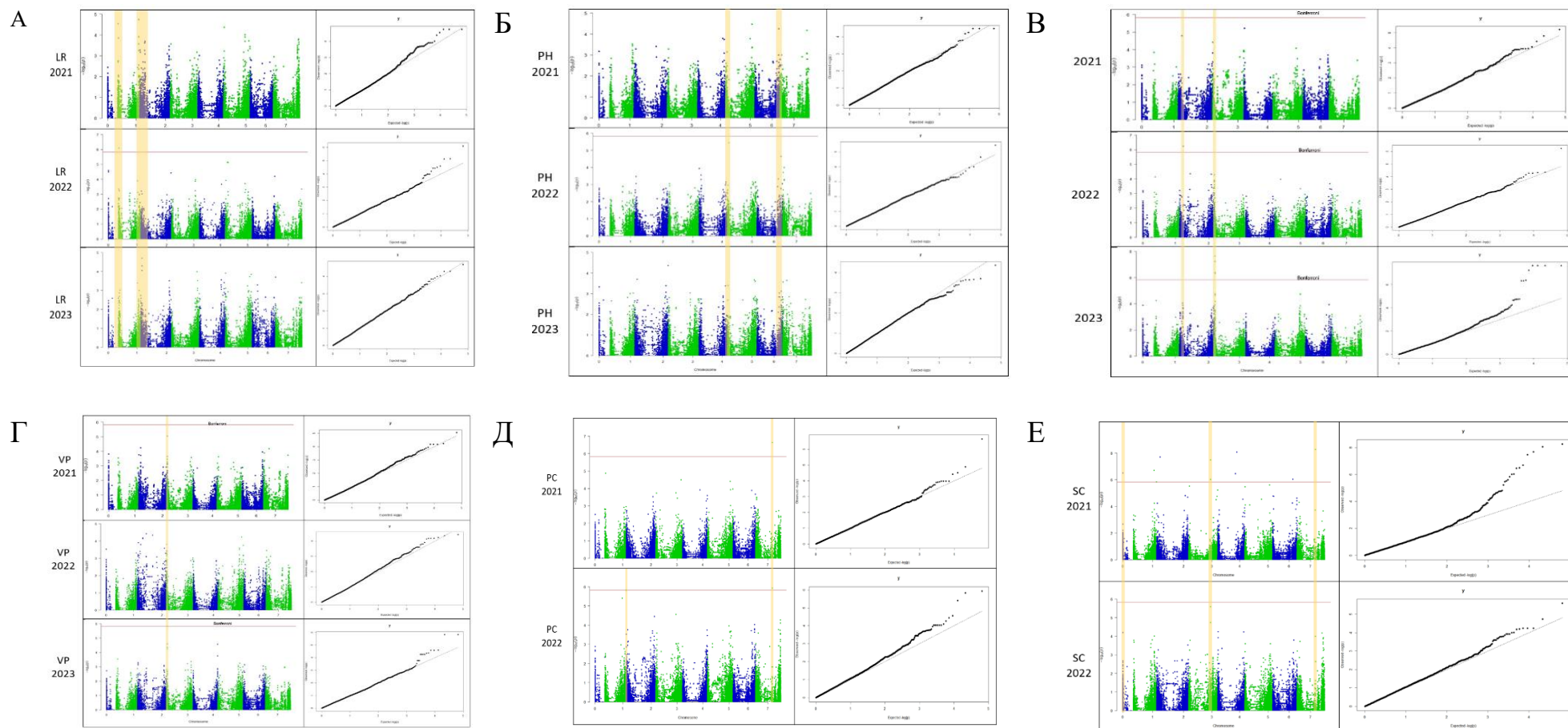
Приложение Приложение 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
203	Урожайность	JHI-Hv50k-2016-267540 ^{2023*}	4	590807546	103,9	1,5233*10 ⁻⁵	A/G	A (0,06)
204		JHI-Hv50k-2016-267738 ²⁰²³	4	591437798	102,69	1,2526*10 ⁻⁷	A/C	C (0,06)
205		JHI-Hv50k-2016-267570 ^{2023*}	4	590865901	103,89	1,5233*10 ⁻⁵	A/G	G (0,06)
206		JHI-Hv50k-2016-268610 ^{2023*}	4	593437154	105,05	2,2243*10 ⁻⁵	T/C	C (0,07)
207		JHI-Hv50k-2016-325696 ^{2023*}	5	510414343	105,07	2,7942*10 ⁻⁵	T/G	G (0,07)
208		JHI-Hv50k-2016-432785 ^{2023*}	6	559301333	121,68	9,1390*10 ⁻⁵	T/C	T (0,11)
209	Содержание белка в зерне	JHI-Hv50k-2016-56722 ²⁰²²	1	512898113	130,81	1,4888*10 ⁻⁶	T/G	T (0,07)
210		JHI-Hv50k-2016-485943 ^{2021,2022}	7	422688144	70,54	2,2764*10 ⁻⁷	T/C	T (0,08)
211	Содержание крахмала в зерне	JHI-Hv50k-2016-37900 ²⁰²¹	1	459801435	80,78	2,0065*10 ⁻⁷	A/G	G (0,19)
212		JHI-Hv50k-2016-56722 ²⁰²¹	1	512898113	130,81	1,4694*10 ⁻⁶	T/G	T (0,07)
213		JHI-Hv50k-2016-82028 ²⁰²¹	2	66855212	49,43	2,0116*10 ⁻⁸	T/C	C (0,07)
214		JHI-Hv50k-2016-186829 ^{2021,2022*}	3	469139854	59,42-59,63	9,4483*10 ⁻⁷	C/G	C (0,12)
215		JHI-Hv50k-2016-187013 ^{2021,2022*}	3	472145067	59,42-60	3,3044*10 ⁻⁸	A/G	A (0,13)
216		JHI-Hv50k-2016-242670 ²⁰²¹	4	407695181	51,91	3,4394*10 ⁻⁷	C/G	G (0,34)
217		JHI-Hv50k-2016-243980 ²⁰²¹	4	435922595	51,27	8,5744*10 ⁻⁹	T/G	G (0,37)
218		JHI-Hv50k-2016-409100 ²⁰²¹	6	466932706	63-68	9,2498*10 ⁻⁷	T/C	T (0,07)
219		JHI-Hv50k-2016-485943 ^{2021,2022*}	7	422688144	70,54	5,4621*10 ⁻⁹	T/C	T (0,08)

* - маркер со значимостью на уровне «предполагаемы»

** - генетическая позиция определена по POPSEQ_2017 и POPSEQ_2012

Приложение 8 – Manhattan plot и QQ plot для модели MLM для признаков «устойчивость к полеганию» (А), «высота растений» (Б), «Продолжительность периода всходы-колошение» (В), «Продолжительность вегетационного периода» (Г), «Содержание белка в зерне» (Д), «Содержание крахмала в зерне» (Е)



Приложение 9 – Ассоциации генотип-фенотип, выявленные при GWAS

Признак	Число выделившихся маркеров	Хромосомы	Перспективные геномные районы и маркеры
Устойчивость к полеганию	18	1Н, 2Н, 3Н, 5Н, 6Н	1Н (103,82 cM): JHI-Hv50k-2016-47731, JHI-Hv50k-2016-47744, JHI-Hv50k-2016-47753; 2Н (22,17 cM): SCRI_RS_131218, SCRI_RS_188893, JHI-Hv50k-2016-73780; 2Н (140,07-141,93 cM): JHI-Hv50k-2016-140944 и SCRI_RS_223188.
Высота растений	8	2Н, 5Н, 6Н, 7Н	5Н (125,76): JHI-Hv50k-2016-337068, JHI-Hv50k-2016-337089, JHI-Hv50k-2016-337093.
Продолжительность периода всходы-колошение	22	2Н, 3Н, 4Н, 5Н	2Н (49,43 cM): JHI-Hv50k-2016-80907; 3Н (14,87-17,35 cM): JHI-Hv50k-2016-156680, JHI-Hv50k-2016-156683; 5Н (91,09 cM): JHI-Hv50k-2016-319213, JHI-Hv50k-2016-319306.
Продолжительность вегетационного периода	23	2Н, 3Н, 4Н, 5Н, 7Н	2Н (55-56 cM): JHI-Hv50k-2016-88906, JHI-Hv50k-2016-88913, JHI-Hv50k-2016-91345, SCRI_RS_117951; 3Н (14,87-17,35 cM): JHI-Hv50k-2016-156680, JHI-Hv50k-2016-156683 7Н (68,06-68,41 cM): JHI-Hv50k-2016-474974, JHI-Hv50k-2016-475044, JHI-Hv50k-2016-475053.
Длина колоса	29	1Н, 4Н, 6Н	4Н (25,92-26,35 cM): JHI-Hv50k-2016-231033, JHI-Hv50k-2016-231054, JHI-Hv50k-2016-231066.
Число колосков в колосе	85	1Н, 2Н, 3Н, 4Н, 5Н, 6Н, 7Н	1Н (59,42 cM): JHI-Hv50k-2016-34218; 1Н (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 2Н (12,11 cM): JHI-Hv50k-2016-68595; 2Н (59,21 cM): JHI-Hv50k-2016-86874; 2Н (79,89-80,59 cM): BOPA2_12_30897, JHI-Hv50k-2016-107450, JHI-Hv50k-2016-107461, JHI-Hv50k-2016-107664, JHI-Hv50k-2016-107988; 3Н (59-60 cM) JHI-Hv50k-2016-186829; 4Н (3,54 cM): JHI-Hv50k-2016-227729; 4Н (115,23 cM): BOPA2_12_30825; 5Н (47,72 cM): JHI-Hv50k-2016-302298; 5Н (107,57 cM): JHI-Hv50k-2016-324502;

			5H (151,67 cM): JHI-Hv50k-2016-351825; 5H (165,97 cM): JHI-Hv50k-2016-362931; 6H (24,58 cM): JHI-Hv50k-2016-377584; 6H (63-68 cM): SCRI_RS_152841; 6H (121,68 cM): JHI-Hv50k-2016-432785; 7H (43,84 cM): JHI-Hv50k-2016-462405; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943; 7H (76,29 cM): JHI-Hv50k-2016-489103, JHI-Hv50k-2016-489164, JHI-Hv50k-2016-489205, JHI-Hv50k-2016-489359.
Число зерен в колосе	19	1H, 2H, 3H, 5H, 6H, 7H	1H (59,42 cM): JHI-Hv50k-2016-34218; 1H (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 3H (59,42-60 cM): JHI-Hv50k-2016-186829; 5H (47,72 cM): JHI-Hv50k-2016-302298; 6H (63,46-68 cM): SCRI_RS_152841; 6H (121,68 cM): JHI-Hv50k-2016-432785; 7H (43,84 cM): JHI-Hv50k-2016-462405; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.
Масса зерна с колоса	9	2H, 3H и 6H	2H (149,15 cM): SCRI_RS_8671, SCRI_RS_196748, JHI-Hv50k-2016-147903; 3H (25,5 cM): JHI-Hv50k-2016-160470; 6H (63,5 cM): JHI-Hv50k-2016-407841, SCRI_RS_152841.
Масса 1000 зерен	16	1H, 2H, 4H, 5H и 6H	2H (59,21 cM): JHI-Hv50k-2016-86874 4H (115,23 cM): BOPA2_12_30825.
Содержание белка	2	1H, 7H	1H (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.
Содержание крахмала	9	1H, 2H, 3H, 4H, 6H и 7H	3H (59,42-60 cM): JHI-Hv50k-2016-186829; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.