

## КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ АЛЛЕЛЕЙ ЛОКУСОВ *Amy 1* И *Amy 2* В КУЛЬТУРЕ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ НА ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР

© 2022 г. В. П. Нецветаев<sup>1, \*</sup>, А. А. Поморцев<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Белгородский федеральный аграрный научный центр Российской академии наук, Белгород, 308001 Россия

<sup>2</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

\*e-mail: v.netsvetaev@yandex.ru

\*\*e-mail: pomortsev@vigg.ru

Поступила в редакцию 02.12.2021 г.

После доработки 09.02.2022 г.

Принята к публикации 22.02.2022 г.

Изоферменты альфа-амилазы у ячменя контролируются локусами *Amy 1* и *Amy 2*, расположенными в хромосомах 6 и 1 (=6Н и 7Н) соответственно. Анализ сортов ярового ячменя, возделывавшихся на территории бывшего СССР до 1993 г., показал распространение среди них 11 аллелей по локусу *Amy 1* и четыре аллеля по *Amy 2*. Встречаемость их носила не случайный характер. Наибольшее распространение имели аллели *Amy 1.1* и *Amy 2.1*. Сочетание данных аллелей у сортов составило  $44.6 \pm 2.9\%$ . Следующие по величинам встречаемости были сочетания *Amy 1.5* с *Amy 2.1*, составившие  $10.9 \pm 2.2\%$  и *Amy 1.4* с *Amy 2.1* –  $10.4 \pm 2.1\%$ . Исследовалось распространение аллелей локусов *Amy 1* и *Amy 2* у сортов, районированных по 25 провинциям СССР, отличающихся климатическими характеристиками. Установлено, что аллели *Amy 1.1* и *Amy 1.3* показали положительную связь с повышенными температурами, но отрицательную с влагообеспеченностью. Напротив, аллели *Amy 1.4* и *Amy 1.6* продемонстрировали отрицательную реакцию на высокую температуру, но положительную на влагообеспеченность. Анализ распространения аллелей локуса *Amy 2* показал, что с аридными условиями внешней среды связан аллель *Amy 2.2*. Аллель *Amy 2.1*, наоборот, приурочен к регионам с хорошей влагообеспеченностью и без экстремальных высоких температур. Континентальность не играла значительной роли в распространении аллелей данных локусов. В результате, в направлении с севера на юг встречаемость аллеля *Amy 1.1* увеличивалась. Так, если в северных широтах европейской части она составляла 27–31%, то в степных южных районах частота аллеля *Amy 1.1* увеличивалась до 78–85%. В направлении с запада на восток такой четкой динамики не прослеживалось. Во встречаемости аллеля *Amy 1.2* обнаружена аналогичная картина. Распространение аллеля *Amy 2.1* уменьшалось с севера на юг. Наоборот, частота другого аллеля – *Amy 2.2* в этом направлении среди районированных сортов ярового ячменя увеличивалась с 7–12 до 15–38%. Характерно, что аллель *Amy 1.1* обуславливает устойчивость к повышенным температурным значениям и недостатку влаги, а аллель *Amy 2.1* – способствует положительному ответу на хорошую влагообеспеченность при отсутствии экстремальных высоких температур. Сочетание данных генетических факторов обуславливает наибольшее распространение по территории возделывания ярового ячменя.

**Ключевые слова:** яровой ячмень, изоферменты альфа-амилазы, климатические факторы, частоты аллелей, распространение по регионам.

**DOI:** 10.31857/S0016675822120098

Территория бывшего СССР, составлявшая шестую часть суши, характеризуется значительным разнообразием климатических параметров. В связи с этим, распространение отдельных сортов культурных растений ограничено по территории, оно основано на районировании их по регионам. Зная генетическую структуру каждого сорта, климатические особенности района их возделывания можно оценить динамику распространения тех или иных аллелей локусов, контролирующих от-

дельные ферменты. Это дает возможность определить, какие компоненты климата определяют отбор наследственных вариантов, обуславливающих адаптацию генотипа к условиям внешней среды. Данный подход, реализованный ранее при исследовании бета-амилазы [1] показал, что повышенная активность этого фермента характерна для форм, лучше адаптированных к аридным условиям среды. Характерно, что амилазная активность зависит от типа изоферментов бета-

амилазы и вариантного состава гордеинов [2]. Соответственно, была установлена геногеография распространения аллелей бета-амилазного локуса *Amy 1* в культуре ярового ячменя [3]. Учитывая функциональную близость бета- и альфа-амилаз исследовали характер распространения аллелей альфа-амилазных локусов *Amy 1* и *Amy 2* у ячменя а также значение отдельных климатических показателей как факторов, влияющих на адаптацию к тем или иным условиям среды.

Используя дополненные пшенично-ячменные линии и изофокусирование этого фермента, A.H.D. Brownand и J.V. Jacobsen [4] показали, что за  $\alpha$ -амилазу I ответственна хромосома 1, а за  $\alpha$ -амилазу II – хромосома 6 ячменя. Ранее [5] было установлено положение локуса *Amy 1* на хромосоме 6 ячменя относительно генов *o* и  $x_n$ . На обобщенной генетической карте хромосомы 6Н [6] представлено место ориентации данного локуса к известным генетическим факторам. Последующее исследование [7] уточнило положение локуса *Amy 1* в этой группе сцепления. Он расположен в длинном плече хромосомы 6 на расстоянии  $18.9 \pm 4.9\%$  рекомбинации от гена *sex 1* дистально. Второй локус *Amy 2* ориентирован относительно молекулярных маркеров в длинном плече хромосомы 1 вблизи центромеры [8]. Он показал независимое наследование с локусом *Est 5*, но показал сцепление величиной  $21.9 \pm 8.7\%$  рекомбинации с геном *n* в длинном плече хромосомы 1 [9].

Настоящая работа посвящена исследованию закономерностей распространения аллелей локусов, контролирурующих альфа-амилазу в сортах ячменя, допущенных к использованию на территории бывшего СССР, и роль факторов среды, способствующих закреплению определенных генотипов ярового ячменя на исследуемой территории.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С целью изучения закономерностей распространения аллелей альфа-амилазных локусов исследовали более 200 сортов ярового ячменя, районированных по территории бывшего СССР с 1929 по 1993 гг. В качестве территориальных единиц наблюдения нами были приняты 25 природно-сельскохозяйственных провинций (далее – провинции), входящих в систему природно-сельскохозяйственного районирования территории страны [10]. Природно-сельскохозяйственная провинция представляла собой часть зоны, характеризующейся биологически важными особенностями почвенного покрова, связанными с макроклиматом и его режимом в годовом цикле. Провинции различались величинами гидротермического и пищевого режима почв и по основным агроклиматическим показателям (континентальность климата, тепло- и влагообеспеченность вегетационного периода и т.д.).

нентальность климата, тепло- и влагообеспеченность вегетационного периода и т.д.).

Состав сортов в пределах провинции определяли по каталогам районированных сортов сельскохозяйственных культур Государственной комиссии по сортоиспытанию. Если сорт был районирован в нескольких провинциях, то он учитывался в каждой из них. Частоты рассчитывались из условий: сумма частот всех аллелей одного локуса в провинции равнялась 1. Если сорта имели по одному аллелю, то их количество составляло число наблюдений. Ошибки оценки частот генов определяли в зависимости от того, сколько аллелей имеет исследуемый генетический фактор. Для диаллельного распределения использовали известные формулы, описанные П.Ф. Рокицким [11]. При множественном аллелизме пользовались формулами, предложенными Ч. Ли [12]. Расчет доли вкладов климатических факторов во встречаемость аллелей вычисляли на основе известных статистических зависимостей [13].

Зерно, предназначенное для электрофоретического анализа  $\alpha$ -амилазы, проращивали в темноте при 20°C в течение 5–7 суток. Для экстракции фермента проросшую зерновку освобождали от пленок, помещали в толстостенную стеклянную пробирку, заливали раствором, содержащим 0.2% хлористого кальция с 20%-ной сахарозой и 0.03% бромфенолового синего. После измельчения эндосперма палочкой из стекла или нержавеющей стали, суспензию настаивали 1 ч при комнатной температуре. После центрифугирования надосадочную жидкость использовали для электрофореза. Электрофоретическое разделение  $\alpha$ -амилаз и выявление его изоферментного состава проводили по прописи В.П. Нецветаева [14]. Для инактивации  $\beta$ -амилазы в гель вводили 5 М мочевины. Для оценки сцепления использовали тест  $\chi^2$  [15].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Перечень сортов ярового ячменя и их аллельный состав по локусам *Amy 1* и *Amy 2* представлен в табл. 1. Как видно, среди представленного набора сортов наиболее часто встречались аллели *Amy 1.1* (48.0%) и *Amy 2.1* (86.1%) данных локусов. Характерно, что сочетание этих аллелей также доминировало и составляло 44.6%. Остальные аллели и их сочетания встречались значительно реже. Изоферментный состав альфа-амилазы некоторых сортов ячменя представлен на рис. 1. Обобщенная схема изображения зимотипов, контролируемых локусами *Amy 1* и *Amy 2*, представлена на рис. 2.

Если допустить, что сочетания аллелей локусов *Amy 1* и *Amy 2* носят случайный характер, то встречаемость генотипов, несущих сочетания аллелей *Amy 1.1 Amy 2.1 : Amy 1.1 Amy 2.? : Amy 1.?*

Таблица 1. Встречаемость аллелей локусов *Amy* у ярового ячменя

Сорта	Аллели локусов		Встречаемость, <i>n</i> / <i>%</i>
	<i>Amy</i> 1	<i>Amy</i> 2	
Аг-Арпа, Амурский местн. (6488 СНИИС), Армавирский 593 (к-16856), Белорусский 18, Верхнячский 8 (к-17265), Винер, Викинг, Вятский 6040 (к-15747), Ганна Педигри (к-17046), Деснянский 8, Джорджи, Докучаевский 1 (к-22018), Донецкий 4, Донецкий 591 (к-16067), Донецкий 8, Донецкий 9, Дружба, Енисей, Зефир, Золотой, Кедр, Кинельский 5, Красноярский 80, Красноярский 1, Круглик (к-13031), Крымский 17 (к-14896), Крымский 301 (к-16957), Кубанец (к-16860), Кучесевский (к-16944), Лениноканский 6151, Медикум 46, Медикум 8995, Минский, Московский 121, Московский 3, Надя, Нарын 27, Новоомский, Носовский 9, Нутанс 106, Нутанс 115, Нутанс 187, Нутанс 244, Нутанс 27, Нутанс 3228, Нутанс 45, Нутанс 518, Нутанс 778, Нутанс 8/71, Нутанс 970, Нюрбинский, Одесский 18, Одесский 14, Одесский 69, Одесский 82, Олимпиец, Омский 11464 (к-18033), Омский 13709, Омский 80, Онохойский 566 (к-16626), Паллидум 32, Паллидум 43 (к-11834), Паллидум 45 (к-11856), Полярный 14, Примус 2, Прекоцеус 143 (к-734), Прикумский 14, Прикумский 22, Рассвет, Ростовский 27, Славутич, Спартан 2, Субмедикум 199 (к-16953), Таловский, Торх, Уманский (к-16889), Фаворит, Харьковский 306, Целинный 5, Червонец (Красноярск), Черкасский 240, Черноморец, Algerian, CarlsbergII, DoubletxxxHORDq, Durani, Goldfoil, Hanna, LongGlumes, Manchuria	1	1	90/44.6 ± 3.5
Зерноградский 73, Краснодарский 35, Одесский 36, Одесский 70, Паллидум 394, Первенец (ВСГИ)	1	2	6/2.9 ± 1.2
Оренбургский 35	1	3	1/0.5 ± 0.5
Казанский 6/4 (к-16877), Каскал, Носовский 2 (к-19016), Носовский 6 (к-19828), Одесский 100, Приморский 89, Роланд (ГДР), Сувенир, Темп, Уманский (32-28), Харьковский 70, Цивильский, Черниговский 7	2	1	13/6.4 ± 1.7
Омский 10664 (к-16634)	2	2	1/0.5 ± 0.5
Харьковский 67	2	3	1/0.5 ± 0.5
Белогорский, ДжауБапуст (к-16638), Днепровский 425, Зазерский 85, Комбайнер, Нахчиванданы (к-13248), Невский, Устимовский	3	1	8/4.0 ± 1.4
Донецкий 650, Донецкий 6, Узбекский	3	2	3/1.4 ± 0.8
Одесский 111, Треби (к-11835)	3	3	2/1.0 ± 0.7
Айхал, Ауксиняй III, Ахалтесли местн. (к-17828), Вайрогс (к-16903), Винницкий 3 (к-21784), Ганна Лоосдорфская (к-16483), Дзинтарс (к-16897), Домен, Заларинец, Красноуфимский 95, Лиман (=Ильмен), Майя (к-16904), Малахит, Неван, Неполегающий, Паллидум 18, Приишимский, Север 1, Торос, Isagia, Miina	4	1	21/10.4 ± 2.1
Байшешек, Пирка	4	2	2/1.0 ± 0.7
Отра, Северный, Тамми	4	3	3/1.4 ± 0.8
Ауксиняй II, Вальтицкий (к-17042), Викинг, Винницкий 7, Винницкий 128 (к-21785), Гинтариняй, Данубия Аккермана (к-11885), Дворан, Домен (к-19009), Жодинский 5, Зерноградский 86, Ида, Йыгева (к-18070), Каштички (к-17039), Криничный, Медикум 85, Московский 2, Немчиновский (к-19379), Обской, Триумф, Харьковский 74, Esme	5	1	22/10.9 ± 2.2
Харджау местн. (к-16905)	5	2	1/0.5 ± 0.5
Днепровский 435	5	3	1/0.5 ± 0.5

Таблица 1. Окончание

Сорта	Аллели локусов		Встречаемость, n/%
	<i>Amy 1</i>	<i>Amy 2</i>	
Анталец, Вестник, Грушевский (к-11858), Европеум 353/133, Ильмен, Луч, Отличник 5, Сысольский 95, Тоомас, Vairogs	6	1	10/4.9 ± 1.5
Варде, Приекульский 1	6	2	2/1.0 ± 0.7
Тулунский 283 (к-17030)	6	3	1/0.5 ± 0.5
Агул 2, Безенчукский, Джюгай (к-16928), Нарымчанин, Уссурийский 8 (к-18334), ClubMariout (к-15422)	7	1	6/3.0 ± 1.2
ДжауСафедак (д. 1), ДжауСафедак (д. 10)	7	4	2/1.0 ± 0.7
Боратинский	9	1	1/0.5 ± 0.5
ДжауКабутак (д. 8)	10	4	1/0.5 ± 0.5
ДжауКабутак (д. 12)	11	4	1/0.5 ± 0.5
Агул, Альза, Амурский местн. (к-17033), Одесский 9	12	1	3/1.4 ± 0.8

Таблица 2. Оценка встречаемости сочетаний аллелей локусов *Amy 1* и *Amy 2* среди районированных сортов ярового ячменя

Сочетания аллелей локусов <i>Amy</i> , количество сортов				Выборка	$\chi^2_{1:1:1}$	$\chi^2_L$
<i>Amy 1.1 Amy 2.1</i>	<i>Amy 1.1 Amy 2.?</i>	<i>Amy 1.?</i> <i>Amy 2.1</i>	<i>Amy 1.?</i> <i>Amy 2.?</i>			
90	7	84	21	202	107.82	1.98

*Amy 2.1 : Amy 1. ? Amy 2. ?* должно быть близко к соотношению 1 : 1 : 1. Фактическая численность данных сочетаний составила 90 : 7 : 84 : 21 (табл. 2). Полученные оценки  $\chi^2$  свидетельствует о том, что представленная встречаемость не связана со сцеплением ( $\chi^2_L = 1.98, P > 0.10$ ). Это подтверждает данные по локализации указанных генетических факторов в разных хромосомах. В то же время, представленное значение  $\chi^2_{1:1:1}$  свидетельствует о неслучайном сочетании аллелей в изученных сортах. Следовательно полученная диспропорция в

численности приведенных сочетаний аллелей может быть связана с избирательностью отбора в процессе селекции определенных генотипов.

В связи с этим исследовали распространение выявленных наследственных вариантов альфа-амилазы среди сортов, возделывавшихся на определенной территории. Результаты представлены в табл. 3. Из таблицы видно, что в целом, независимо от зон возделывания, в культуре ярового ячменя наиболее широко распространен аллель *Amy 1.1*. В то же время частота его в разных географических регионах варьировала от 27% (провинции

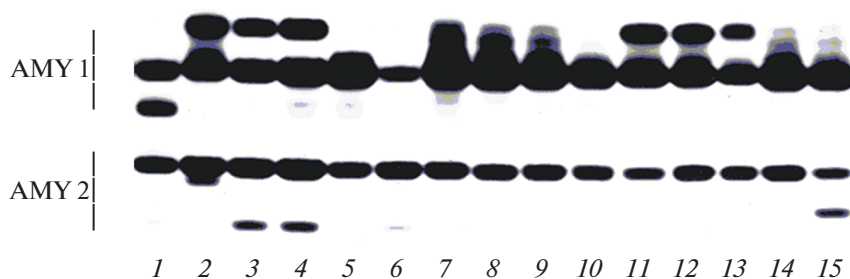


Рис. 1. Зимограммы  $\alpha$ -амилаз отдельных зерен различных образцов ярового ячменя и аллели, контролируемые эти изоферменты: 1 – *Amy 1*, 2 – *Amy 1.9* и *Amy 2.3*, 3 – *Amy 1.5* и *Amy 2.1*, 4 – *Amy 1.5* и *Amy 2.1*, 5 – *Amy 1.7*, 6 – *Amy 1.6* и *Amy 2.1*, 7 – *Amy 1.1*, 8 – *Amy 1.1*, 9 – *Amy 1.1*, 10 – *Amy 1.7*, 11 – *Amy 1.9*, 12 – *Amy 1.9*, 13 – *Amy 1.9*, 14 – *Amy 1.1*, 15 – *Amy 1.1* и *Amy 2.2*.

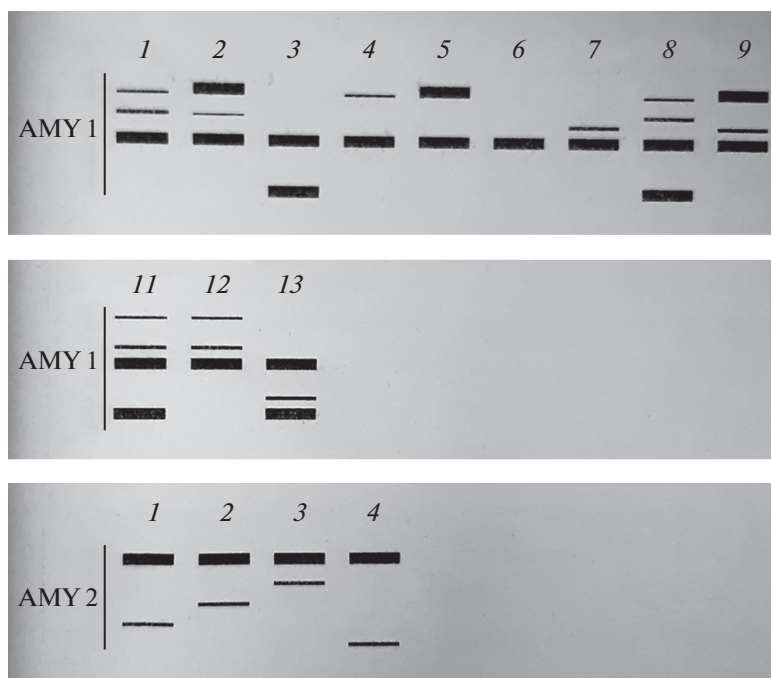


Рис. 2. Схема типов зимограмм альфа-амилазы, выявленных при исследовании ярового ячменя.

4-1 Прибалтийская, 4-7 Дальневосточно-Амуро-Уссурийская) до 100% (провинция 7-3 Заволжская). Различия существенны ( $t = 4.61, p > 0.99$ ). Характерно, что в направлении с севера на юг встречаемость данного аллеля увеличивалась. Так, если в северных широтах европейской части она составляла 27–31%, то в степных южных районах частота аллеля *Amy 1.1* увеличивалась до 78–85% (провинции 7-2 Манычской-Донская, 7-1 Южно-Украинская). Подобная закономерность наблюдалась и в азиатской части рассматриваемой территории. В направлении с запада на восток такой четкой динамики не прослеживалось. В отношении распространения аллеля *Amy 1.2* обнаружена аналогичная картина. Так, в более северных широтах (провинции 4-4 Западно-Сибирская, 4-1 Прибалтийская, 3-1 Европейская) частота фактора *Amy 1.2* выражалась величинами в 0–5%, в то время как в южных регионах (провинции 7-1 Южно-Украинская, 6-2 Предкавказская) встречаемость его колебалась в пределах 15–17%. Оценка климатических параметров, обуславливающих адаптивную ценность указанных аллелей в изученных географических регионах, показана в табл. 4. Как видно, встречаемость аллеля *Amy 1.1* как и *Amy 1.2* не существенно связана с континентальностью климата, то же характерно и для других аллелей данного локуса. В то же время, если частота фактора *Amy 1.1* показала отрицательную корреляцию с влажностью климата, то встречаемость аллеля *Amy 1.2* положительно коррелировала с этим показателем (табл. 4). Характерно, что в

отличие от фактора *Amy 1.1*, на распространение аллеля *Amy 1.2* не влияла температура окружающей среды. Встречаемость аллеля *Amy 1.3* положительно коррелировала с температурой и имела тенденцию к концентрации в южных широтах. Это сходно с реакцией на этот показатель такого фактора как *Amy 1.1*. Влияние других климатических характеристик регионов на отбор в пользу *Amy 1.3* незначителен. Совсем другой была реакция на внешнюю среду носителей аллелей *Amy 1.4* и *Amy 1.6*. Встречаемость их была отрицательно связана с температурой, но показала положительную корреляцию с влажностью климата и имела тенденцию к сосредоточению в северных широтах.

Оценка доли вкладов трех климатических факторов в коэффициент детерминации частот аллелей локуса *Amy 1* представлена в табл. 5.

Представленные данные подтверждают и дополняют результаты табл. 4. Так, распространение аллелей *Amy 1.1* и *Amy 1.4* связано с температурными показателями и влажностью, которые дают близкий, но значимый вклад в вариацию встречаемости этих наследственных факторов. В то же время, динамика частоты аллеля *Amy 1.2* определяется только обеспеченностью влагой. На распространение аллелей *Amy 1.3* и *Amy 1.6* прежде всего влияют температурные условия внешней среды.

По локусу *Amy 2* в культуре ярового ячменя выявлено три аллеля. Наиболее широко распространен аллель *Amy 2.1*, частота которого варьировала от 56% (провинция 8-1 Прикаспийская) до 100%

**Таблица 3.** Встречаемость аллелей локусов *Amy* у ярового ячменя в некоторых природно-сельскохозяйственных провинциях бывшего СССР

Провинция	Изучено возделываемых сортов	Аллель	Встречаемость аллеля, %	
3-1 Европейская – избыточно влажная, недостаточно обеспеченная теплом	21	<i>Amy 1.1</i>	30.9 ± 7.1	
		<i>Amy 1.2</i>	4.8 ± 3.3	
		<i>Amy 1.3</i>	4.8 ± 3.3	
		<i>Amy 1.4</i>	40.4 ± 7.4	
		<i>Amy 1.5</i>	4.8 ± 3.3	
		<i>Amy 1.6</i>	14.3 ± 5.4	
	21	<i>Amy 2.1</i>	76.2 ± 10.6	
		<i>Amy 2.2</i>	11.9 ± 5.2	
		<i>Amy 2.3</i>	11.9 ± 5.2	
	4-1 Прибалтийская – избыточно влажная, ниже среднего обеспеченная теплом	28	<i>Amy 1.1</i>	26.7 ± 5.9
			<i>Amy 1.2</i>	3.6 ± 2.5
			<i>Amy 1.3</i>	12.5 ± 4.4
			<i>Amy 1.4</i>	35.7 ± 6.4
<i>Amy 1.5</i>			5.4 ± 3.0	
<i>Amy 1.6</i>			7.1 ± 3.4	
<i>Amy 1.7</i>			3.6 ± 2.5	
<i>Amy 1.12</i>			3.6 ± 2.5	
<i>Amy 1.13</i>			1.8 ± 1.8	
28		<i>Amy 2.1</i>	89.3 ± 9.4	
		<i>Amy 2.2</i>	7.1 ± 3.5	
		<i>Amy 2.3</i>	3.6 ± 2.5	
4-2 Белорусская – избыточно влажная и влажная, ниже среднего обеспеченная теплом		25	<i>Amy 1.1</i>	46.0 ± 7.0
	<i>Amy 1.2</i>		22.0 ± 5.9	
	<i>Amy 1.3</i>		4.0 ± 2.8	
	<i>Amy 1.4</i>		10.0 ± 4.2	
	<i>Amy 1.5</i>		8.0 ± 3.8	
	<i>Amy 1.7</i>		2.0 ± 2.0	
	<i>Amy 1.9</i>		4.0 ± 2.8	
	<i>Amy 1.12</i>		4.0 ± 2.8	
	25	<i>Amy 2.1</i>	100.0 ± 10.0	
	4-3 Средне-Русская – избыточно влажная, ниже среднего обеспеченная теплом	32	<i>Amy 1.1</i>	29.7 ± 5.8
<i>Amy 1.2</i>			6.3 ± 3.1	
<i>Amy 1.3</i>			6.3 ± 3.1	
<i>Amy 1.4</i>			26.5 ± 5.6	
<i>Amy 1.5</i>			15.6 ± 4.6	
<i>Amy 1.6</i>			12.5 ± 4.2	
<i>Amy 1.12</i>			3.1 ± 2.2	
32		<i>Amy 2.1</i>	85.9 ± 8.9	
		<i>Amy 2.2</i>	10.9 ± 4.1	
		<i>Amy 2.3</i>	3.2 ± 2.3	

Таблица 3. Продолжение

Провинция	Изучено возделываемых сортов	Аллель	Встречаемость аллеля, %	
4-4 Западно-Сибирская – влажная, недостаточно и ниже среднего обеспе- ченная теплом	15	<i>Amy 1.1</i>	60.0 ± 8.9	
		<i>Amy 1.4</i>	13.3 ± 6.2	
		<i>Amy 1.6</i>	20.0 ± 7.3	
		<i>Amy 1.7</i>	6.7 ± 4.6	
	15	<i>Amy 2.1</i>	93.3 ± 12.9	
		<i>Amy 2.2</i>	6.7 ± 4.6	
4-7 Дальневосточно-Амуро-Уссурий- ская – влажная, средне обеспеченная теплом	15	<i>Amy 1.1</i>	26.7 ± 8.1	
		<i>Amy 1.2</i>	20.0 ± 7.3	
		<i>Amy 1.4</i>	26.6 ± 8.1	
		<i>Amy 1.6</i>	6.7 ± 4.6	
		<i>Amy 1.7</i>	13.3 ± 6.2	
		<i>Amy 1.12</i>	6.7 ± 4.6	
	15	<i>Amy 2.1</i>	100.0 ± 12.9	
5-1 Украинская – полувлажная и влажная (зап. часть), средне обеспеченная теплом	32	<i>Amy 1.1</i>	53.1 ± 6.2	
		<i>Amy 1.2</i>	20.3 ± 5.0	
		<i>Amy 1.3</i>	1.6 ± 1.6	
		<i>Amy 1.4</i>	7.8 ± 3.4	
		<i>Amy 1.5</i>	9.4 ± 3.6	
		<i>Amy 1.6</i>	4.7 ± 2.6	
		<i>Amy 1.9</i>	3.1 ± 2.2	
	32	<i>Amy 2.1</i>	100.0 ± 8.8	
	5-2 Средне-Русская – полувлажная и влажная (сев.-зап. часть), средне обеспеченная теплом	40	<i>Amy 1.1</i>	52.5 ± 5.6
			<i>Amy 1.2</i>	21.2 ± 4.6
<i>Amy 1.4</i>			11.2 ± 3.5	
<i>Amy 1.5</i>			6.3 ± 2.7	
<i>Amy 1.6</i>			6.3 ± 2.7	
<i>Amy 1.7</i>			2.5 ± 1.8	
40		<i>Amy 2.1</i>	95.0 ± 7.9	
		<i>Amy 2.2</i>	5.0 ± 2.5	
5-3 Предуральская – полувлажная, ниже среднего и средне обеспеченная теплом	29	<i>Amy 1.1</i>	55.2 ± 6.5	
		<i>Amy 1.2</i>	13.8 ± 4.5	
		<i>Amy 1.4</i>	13.8 ± 4.5	
		<i>Amy 1.5</i>	3.4 ± 2.4	
		<i>Amy 1.6</i>	10.4 ± 4.0	
		<i>Amy 1.7</i>	3.4 ± 2.4	
	29	<i>Amy 2.1</i>	86.2 ± 9.2	
		<i>Amy 2.2</i>	10.3 ± 4.1	
		<i>Amy 2.3</i>	3.5 ± 2.4	

Таблица 3. Продолжение

Провинция	Изучено возделываемых сортов	Аллель	Встречаемость аллеля, %	
5-4 Западно-Сибирская – полувлажная и полузасушливая, ниже среднего обеспеченная теплом	22	<i>Amy 1.1</i>	59.2 ± 7.4	
		<i>Amy 1.2</i>	4.5 ± 3.1	
		<i>Amy 1.4</i>	18.2 ± 5.8	
		<i>Amy 1.5</i>	4.5 ± 3.1	
		<i>Amy 1.6</i>	9.1 ± 4.3	
		<i>Amy 1.7</i>	4.5 ± 3.1	
	22	<i>Amy 2.1</i>	90.9 ± 10.6	
		<i>Amy 2.2</i>	9.1 ± 4.4	
	5-5 Предалтайская – полувлажная и влажная (сев. Восток), ниже среднего обеспеченная теплом	15	<i>Amy 1.1</i>	53.3 ± 9.7
			<i>Amy 1.2</i>	20.0 ± 7.3
			<i>Amy 1.4</i>	13.3 ± 6.2
			<i>Amy 1.5</i>	6.7 ± 4.6
<i>Amy 1.6</i>			6.7 ± 4.6	
15		<i>Amy 2.1</i>	93.3 ± 12.9	
		<i>Amy 2.2</i>	6.7 ± 4.6	
6-1 Украинская – полузасушливая, выше среднего обеспеченная теплом		23	<i>Amy 1.1</i>	69.6 ± 6.8
			<i>Amy 1.2</i>	10.9 ± 4.6
			<i>Amy 1.3</i>	10.9 ± 4.6
	<i>Amy 1.6</i>		4.3 ± 3.0	
	<i>Amy 1.12</i>		4.3 ± 3.0	
	23	<i>Amy 2.1</i>	89.1 ± 10.4	
		<i>Amy 2.2</i>	8.7 ± 4.3	
		<i>Amy 2.3</i>	2.2 ± 2.2	
	6-2 Предкавказская – полузасушливая и полувлажная, выше среднего и повышено обеспеченная теплом	21	<i>Amy 1.1</i>	61.9 ± 7.5
			<i>Amy 1.2</i>	16.7 ± 5.8
<i>Amy 1.3</i>			16.7 ± 5.8	
<i>Amy 1.5</i>			4.7 ± 3.3	
21		<i>Amy 2.1</i>	59.5 ± 9.9	
		<i>Amy 2.2</i>	38.1 ± 8.6	
		<i>Amy 2.3</i>	2.4 ± 2.4	
6-3 Южно-Русская – полузасушливая, средне и выше среднего обеспеченная теплом	26	<i>Amy 1.1</i>	75.0 ± 6.0	
		<i>Amy 1.2</i>	11.5 ± 4.4	
		<i>Amy 1.3</i>	7.7 ± 3.7	
		<i>Amy 1.5</i>	5.8 ± 3.2	
	26	<i>Amy 2.1</i>	75.0 ± 9.5	
		<i>Amy 2.2</i>	23.1 ± 6.3	
		<i>Amy 2.3</i>	1.9 ± 1.9	



Таблица 3. Продолжение

Провинция	Изучено возделываемых сортов	Аллель	Встречаемость аллеля, %
6-4 Заволжская – полужасушливая и засушливая, средне обеспеченная теплом	13	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.7</i>	92.3 ± 19.6 7.7 ± 5.3
	13	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i> <i>Amy 2.3</i>	84.6 ± 13.7 7.7 ± 5.3 7.7 ± 5.3
6-5 Казахская – полужасушливая и засушливая, средне и ниже среднего обеспеченная теплом	19	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.2</i> <i>Amy 1.3</i> <i>Amy 1.4</i> <i>Amy 1.5</i> <i>Amy 1.6</i>	63.1 ± 7.8 15.7 ± 5.9 5.3 ± 3.6 5.3 ± 3.6 5.3 ± 3.6 5.3 ± 3.6
	19	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i> <i>Amy 2.3</i>	73.7 ± 11.1 21.1 ± 7.0 5.2 ± 3.7
6-6 Предалтайская – полужасушливая и засушливая, ниже среднего обеспеченная теплом	14	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.2</i> <i>Amy 1.4</i> <i>Amy 1.5</i> <i>Amy 1.6</i>	50.0 ± 9.5 21.5 ± 7.8 14.3 ± 6.6 7.1 ± 4.9 7.1 ± 4.9
	14	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i>	92.9 ± 13.3 7.1 ± 4.9
6-7 Восточно-Сибирская – полужасушливая и засушливая, ниже среднего обеспеченная теплом	14	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.2</i> <i>Amy 1.4</i>	57.1 ± 9.4 14.3 ± 6.6 28.6 ± 8.5
	14	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i> <i>Amy 2.3</i>	92.8 ± 13.3 3.6 ± 3.6 3.6 ± 3.6
7-1 Южно-Украинская – засушливая, выше среднего и повышенно обеспеченная теплом	13	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.3</i>	84.6 ± 13.7 15.4 ± 7.4
	13	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i>	84.6 ± 13.7 15.4 ± 7.4
7-2 Маньчжоу-Донская – очень засушливая, выше среднего и повышенно обеспеченная теплом	20	<i>Amy 1.1</i> <i>Amy 1.2</i> <i>Amy 1.3</i>	77.5 ± 6.6 7.5 ± 4.2 15.0 ± 5.6
	20	<i>Amy 2.1</i> <i>Amy 2.2</i> <i>Amy 2.3</i>	62.5 ± 10.4 35.0 ± 8.5 2.5 ± 2.5

Таблица 3. Окончание

Провинция	Изучено возделываемых сортов	Аллель	Встречаемость аллеля, %	
7-3 Заволжская – очень засушливая, выше среднего обеспеченная теплом	11	<i>Amy 1.1</i>	100.0 ± 15.1	
	11	<i>Amy 2.1</i>	59.1 ± 13.8	
		<i>Amy 2.2</i>	36.4 ± 11.6	
		<i>Amy 2.3</i>	4.5 ± 4.5	
7-4 Казахстанско-Алтайская – очень засушливая, средне обеспеченная теплом	12	<i>Amy 1.1</i>	66.8 ± 9.6	
		<i>Amy 1.2</i>	8.3 ± 5.6	
		<i>Amy 1.3</i>	8.3 ± 5.6	
		<i>Amy 1.5</i>	8.3 ± 5.6	
		<i>Amy 1.6</i>	8.3 ± 5.6	
	12	<i>Amy 2.1</i>	87.5 ± 14.6	
		<i>Amy 2.2</i>	12.5 ± 7.0	
	8-1 Прикаспийская – полусухая и сухая, выше среднего и повышено обеспеченная теплом	16	<i>Amy 1.1</i>	87.4 ± 5.9
			<i>Amy 1.2</i>	6.3 ± 4.3
			<i>Amy 1.3</i>	6.3 ± 4.3
16		<i>Amy 2.1</i>	56.3 ± 11.2	
		<i>Amy 2.2</i>	40.6 ± 10.1	
		<i>Amy 2.3</i>	3.1 ± 3.1	
8-2 Центрально-Казахстанская – полусухая и сухая, средне и повышено обеспеченная теплом	8	<i>Amy 1.1</i>	75.0 ± 10.8	
		<i>Amy 1.3</i>	12.5 ± 8.3	
		<i>Amy 1.6</i>	12.5 ± 8.3	
	8	<i>Amy 2.1</i>	87.5 ± 17.5	
		<i>Amy 2.2</i>	12.5 ± 8.6	
	10-1 Южно-Казахстанская предгорная – полусухая, выше среднего и повышено обеспеченная теплом	12	<i>Amy 1.1</i>	66.7 ± 9.6
<i>Amy 1.2</i>			16.7 ± 7.6	
<i>Amy 1.3</i>			12.5 ± 6.8	
<i>Amy 1.13</i>			4.1 ± 4.0	
12		<i>Amy 2.1</i>	91.7 ± 14.4	
		<i>Amy 2.2</i>	8.3 ± 5.8	

(провинции 4-2 Белорусская, 5-1 Украинская, Дальневосточно-Амуро-Уссурийская). В направлении с севера на юг наблюдалась тенденция в сторону уменьшения встречаемости данного аллеля (табл. 3). Наоборот, частота другого аллеля – *Amy 2.2*, в этом направлении среди районированных сортов ярового ячменя увеличивалась с 7–12% (провинции 4-4 Западно-Сибирская, 4-1 Прибалтийская, 3-1 Европейская) до 15–38% (провинции 7-1 Южно-Украинская, 7-2 Маньчско-Донская, 6-2 Предкавказская). Частота фактора *Amy 2.3* имела тенденцию к уменьшению с севера на юг в яровой культуре.

С запада на восток частота аллеля *Amy 2.1* уменьшалась, достигая минимальной величины в Прикаспийском регионе (56.3 ± 11.2%). При дальнейшем продвижении на восток фактор *Amy 2.1* имел тенденцию к увеличению встречаемости до 100.0 ± 12.9% в Дальневосточном регионе (табл. 3). Другой аллель – *Amy 2.2*, наоборот, в направлении с запада на восток увеличивал свою частоту среди районированных сортов до 40.6 ± 10.1% в Прикаспийской провинции с последующей динамикой в сторону уменьшения (при дальнейшем продвижении на восток) до 0 (провинция 4-7 Дальневосточно-Амуро-Уссурийская). Аллель

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между частотами встречаемости аллелей локуса *Amy 1* и климатическими показателями региона (25 географических провинций)

Показатель	Аллель	Коэфф. корреляции	Уровень вероятности
Континентальность	<i>Amy 1.1</i>	0.3026	0.8585
	<i>Amy 1.2</i>	0.0641	0.2393
	<i>Amy 1.3</i>	-0.2982	0.8523
	<i>Amy 1.4</i>	-0.1718	0.5884
	<i>Amy 1.6</i>	-0.0914	0.3361
Сумма эффективных температур (>10°C)	<i>Amy 1.1</i>	0.6181	0.9990
	<i>Amy 1.2</i>	0.029	0.0108
	<i>Amy 1.3</i>	0.6064	0.9987
	<i>Amy 1.4</i>	-0.7924	0.9999
	<i>Amy 1.6</i>	-0.7003	0.9998
Среднегодовое количество осадков	<i>Amy 1.1</i>	-0.7979	0.9999
	<i>Amy 1.2</i>	0.3989	0.9518
	<i>Amy 1.3</i>	-0.6064	0.9987
	<i>Amy 1.4</i>	0.5902	0.9981
	<i>Amy 1.6</i>	0.2827	0.8291
# Влагообеспеченность	<i>Amy 1.1</i>	-0.8374	0.9999
	<i>Amy 1.2</i>	0.2025	0.6683
	<i>Amy 1.3</i>	-0.3159	0.8760
	<i>Amy 1.4</i>	0.7722	0.9999
	<i>Amy 1.6</i>	0.5202	0.9923
Средняя температура июля	<i>Amy 1.1</i>	0.7298	0.9999
	<i>Amy 1.2</i>	-0.1210	0.4354
	<i>Amy 1.3</i>	0.5271	0.9932
	<i>Amy 1.4</i>	-0.8519	0.9999
	<i>Amy 1.6</i>	-0.5761	0.9974

# – отношение количества осадков в год к испаряемости.

*Amy 2.3* не обнаружил четкой закономерности в своем распространении.

Оценка климатических параметров, обуславливающих адаптивную ценность аллелей локуса *Amy 2* в изученных географических регионах, показана в табл. 6.

Как видно, встречаемость всех аллелей локуса *Amy 2* не была связана с континентальностью климата. В то же время, распространение аллеля *Amy 2.1* отрицательно корректировало с температурой, но положительно с влагообеспеченностью. Напротив, встречаемость фактора *Amy 2.2* показала положительную связь с температурными параметрами среды и отрицательную с количеством осадков и влагообеспеченностью региона. Распространение аллеля *Amy 2.3* не было сопряжено

с изученными климатическими характеристиками данной территории.

Доли вклада трех климатических факторов в формировании успешной адаптации аллелей локуса *Amy 2* к агро-климатическим условиям территории показаны в табл. 7. Как видно, распространению аллеля *Amy 2.1* в наибольшей степени способствует влажность климата, температура имеет меньшую значимость в адаптации к внешним условиям среды. Континентальность климата занимает третье место по влиянию на распространение этого генетического фактора. Характерно, что температурные параметры имеют первостепенное значение для распространения другого аллеля – *Amy 2.2*. Влажность в данном случае играла вторичную роль. Континентальность климата не

**Таблица 5.** Доля вкладов трех климатических факторов в коэффициент детерминации частот аллелей локуса *Amy 1*, обусловленный этими факторами (25 географических провинций)

Аллель	Коэффициент детерминации	Фактическое значение <i>F</i>	Уровень значимости	Климатические показатели	Доля вклада, %
<i>Amy 1.1</i>	0.9699	258.36	>0.9999	Континентальность	11.5
				Сумма эффективных <i>t°</i>	47.5
				Среднегод. кол-во осадков	41.0
Критерий оценки значимости доли вкладов					1.3
<i>Amy 1.2</i>	0.6919	18.63	>0.9999	Континентальность	2.9
				Сумма эффективных <i>t°</i>	0.0
				Среднегод. кол-во осадков	97.1
Критерий оценки значимости доли вкладов					16.2
<i>Amy 1.3</i>	0.6914	18.59	>0.9999	Континентальность	17.6
				Сумма эффективных <i>t°</i>	80.1
				Среднегод. кол-во осадков	2.3
Критерий оценки значимости доли вкладов					16.2
<i>Amy 1.4</i>	0.7856	29.99	>0.9999	Континентальность	4.8
				Сумма эффективных <i>t°</i>	48.5
				Среднегод. кол-во осадков	46.7
Критерий оценки значимости доли вкладов					10.6
<i>Amy 1.6</i>	0.6195	13.69	>0.9999	Континентальность	6.3
				Сумма эффективных <i>t°</i>	66.8
				Среднегод. кол-во осадков	26.9
Критерий оценки значимости доли вкладов					21.1

оказала влияния на встречаемость этого генетического фактора. Его вклад в детерминацию распространения аллеля *Amy 2.3* оказался несущественным.

Таким образом, распространение аллелей локусов, контролируемых изоферментный состав альфа-амилазы в культуре ярового ячменя носит не случайный характер. Основными климатическими факторами, определяющими адаптивность генотипов ярового ячменя по этому ферменту, являются температура и влагообеспеченность региона. Аллели *Amy 1.1* и *Amy 1.3* показали положительную связь с повышенными температурами, но отрицательную с влагообеспеченностью. Напротив, аллели *Amy 1.4* и *Amy 1.6* продемонстрировали отрицательную реакцию на высокую температуру, но положительную на влагообеспеченность. Анализ реакции распространения аллелей локуса *Amy 2* показал, что с аридными условиями внешней среды связан аллель *Amy 2.2*. Аллель *Amy 2.1*, наоборот, приурочен к регионам с хорошей влагообеспеченностью и без экстремальных высоких температур.

Исходя из полученных данных можно ожидать, что генотипы *Amy 1.1*; *2.2* должны быть распространены в наиболее аридных условиях среды. В то же время, генотипы с таким сочетанием аллелей составили лишь 2.9% (6 сортов, табл. 1). Альтернативное сочетание этих генетических факторов, *Amy 1.2*; *2.1*, встретилось у 6.4% сортов (табл. 1). Следовательно, крайние варианты наследственности для адаптации к внешним условиям среды менее предпочтительны, чем “компромиссные”. Так, наиболее часто встречались генотипы *Amy 1.1*; *2.1*, частота которых среди районированных сортов ярового ячменя составила 44.6% (табл. 1). В данном случае, аллель *Amy 1.1* обуславливает устойчивость к повышенным температурам и недостатку влаги, а аллель *Amy 2.1* способствует положительному ответу на хорошую влагообеспеченность и при отсутствии экстремально высоких температур. Полученные данные можно использовать и учитывать при планировании гибридизации ярового ячменя в процессе селекции.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

**Таблица 6.** Коэффициенты корреляции между частотами аллелей локуса *Amy 2* и климатическими показателями региона (25 географических провинций)

Климатический показатель	Аллель	Коэффициент корреляции	Уровень вероятности
Показатель континентальности	<i>Amy 2.1</i>	-0.0710	0.2640
	<i>Amy 2.2</i>	0.1152	0.4164
	<i>Amy 2.3</i>	-0.1580	0.5494
Сумма эффективных температур (>10°C)	<i>Amy 2.1</i>	-0.3824	0.9408
	<i>Amy 2.2</i>	0.4783	0.9844
	<i>Amy 2.3</i>	-0.2635	0.7968
Среднегодовое количество осадков	<i>Amy 2.1</i>	0.3874	0.9443
	<i>Amy 2.2</i>	-0.4168	0.9618
	<i>Amy 2.3</i>	-0.0131	0.0495
# Влагообеспеченность	<i>Amy 2.1</i>	0.4278	0.9671
	<i>Amy 2.2</i>	-0.4962	0.9884
	<i>Amy 2.3</i>	0.1340	0.4768
Средняя температура июля	<i>Amy 2.1</i>	-0.4501	0.9760
	<i>Amy 2.2</i>	0.5506	0.9957
	<i>Amy 2.3</i>	-0.2590	0.7888

# – отношение количества осадков в год к испаряемости.

**Таблица 7.** Доля вкладов трех климатических факторов в коэффициент детерминации частот аллелей локуса *Amy 1*, обусловленный этими факторами (25 географических провинций)

Аллель	Коэффициент детерминации	Фактическое значение <i>F</i>	Уровень значимости	Климатические показатели	Доля вклада, %
<i>Amy 2.1</i>	0.9717	176.38	>0.9999	Континентальность	9.6
				Сумма эффективных <i>t°</i>	15.6
				Среднегод. кол-во осадков	74.8
Критерий оценки значимости доли вкладов					1.3
<i>Amy 2.2</i>	0.6690	16.83	>0.9999	Континентальность	1.1
				Сумма эффективных <i>t°</i>	62.5
				Среднегод. кол-во осадков	36.4
Критерий оценки значимости доли вкладов					17.7
<i>Amy 2.3</i>	0.2930	3.98	=0.7070	Континентальность	58.5
				Сумма эффективных <i>t°</i>	35.7
				Среднегод. кол-во осадков	5.8
Критерий оценки значимости доли вкладов					57.0

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahokas H., Naskali L.* Geographic variation of  $\alpha$ -amylase,  $\beta$ -amylase,  $\beta$ -glucanase, pullulanase and chitinase activity in germinating *H. spontaneum* barley from Israel and Jordan // *Genetica*. 1990. V. 82. P. 73–80.
- Чапля А.Э., Нецветов В.П.* Зв'язок генотипічної мінливості бета-амілазного локусу *Bmy 1* та кількісних ознак продуктивності і пивоварності ярого ячменю (*Hordeum vulgare*) // *Доповіди Національної академії наук України*. 1999. № 10. С. 196–203.
- Нецветов В.П., Поморцев А.А., Чапля А.Е.* Селективная ценность и геогеография аллелей бета-амилазного локуса *Bmy 1* у ячменя // *Генетика*. 2000. Т. 36. № 1. С. 62–70.
- Brown A.H.D., Jacobsen J.V.* Genetic basis and natural variation of  $\alpha$ -amylase isozymes in barley // *Genet. Res. Camb.* 1982. V. 40. P. 315–324.

5. *Nielsen G., Frydenberg O.* Linkage between the loci *Amy 1* ( $\alpha$ -amylase), *o* (orange lemma) and  $x_n$  (xantha seedling) // *Barley Genet. Newslwttter.* 1974. V. 4. P. 53–54. (Матер. 2-й Междунар. научно-прак. конф. 24–26 сентября 2007 г.). Белгород, 2007. С. 226–233.
6. *Sogaard B., von Wettstein-Knowles P.* Barley: Genes and chromosomes // *Carlsberg Res. Communication.* 1987. V. 52. № 2. P. 123–196.
7. *Нецветаев В.П.* Анализ сцепления генов, контролирующих качественные признаки растений ячменя на хромосоме 6 // *Генетика.* 2021. Т. 57. № 2. С. 179–184. <https://doi.org/10.31857/S0016675821020077>
8. *Kleinhofs A., Kilian A., Kudrna D.* The NABGMP Step-toe  $\times$  Morex mapping progress report // *Barley Genet. Newslwttter.* 1993. V. 23. P. 79–83.
9. *Нецветаев В.П., Нецветаева О.В.* Генетический контроль альфа-амилазы у ячменя / Актуальные пробл. бот. и методики преподавания биологии
10. Природно-сельскохозяйственное районирование земельного фонда СССР / Под ред. Егорова В.В. М.: Колос, 1975. 62 с.
11. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйшая школа, 1974. 442 с.
12. *Ли Ч.* Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
13. *Корн Г., Корн Т.* Справочник по матем. для науч. работников и инженеров. М.: Наука, 1968. 720 с.
14. *Нецветаев В.П.* Расположение  $\beta$ -амилазного локуса (*Bmy 1*) в хромосоме 4 ячменя // *Цитол. и генетика.* 1993. Т. 27. № 5. С. 74–78.
15. *Persson G.* An attempt to find suitable genetic markers for dense ear loci in barley I // *Hereditas.* 1969. V. 62. № 3. P. 25–96.

## Climatic Factors and Allele Distribution of Locus *Amy 1* and *Amy 2* in the Varieties of Spring Barley in the Territory of the Former USSR

V. P. Netsvetaev<sup>a, \*</sup> and A. A. Pomortsev<sup>b, \*\*</sup>

<sup>a</sup>*Belgorod Federal Agrarian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Belgorod, 308001 Russia*

<sup>b</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

\*e-mail: [v.netsvetaev@yandex.ru](mailto:v.netsvetaev@yandex.ru)

\*\*e-mail: [pomortsev@vigg.ru](mailto:pomortsev@vigg.ru)

The alpha-amylase isozymes in barley are controlled by the *Amy 1* and *Amy 2* loci located on chromosomes 6 and 1 (=6H and 7H), respectively. Analysis of spring barley varieties cultivated in the territory of the former USSR until 1993 showed the distribution among them of 11 alleles at the *Amy 1* locus and 4 alleles for another factor – *Amy 2*. Their occurrence was not accidental. The most prevalent alleles were *Amy 1.1* and *Amy 2.1*. The combination of these alleles in varieties was  $44.6 \pm 2.9\%$ . The next most common were combinations of *Amy 1.5* with *Amy 2.1*, which amounted to  $10.9 \pm 2.2\%$  and *Amy 1.4* with *Amy 2.1* –  $10.4 \pm 2.1\%$ . The allele distribution of the *Amy 1* and *Amy 2* loci in varieties zoned in 25 provinces of the USSR, differing in climatic characteristics, was studied. It was found that the alleles *Amy 1.1* and *Amy 1.3* showed a positive relationship with hot temperatures, but negative with well moisture. In contrast, the alleles *Amy 1.4*, and *Amy 1.6* showed negative response to heat, but positive to moisture availability. Analysis of the distribution reaction of alleles of another locus *Amy 2* showed that the *Amy 2.2* allele is associated with arid environmental conditions. Allele *Amy 2.1*, on the contrary, is confined to regions with good moisture supply and without extreme high temperatures. Continentality did not play a significant role in the distribution of alleles of these loci. As a result, in the direction from North to South, the occurrence of the *Amy 1.1* allele increased. So, if in the northern latitudes of the European part it was 27–31%, then in the southern steppe regions the frequency of the *Amy 1.1* allele increased to 78–85%. No such clear dynamics was traced in the direction from West to East. A similar pattern was found in the occurrence of the *Amy 1.2* allele. With regard to the distribution of the *Amy 2.1* allele in the direction from North to South, a tendency towards a decrease in the occurrence of this hereditary factor was observed. On the contrary, the frequency of another allele, *Amy 2.2*, in this direction among the zoned varieties of spring barley increased from 7–12 to 15–38%. Characteristically, the *Amy 1.1* allele causes resistance to high temperature values and a lack of moisture, while the *Amy 2.1* allele, from another locus, contributes to a positive response to good moisture availability in the absence of extreme high temperatures. The combination of these genetic factors determines its greatest distribution over the territory of spring barley cultivation.

**Keywords:** spring barley, alpha-amylase isozymes, climatic factors, allele frequencies, regional distribution.