

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
Bioloģijas fakultāte



**IEVA MEŽAKA**

**Videi draudzīgā un bioloģiskā lauksaimniecībā vasaras miežiem  
(*Hordeum vulgare* L.) nozīmīgu pazīmju ģenētiskā kartēšana**

PROMOCIJAS DARBS

Doktora grāda iegūšanai bioloģijas nozarē

Apakšnozare: augu fizioloģija

Rīga, 2018

Promocijas darbs izstrādāts Agrosursu un ekonomikas institūtā laika posmā no 2007. gada līdz 2017. gadam

2007. - 2009. gadā darbs realizēts ar Valsts Pētījumu programmas atbalstu projektam “*Latvijas laukaugu sugu daudzveidības izvērtējums un selekcijas optimizācija, pielietojot modernās biotehnoloģijas metodes*”.

2009.-2012. gadā darbs realizēts ar Eiropas Sociālā fonda atbalstu projektam „*Videi draudzīgu un ilgtspējīgu laukaugu šķirņu selekcijas tehnoloģiju izstrāde, pilnveidošana un ieviešana praksē*” (projekts Nr. 2009/0218/1DP/1.1.1.2.0/09/APIA/VIAA/099).



Agrosursu un  
ekonomikas  
institūts



ESF  
EIROPAS SOCIĀLAIS  
FONDS



EIROPAS SAVIENĪBA

IEGULDĪJUMS TAVĀ NĀKOTNĒ

Darbs sastāv no četrām nodaļām un literatūras saraksta.

Darba forma: disertācija bioloģijas nozarē, augu fizioloģijas apakšnozarē.

Darba zinātniskais vadītājs: *Asoc. prof., Dr. biol. Nils Rostoks, Latvijas Universitāte*

Darba recenzenti:

- 1) *Prof., Dr. hab. biol. Īzaks Rašals, Latvijas Universitāte*
- 2) *Asoc. prof., Dr. biol. Inese Kokina, Daugavpils Universitāte*
- 3) *PhD, vad. pētn., Gunārs Lācis, Dārzkopības institūts*

Promocijas darba aizstāvēšana notiks Latvijas Universitātes bioloģijas nozares promocijas padomes atklātā sēdē 2018. gada 28. februārī, plkst. 14:30 Jelgavas ielā 1, 501. telpā.

Ar promocijas darbu un tā kopsavilkumu var iepazīties Latvijas Universitātes Bibliotēkā Rīgā, Raiņa bulvārī 19.

LU bioloģijas zinātņu nozares promocijas padomes

priekšsēdētājs: *prof., dr. hab. biol. Ģederts Ieviņš*

sekretāre: *Daina Eze*

© Latvijas Universitāte, 2018

© Ieva Mežaka, 2018

## Kopsavilkums

Divdesmit pirmā gadsimta izaicinājums augu zinātnē ir nodrošināt pasaulē pieaugošo cilvēku populāciju ar pārtiku apstākļos, kad samazinās lauksaimniecībā izmantojamo zemju kopplatība, to apsaimniekošanā jāņem vērā ilgtspējība, un klimata izmaiņu kontekstā jāreāģinās ar grūti prognozējamiem meteoroloģiskiem apstākļiem. Izmantojot jaunākos zinātnes sasniegumus, jāveido šķirnes, kas ir augstražīgas, saglabā augstas ražas īpašības mainīgos apstākļos, ir izturīgas pret slimībām, ar augstu kvalitāti un piemērotas noteiktiem agroklimatiskajiem apstākļiem. Mieži ir ceturtnā visbiežāk audzētā graudaugu kultūra pasaulē, Latvijā ieņemot otro vietu. Eiropā un Latvijā arvien pieaug sabiedrības pieprasījums pēc bioloģiskos apstākļos audzētas pārtikas un sabiedrības spiediens strādāt videi draudzīgi arī konvencionālos apstākļos. Atbildot uz pieprasījumu, miežu selekcijas programmas ir paplašinātas, iekļaujot mērķi izveidot šķirnes, kas ir piemērotas bioloģiskiem audzēšanas apstākļiem. Selekcijas pamatā ir zināšanas par augu pazīmju veidojošiem faktoriem: augu fizioloģiju un ģenētiku.

Promocijas darbā ar asociāciju kartēšanu un kvantitatīvo pazīmju lokusu (QTL) kartēšanu meklēti videi draudzīgā un bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgas pazīmes nosakošie gēni. Izveidotas un fenotipētas piecas rekombinanto imbredu līniju (RIL) populācijas, savukārt asociāciju kartēšana veikta divās populācijās – vienai videi draudzīgā lauksaimniecībā nozīmīgas pazīmes Latvijas miežu populācijā (pop\_LV) fenotipētas 2007. – 2009. gadā Stendē un Priekuļos, otrai bioloģiskā saimniekošanas sistēmā nozīmīgas pazīmes fenotipētas 2010. – 2012. gadā Priekuļos gan bioloģiskos, gan konvencionālos audzēšanas apstākļos (pop\_bio).

Populācijā pop\_LV tika identificēti ar beta-glikānu saturu graudos asociēti marķieri, kuri atrodas uz 7H hromosomas BIN 7 - genoma rajonā, kurā atrodas *nud* gēns, kas nosaka kailgraudu fenotipu.

Asociāciju kartēšanas populācijā pop\_bio astoņpadsmit pazīmēm tika atrasti 136 QTL, no kuriem 48 atradās reģionos, kur iepriekš atrasti QTL, bet pārējie norādīja uz jauniem genoma rajoniem, kas saistīti ar bioloģiskajā lauksaimniecībā būtiskām pazīmēm. Lai atrastos QTL varētu izmantot miežu selekcijā, balstoties uz molekulāro marķieru informāciju, tos nepieciešams apstiprināt ar citām kartēšanas metodēm. Promocijas darbā izstrādātās metodes un iegūtie kartēšanas rezultāti ir pielietojami miežu selekcijā bioloģiskajai lauksaimniecībai Latvijā.

## Abstract

Plant science in the 21st century is faced with a challenge to feed the growing human population while area of agricultural land is diminishing therefore use of arable land need to be sustainable and unpredictable weather conditions due to climate change need to be taken in account. Novel scientific discoveries must be implemented in creation of new varieties - not only high-yielding, but also maintaining high yields in fluctuating environmental conditions, resistant to abiotic and biotic stresses, high-quality. Barley is the fourth most cultivated grain species in the World, second in Latvia. Demand for organic produce increases together with pressure from society to manage agricultural land in environmentally friendly way in conventional farming in Latvia and the rest of Europe. In response barley breeding programs have included aim to create varieties for organic farming systems. Breeding relies on knowledge of physiological and genetical basis of plant traits.

Promotion paper includes genome-wide association study (GWAS) and quantitative trait loci mapping of barley traits important in environmentally friendly and organic farming. Five recombinant inbred lines have been created and phenotyped. Two populations were subjected to GWAS analysis - one consisting of Latvian origin barley was phenotyped in Stende and Priekuļi from 2007 to 2009 for barley traits important for environmentally friendly farming (population pop\_LV), other – in Priekuļi in organic and conventional farming system from 2010 – 2012 for barley traits important for organic farming (population pop\_BIO).

GWAS in population pop\_LV detected marker associated to beta-glucan content in grain locating on 7H chromosome BIN7. In the same region *nud* gene determining naked phenotype has been found previously. Detected QTLs need to be verified by other genetical mapping methods or studies.

Methods developed in thesis and results obtain by genetical mapping can be applied in barely breeding for organic and environmentally friendly farming in Latvia.

# Saturs

SAĪSINĀJUMI .....	7
IEVADS .....	8
1. LITERATŪRAS APSKATS .....	12
1.1. Miežu taksonomija un domestifikācija.....	12
1.2. Miežu ražošana un izmantošana.....	13
1.3. Molekulārie marķieri.....	13
1.3.1. RFLP .....	14
1.3.2. RAPD.....	14
1.3.3. AFLP.....	14
1.3.4. SSR .....	15
1.3.5. SNP .....	15
1.4. Molekulāro marķieru pielietojanas iespējas laukaugu selekcijā.....	16
1.5. Iedzimstamība .....	19
1.6. Kvantitatīvas un kvalitatīvas pazīmes .....	20
1.7. Kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšana .....	21
1.8. Asociāciju kartēšana un populāciju struktūra.....	22
1.8.1. Nelīdzsvarotā saistība .....	22
1.8.2. Populāciju struktūra.....	24
1.9. Latvijas miežu selekcijā nozīmīgas pazīmes.....	24
1.9.1. Ar barības vielu uzņemšanas un izmantošanas efektivitāti saistītas pazīmes.....	25
1.9.2. Izturība pret abiotisko stresu.....	28
1.9.3. Graudu kvalitātes rādītāji.....	29
1.9.4. Izturība pret slimībām.....	31
1.9.5. Pazīmes, kas saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm.....	33
1.10. Miežiem nozīmīgu pazīmju kartēšanas iespējamība bioloģiskos saimniekošanas apstākļos.....	37
2. METODIKA .....	38
2.1. Izmantotais augu materiāls.....	38
2.1.1. Augu materiāls metodes “graudu sadīgšanas vārpās” izveidošanai .....	38
2.1.2. Piemērotākās metodes izturībai pret vārpu fuzariozi izvērtēšanai .....	38
2.1.3. Rekombinantās imbredās līnijas .....	38
2.1.4. Latvijas miežu kartēšanas populācija .....	39
2.1.5. Bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartēšanas populācija.....	39
2.2. Lauka pētījumi.....	39
2.3. Lauka izmēģinājuma vietu meteoroloģiskais raksturojums .....	41
2.4. Vārpu fuzariozes izturības noteikšanas metodiku salīdzinājums .....	44

2.4.1.	Inokulācijai izmantotais materiāls un inokulācijas metodes .....	44
2.5.	Graudu sadīgšanas vārpās metodiku salīdzinājums .....	45
2.6.	RIL populāciju izveide un fenotipēšana .....	46
2.7.	Asociāciju kartēšanas populāciju fenotipēšana .....	48
2.7.1.	Pazīmes saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm .....	48
2.7.2.	Pazīmes saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm un barības vielu izmantošanas efektivitāti.....	49
2.7.3.	Izturība pret abiotisko stresu.....	49
2.7.4.	Pazīmes saistītas ar barības vielu izmantošanas efektivitāti.....	49
2.7.5.	Slimību izturība .....	49
2.8.	Genotipēšana .....	50
2.9.	Statistiskās analīzes .....	50
2.9.1.	Pazīmes “graudu sadīgšana vārpās” piemērotākās metodes izvēlei.....	50
2.9.2.	Piemērotākās metodes izturībai pret vārpu fuzariozi izvērtēšanai .....	50
2.9.3.	QTL kartēšana RIL populācijās.....	50
2.9.4.	Statistiskās analīzes populācijas pop_LV fenotipiskās daudzveidības analīzei .....	51
2.9.5.	Statistiskās analīzes populācijas pop_BIO fenotipiskās daudzveidības analīzei.....	51
2.9.6.	Asociāciju kartēšana .....	51
3.	REZULTĀTI .....	53
3.1.	Metodikas izstrāde graudu sadīgšanas vārpās novērtēšanai.....	53
3.2.	Vārpu fuzariozes izturības izvērtēšanas metožu salīdzinājums .....	55
3.2.1.	Nogriezto vārpu metode .....	55
3.2.2.	Inokulācija lauka apstākļos.....	56
3.2.3.	Nogriezto vārpu metodes un inokulācijas lauka apstākļos salīdzinājums .....	58
3.3.	Sadīgšanas vārpās novērtējums RIL populācijām.....	60
3.4.	Vārpu fuzariozes izturības novērtējums RIL populācijām.....	62
3.5.	Beta-glikānu satura graudos novērtējums RIL populācijās.....	64
3.6.	Agromisko pazīmju mainība Latvijas miežu asociāciju kartēšanas populācijā .....	66
3.7.	Beta-glikānu satura graudos kartēšana Latvijas miežu kartēšanas populācijā .....	71
3.8.	Asociāciju kartēšana populācijā bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartēšanai.....	75
3.8.1.	Fenotipiskais novērtējums .....	75
3.8.2.	Nelīdzsvarotā saistība un populācijas struktūra.....	82
3.8.3.	Asociāciju kartēšana .....	83
4.	DISKUSIJA .....	86
4.1.	Graudu sadīgšanas vārpās novērtēšanas metodikas izstrāde.....	86
4.2.	Piemērotākās metodes vārpu fuzariozes izturības izvērtēšanai.....	86

4.3. RIL populāciju izvērtējums .....	87
4.4. Agronomisko pazīmju mainība Latvijas miežu kartēšanas populācijā .....	89
4.5. Beta-glikānu satura kartēšana Latvijas miežu kartēšanas populācijā.....	90
4.6. Asociāciju kartēšana populācijā bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu paraugu kartēšanai.....	91
5. SECINĀJUMI.....	97
6. TĒZES AIZSTĀVĒŠANAI .....	98
PATEICĪBAS .....	99
LITERATŪRA .....	100
PIELIKUMI.....	123

## Saīsinājumi

AREI	Agroresursu un ekonomikas institūts
AFLP	amplificētu fragmentu garuma polimorfisms
AUDPC	laukums zem slimības progresēšanas līknes
BC	atkrustotas līnijas
CHR	hromosoma
DH	dubultotie haploīdi
DNS	dezoksiribonukleīnskābe
DON	deoksinivalenols
EST	ekspresēto gēnu sekvences
GLM	vispārējais lineārais modelis
GWAS	asociāciju kartēšana
LD	nelīdzsvarotā saistība
MAF	minorās alēles frekvence
MLM	jaukts lineārais modelis
NILs	gandrīz izogēnās līnijas
PCR	polimerāzes ķēdes reakcija
POP_LV	Latvijas miežu kartēšanas populācija
POP_BIO	Bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartēšanas populācija
QTL	kvantitatīvo pazīmju lokuss
RAPD	nejauši amplificēti polimorfi DNS marķieri
RFLP	restrikcijas fragmentu garuma polimorfisms
RIL	rekombinantās inbredās līnijas
SNP	viena nukleotīda polimorfisms
SSR	īsi sekvences atkārtojumi, mikrosatelīti
VPLSI	Valsts Priekuļu laukaugu selekcijas institūts
VSGSI	Valsts Stendes graudaugu selekcijas institūts
ZDK	Graudaugu augšanas fāze pēc (Zadoks et al., 1974)



## levads

Mūsdienu lauksaimniecībai tiek izvirzīta prasība nodrošināt augošo pasaules populāciju ar pietiekamu pārtikas daudzumu, lai gan šo mērķi apdraud klimata izmaiņas un lauksaimniecības zemju platības samazināšanās un tās izmantošana enerģētisko kultūru ražošanai. Viens no iespējamiem risinājumiem lauksaimniecības augu ražu uzlabošanai ir tādu jaunu šķirņu veidošana, kas ir izturīgas pret dažādiem biotiskajiem un abiotiskajiem stresiem. Mūsdienu sasniegumi augu ģenētikā un genomikā ļauj paātrināt tradicionālo selekciju un mērķtiecīgi radīt jaunas šķirnes ar precīzi definētām īpašībām. Fundamentālie pētījumi ir ļāvuši identificēt gēnus, kas atbildīgi par daudzām lauksaimniecībā nozīmīgām pazīmēm. Lielākie sasniegumi līdz šim ir bijuši vienkārši iedzimstošu pazīmju raksturošanā, piemēram, biotiskā un abiotiskā stresa izturībā, kā arī atsevišķām morfoloģiskām pazīmēm ar vienkāršu iedzimstamību. Savukārt kvantitatīvās pazīmes nosakošie gēni, it īpaši bioloģiskās lauksaimniecības jomā, ir salīdzinoši maz pētīti. Lielākā daļa selekcijā izmantoto marķieru ir atrasti no diviem vecākaugiem veidotos krustojumos un nav pielietojami plašākam šķirņu lokam, kas svarīgi selekcijas darbā. Lai paātrinātu un uzlabotu selekcijas darbu, nepieciešams atrast dezoksiribonukleīnskābes (DNS) apgabalus, kas saistīti ar lauksaimniecības augiem svarīgām pazīmēm, tai skaitā pazīmēm, kurām raksturīga kompleksa, no daudziem gēniem atkarīga iedzimtība. DNS apgabalos esošās mutācijas potenciāli varētu izmantot DNS marķieru izveidošanā, kas varētu tikt izmantoti selekcijā vērtīgu genotipu izlasei.

**Darba mērķis:** kartēt videi draudzīgā un bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgas miežu pazīmes, izmantojot asociāciju kartēšanu un kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšanu.

### **Darba uzdevumi:**

1. Raksturot Latvijas agroklīmatiskajiem apstākļiem piemērotu šķirņu un selekcijas līniju ražu, stabilitāti, izturību pret biotisko un abiotisko stresu dažādās audzēšanas vietās un gados, nodrošinot lauksaimniekiem iegūt informāciju par labāko genotipu saimnieciskajām īpašībām un ļaujot apstiprināt perspektīvo selekcijas līniju piemērotību reģistrēšanai;
2. Ar asociāciju kartēšanas metodi identificēt bioloģiskos audzēšanas apstākļos nozīmīgu pazīmju nosakošos genoma reģionus;
3. Pārbaudīt, vai bioloģiskos un konvencionālos apstākļos atšķiras pazīmes nosakošie QTL;
4. Apstiprināt iepriekš ar asociāciju kartēšanu vai kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšanu identificētos QTL videi draudzīgā un bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgām pazīmēm;

5. Ar asociāciju kartēšanas metodi identificēt videi draudzīgā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju nosakošos genoma reģionus Latvijas miežu genotipu populācijā;
6. Izstrādāt piemērotāko metodi graudu sadīgšanas vārpās izvērtēšanai laboratorijas apstākļos selekcijas vajadzībām, salīdzinot laboratorijā iegūtos rezultātus ar lauka apstākļos iegūtiem rezultātiem;
7. Izvērtēt nogrieztu vārpu un inokulācijas metožu piemērotību vārpu fuzariozes izturības fenotipēšanai;
8. Noskaidrot, vai inokulācijai dažādos sējumu veidos (sējumi rindās vai sējumi lauciņos) ir ietekme uz fuzariozes attīstību.

### **Zinātniskā novitāte**

Pētījuma rezultātā pirmo reizi:

- ar asociatīvo kartēšanas metodi meklēta Latvijas miežu selekcijas programmās nozīmīgu miežu pazīmju saistība ar SNP marķieriem. Pētījums papildinās jau zināmās pazīmju-marķiera asociācijas citās kartēšanas populācijās;
- ar asociatīvo kartēšanas metodi kartētas bioloģiskajai lauksaimniecībai nozīmīgas miežu pazīmes, fenotipējot bioloģiskos audzēšanas apstākļos;
- meklētas Latvijas klimatiskajos apstākļos piemērotākās metodes vārpu fuzariozes izturības novērtēšanai miežiem;
- pārbaudīta graudu sadīgšanas vārpās izturības pārbaudes laboratorijas apstākļos novērtēšanai selekcijā miežiem;
- izveidotas rekombinanto imbredu līniju populācijas Latvijas miežu selekcijas procesā nozīmīgu pazīmju kartēšanai.

### **Promocijas darba aprobācija**

#### **Zinātniskās publikācijas**

Mežaka I., Legzdina L., Waugh R., Close T.J., Rostoks N. 2012. Genetic diversity in Latvian spring barley association mapping population. In: C. Li, G. Zhang, X. Liu (eds.) *Advances in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*, Springer, 17-23.

Mežaka I., Bleidere M., Legzdiņa L., Rostoks N. 2011. Whole genome association mapping identifies naked grain locus *NUD* as determinant of  $\beta$ -glucan content in barley.

Žemdirbystē=Agriculture, 90 (3), 283-292.

Ūsele G., Beinaroviča I., Mežaka I., Legzdiņa L. 2013. Comparison of spring barley screening methods for Fusarium head blight resistance breeding. *Žemdirbystē=Agriculture*, 100, 317–324.

Legzdiņa L., Bleidere M., Ūsele G., Vilcāne D., Beinaroviča I., Mežaka I., Jansone Z., Rostoks N. 2012. Phenotypic evaluation of spring barley RIL mapping populations for  $\beta$ -glucans, pre-harvest sprouting and fusarium head blight. In: C. Li, G. Zhang, X. Liu (eds.) *Advances in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*, Springer, 269-276.

Legzdiņa L., Mežaka I., Beinaroviča I., Kokare A., Ūsele G., Piliksere D., Rostoks N. 2012. Variability of spring barley traits essential for organic farming in association mapping population. In: C. Li, G. Zhang, X. Liu (eds.) *Advances in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*, Springer, 227-234.

Bleidere M., Mežaka I., Legzdiņa L., Grunte I., Beinaroviča I., Rostoks N. 2012. Variation of spring barley agronomic traits significant for adaption to climate change in Latvian breeding programmes. *Proc.Latvian Acad. Sci., Section B*, 66, 30-35.

Legzdiņa L., Mežaka I., Beinaroviča I. 2010. Hulless barley (*Hordeum vulgare* L.) resistance to pre-harvest sprouting: diversity and development of method for testing of breeding material. *Agronomy Research*, 8, 645-652.

Mežaka I., Kokare A., Legzdiņa L., Rostoks N. Genome-wide association mapping of barley traits significant in environmentally friendly and sustainable agriculture in the Latvian spring barley population. (sagatavots manuskripts, paredzams publicēšanas gads: 2018., žurnāls: *BMC Plant Biology*).

### **Referāti semināros un konferencēs**

Mežaka I., Legzdiņa L., Kokare A., Ločmele I., Rostoks N. 2015. Vides ietekme uz bioloģiskajā lauksaimniecībā nozīmīgu vasaras miežu pazīmju ģenētisko mainību asociāciju kartēšanas populācijā. Ražas svētki “Vecauce – 2015: Lauksaimniecības zinātne reorganizācijas laikā.” Zinātniskā semināra rakstu krājums, 5. novembris, Vecauce, Latvija pp. 54-57. *Stenda referāts*.

Bleidere M., Mežaka I., Legzdiņa L., Grunte I., Beinaroviča I., Rostoks N. 2012. Variation of spring barley agronomic traits significant for adaption to climate change in Latvian breeding programmes. Material of the International Scientific Conference “Diversity in Plant Breeding and Agriculture: Strategies for Healthy Lifestyle”, May 30-June 1, Talsi, Latvia p. 47. *Mutisks referāts*.

Rostoks N., Mežaka I., Legzdina L. 2012. Genetic diversity in Latvian spring barley association mapping population. The 11th International Barley Genetics Symposium: Abstract book, April 15-20, Hangzhou, China p. 23. *Stenda referāts.*

Legzdiņa L., Bleidere M., Ūsele G., Vilcāne D., Beinaroviča I., Mežaka I., Jansone Z., Rostoks N. 2012. Phenotypic evaluation of spring barley RIL mapping populations for  $\beta$ -glucans, pre-harvest sprouting and fusarium head blight. The 11th International Barley Genetics Symposium: Abstract book, April 15-20, Hangzhou, China p. 132. *Stenda referāts.*

Legzdiņa L., Mežaka I., Beinaroviča I., Kokare A., Ūsele G, Rostoks 2012. Variability of spring barley traits essential for organic farming in association mapping population. The 11th International Barley Genetics Symposium: Abstract book, April 15-20, Hangzhou, China p. 107. *Stenda referāts.*

Mežaka I., Rostoks N. 2011. Whole genome association mapping of beta-glucan content in barley. Advances in Plant Biotechnology in Baltic Sea Region. March 30-31, Kaunas, Lithuania. *Mutisks referāts.*

Mežaka I., Rostoks N. 2011. Beta glikānu saturs kartēšana Latvijā selekcionētajos miežos. LU 69. konference: Molekulārās bioloģijas sekcija. 16. februāris, Rīga, Latvija. *Mutisks referāts.*

Mežaka I., Legzdiņa L., Bleidere M., Rostoks N. 2010. SNP diversity and association mapping of beta-glucan content in barley. Presentation and Poster Abstracts. Eucarpia Cereal Section Meeting, April 4-6, Cambridge, United Kingdom pp. 24-25. *Mutisks referāts.*

Mežaka I., Legzdiņa L., Bleidere M., Rostoks N. 2009. Genotype and environment effect on barley quality traits. Material of the International Field Seminar in State Stende Cereal Breeding Institute, July 8 – 9, Dižstende, Latvia. *Mutisks referāts*

Legzdina L., Mežaka I., Rostoks N., Kokare A. 2009. Perspectives of MAS in barley breeding program for organic farming. In: Proceedings of the BioExploit/Eucarpia Workshop on the role of Marker Assisted Selection in breeding varieties for organic agriculture, February 25-27 Wageningen, Netherlands p. 54. *Stenda referāts.*

# 1. Literatūras apskats

## 1.1. Miežu taksonomija un domestifikācija

Mieži ir graudaugs, kas pieder *Poaceae* dzimtai, *Triticeae* grupai, *Hordeum* ģintij. *Hordeum* ģintī ietilpst 32 sugas un 45 taksoni. Ģintij raksturīgs, ka pie katra vārpas ass locekliša ir trīs vārpiņas (von Bothmer 1991). Miežu priekštecis ir kultivēto miežu pasuga *H. vulgare* ssp. *spontaneum* (C. Koch). Tas ir viengadīgs, ar viegli lūztošu vārpas asi, divkanšu, diploīds ( $2n=14$ ) un pārsvarā pašapputes augs. Tas ir vienīgais *Hordeum* ģints augs, ko ir iespējams sakrustot ar kultivētajiem miežiem, turklāt hibrīdiem raksturīga normāla hromosomu sapārošanās un segregācija (Zohary and Hopf, 2000). Mieži ir diploīds augs ( $2n=14$ ). Haploīdais genoms ir 5.1 gigabāzi liels. Lielākā daļa genoma (84%) sastāv no pārvietojamiem ģenētiskiem elementiem vai citām DNS atkārtojumu struktūrām. Miežu genoms satur aptuveni 30400 gēnu (International Barley Genome Sequencing *et al.*, 2012). Ņemot vērā miežu un kviešu taksonomisko radniecību, mieži tiek uzskatīti par atbilstošu modeļorganismu kompleksā heksaploīdā mājas kviešu (*Triticum aestivum* L.) genoma pētījumos.

Arheoloģiskie atradumi norāda, ka mieži domestificēti aptuveni pirms 10000 gadiem reģionā, kas tiek saukts par „auglīgo pusmēnesi” Tuvajos Austrumos (Harlan and Zohary, 1966) un pēc atsevišķām teorijām arī neatkarīgi citā reģionā, iespējams uz austrumiem no “auglīgā pusmēness”, Irānas plato (Azhaguel and Komatsuda, 2007; Badr *et al.*, 2000; Komatsuda *et al.*, 2004). Domestifikācija sākās, atlasot miežus, kam vārpas ass nebija viegli lūstoša un pēc nogatavošanās graudi nenobira. Atrasti divi nehomologi gēni, kas atbild par nelūstošu vārpas asi: *Btr1*, *Btr2* (Takahashi and Hayashi, 1964). *Btr1* gēnam atrastas divas alēles – *btr1* un *btr1b* (Civáň and Brown, 2017). Ģenētiskie pētījumi apstiprina miežu domestifikāciju vairākos reģionos.

Pirms aptuveni 8000-8800 gadiem sākās seškanšu miežu audzēšana un pirms 6000 gadiem tā bija galvenā kultivētā forma “auglīgajā pusmēnesī” (Harlan and Zohary, 1966). Abiem miežu veidiem pie viena vārpas ass locekliša ir trīs vārpiņas taču divkanšu miežiem tikai viena no vārpiņām ir auglīga un veido akotu, savukārt seškanšu miežiem auglīgas, ar akotu un graudu veidojošas ir visas trīs vārpiņas. Šādas atšķirības vārpas morfoloģijā nosaka *Vrs1* gēns, kam atrastas vairākas neatkarīgas punktveida mutācijas (Pourkheirandish and Komatsuda, 2007).

Pirms aptuveni 8000 gadiem atlasīti tika kailgraudu mieži. Tiem, atšķirībā no plēkšņainajiem miežiem, plēksne nav graudam pieaugusi un ir viegli atdalāma, jo neveidojās lipīdu slānis starp perikarpa epidermu un plēksni. Kailgraudu fenotipu nosaka *nud* gēns (Taketa *et al.*, 2008).

## 1.2. Miežu ražošana un izmantošana

Mieži ir ceturtais vislielākajā apjomā saražotais graudaugs pasaulē pēc kukurūzas, rīsiem un kviešiem. 2014. gadā pasaulē ar miežiem tika apsēti 49,56 miljoni hektāru un raža sasniedza 144,33 miljonus tonnu (FAO, 2016).

Latvijā 2015. gadā pēc saražotās produkcijas daudzuma no graudaugiem mieži ar 368,4 tūkstošiem tonnu klētssvarā ir otrajā vietā aiz kviešiem (CSP, 2016).

Sākotnēji mieži tika izmantoti pārtikā, un joprojām dažos reģionos Ziemeļāfrikā un Tuvajos Austrumos tie ieņem nozīmīgu vietu uzturā. Tomēr mūsdienās miežus lielākoties izmanto lopbarībā un iesala gatavošanai alus darīšanai (Druka *et al.*, 2010). Pēdējos gados novērojama neliela augoša tendence izmantot miežus pārtikā (Sullivan *et al.*, 2013). Pasaulē 75% miežu ražas tiek izmantota lopbarībai, 20% iesala gatavošanai, bet 5% pārtikā (Blake *et al.* 2011).

## 1.3. Molekulārie marķieri

Selekcijas materiālā nereti nepieciešams izvērtēt pazīmes, kuru noteikšana dažādu iemeslu dēļ ir apgrūtināta, piemēram, laikietilpīga, dārga, ar augstu cilvēkresursu patēriņu, iespējama tikai vairākus gadus pēc krustošanas, kad pieejams pietiekami liels augu vai sēklu daudzums. Šādos gadījumos izdevīgi noteikt nevis pašu pazīmi, bet izmantot ar pazīmi saistītus marķierus - bioloģiskus, citoloģiskus, bioķīmiskus, morfoloģiskus, molekulārus.

Morfoloģiskie marķieri ir vizuāli nosakāmas pazīmes, kā, piemēram, ziedu krāsa, sēklu forma, pigmentācija. Bioķīmiskie marķieri ir enzīmu alēliskās versijas, sauktas par izozīmiem. Izozīmus nosaka elektroforētiski vai specifiski iekrāsojot. Bioķīmisko un morfoloģisko marķieru izmantošanu ietekmē vides apstākļi, augu attīstības fāze, kā arī to ierobežotais skaits.

Molekulārais marķieris ir unikāla DNS sekvenca, kas atrodas noteiktā genoma reģionā, sauktā par lokusu. DNS marķieri tiek veidoti, balstoties uz dažāda veida DNS mutācijām – punktveida mutācijām (SNP), insercijām, delēcijām, vai kļūdām tandēmi atkārtotās DNS sekvencēs (Yunbi, 2010).

Molekulāros marķierus var iedalīt uz hibrizāciju balstītajos marķieros un uz polimerāzes ķēdes reakciju balstītajos marķieros. Marķieru sistēmas izvēle ir atkarīga no pielietojuma mērķa, piemēram, izmantošanai populāciju pētījumos, ģenētiskajai kartēšanai, fingerprintingam, no pieejamajām tehniskajām iespējām, personāla kvalifikācijas un pieejamajiem finanšu resursiem (Yunbi, 2010; Patwardhan *et al.*, 2014; Ramakrishnan *et al.*, 2015). Visbiežāk lietotās marķiersistēmas un to salīdzinošās īpašības aprakstītas turpmāk.

### 1.3.1. RFLP

Restrikcijas fragmentu garuma polimorfisma (RFLP) marķieri ir uz hibridizāciju balstīti DNS marķieri. Restrikcijas endonukleāzes ir enzīmi, kas DNS molekulas šķeļ vietās ar noteiktu nukleotīdu sekvenci, kas specifiska katram enzīmam. Metodes pielietošanu apgrūtina nepieciešamība izmantot radioaktīvos izotopus, lai gan ir pieejamas alternatīvas hibridizācijas zondes iezīmēšanas metodes. Metode ir darbietilpīga un laikietilpīga, un to nav iespējams automatizēt. Sākotnēji metode tika izveidota cilvēku genoma kartēšanai (Botstein *et al.*, 1980). Pirmo miežu ģenētisko karti, izmantojot RFLP marķierus, izveidoja Shin *et al.* (1990), bet drīz tika publicētas detalizētākas un ar marķieriem piesātinātākas RFLP kartes (Graner *et al.*, 1991; Kleinhofs *et al.*, 1993). RFLP marķieri izmantoti dažādos pētījumos, piemēram, miežu ģenētiskās daudzveidības izpētē (Backes *et al.*, 2003; Guasmi *et al.*, 2009; Todorovska *et al.*, 2003), QTL kartēšanā (Backes *et al.*, 1995; Laurie *et al.*, 1995) un filoģenētiskos pētījumos (Marillia and Scoles, 1996; Petersen and Seberg, 1998).

### 1.3.2. RAPD

Nejauši amplificētas polimorfās DNS marķieri (RAPD) ir uz polimerāzes ķēdes reakciju (PCR) sistēmu balstīti marķieri, kuriem kā praimeriem tiek lietoti 8 – 10 nukleotīdu gari DNS fragmenti ar nejauši izvēlētu sekvenci. RAPD marķieri ir dominanti marķieri, to pielietošanā nepieciešams neliels DNS daudzums (5 – 20 ng), izmantošana nav laikietilpīga, iespējams izveidot lielu marķieru daudzumu, un metodi iespējams automatizēt. Metodi sākotnēji aprakstīja Williams *et al.* (Williams *et al.*, 1990). Par pirmajiem rezultātiem marķieru izmantošanai miežu genoma kartēšanā ziņoja Dawson *et al.* (1993) un Giese *et al.* (1994). RAPD marķieri miežu pētījumos izmantoti šķirņu identificēšanā (Mylonas *et al.*, 2014), ģenētiskās daudzveidības pētījumos (Amabile *et al.*, 2014; Giancarla *et al.*, 2012; Guasmi *et al.*, 2012), kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšanā (Abbaszadeh *et al.*, 2014), slimību izturības kartēšanā (Tyagi *et al.*, 2007). RAPD marķierus mūsdienās izmanto salīdzinoši reti, jo tiem ir zema atkārtojamība.

### 1.3.3. AFLP

Amplificētu fragmentu garuma polimorfisms (AFLP) ir DNS fingerprintinga metode, kas balstīta uz selektīvu, ar restrikcijas enzīmiem sašķeltas genomiskās DNS amplifikāciju ar PCR (Vos *et al.*, 1995). Ar AFLP metodi iespējams iegūt daudz polimorfu fragmentu vienā reakcijā. Metode ir uzticama un tai piemīt augsta atkārtojamība. Salīdzinot ar RAPD un RFLP marķieriem, AFLP ir lētāki un mazāk laikietilpīgi, ar augstāku atkārtojamību un lielāku izšķirtspēju, tomēr ar AFLP metodi iegūtie marķieri ir dominanti (Russell *et al.*, 1997). Pirmā AFLP karte miežiem tika

publicēta 1995. gadā (Becker and Heun, 1995), kam sekoja vairākas citas (Hori *et al.*, 2003; Qi *et al.*, 1998; Qi and Lindhout, 1997). AFLP marķieri plaši izmantoti dažādos miežu ģenētikas pētījumos, piemēram, miežu filoģenētiskajos pētījumos (Allaby and Brown, 2003; Badr *et al.*, 2000; El Rabey *et al.*, 2013; Komatsuda *et al.*, 2004), ģenētiskās daudzveidības pētījumos (Baloch *et al.*, 2016; Guo *et al.*, 2012), miežu šķirņu identificēšanā (Xue and Chu, 2015), QTL kartēšanā (Dahleen *et al.*, 2003; Kraakman *et al.*, 2004), kā arī rezistences gēnu kartēšanā, piemēram, *mlo* (Simons *et al.*, 1997), *Mla* (Schwarz *et al.*, 1999) un *Rph15* (Weerasena *et al.*, 2004).

#### 1.3.4. SSR

Nelieli sekvenču atkārtojumi jeb mikrosatelīti (SSR) ir īsi (2 – 6 bp gari) DNS nukleotīdu atkārtojumi, kas plaši sastopami eikariotu genomos (Tautz and Renz, 1984). SSR marķieri ir kodominanti, plaši sastopami genomā, to izmantošana var tikt automatizēta (Liu *et al.*, 2003). Salīdzinot ar RFPL, RAPD un AFLP marķieriem, SSR marķieriem piemīt lielāks polimorfisms (Ipek *et al.*, 2015). Miežos SSR marķieru izveide aizsākās ar publiskās datubāzēs iegūtām sekvenčām (Becker and Heun, 1995; Saghai Maroof *et al.*, 1994) un turpinājās ar SSR motīvu iegūšanu no nelielu insertu genomiskās bibliotēkas (Liu *et al.*, 2003; Struss and Plieske, 1998).

Miežos SSR marķieri izmantoti dažādu veidu ģenētiskajās analīzēs, piemēram, filoģenētiskajos pētījumos (Hajmansoor *et al.*, 2013), ģenētiskās daudzveidības noteikšanā (Hua *et al.*, 2015; Shakhathreh *et al.*, 2016; Thormann *et al.*, 2016), asociāciju kartēšanā (Abou-Elwafa, 2016), šķirņu identificēšanā (Perry *et al.*, 2014).

#### 1.3.5. SNP

Viena nukleotīda polimorfisms ir DNS mutācija, kam raksturīga viena nukleotīda nomainīšana. SNP mutācijas ir genomā visbiežāk sastopamais mutāciju veids (Rafalski, 2002), tie konstatēti kodola un plastīdu DNS gan kodējošajos, gan nekodējošajos reģionos (Kwok *et al.*, 1996). Vienas bāzes nomainīšana var būt atbildīga par kādas jaunas pazīmes izveidošanos, bet tā var būt neitrāla nomainīšana, kas nozīmīga ģenētiskās daudzveidības novērtēšanai evolūcijas kontekstā (McCouch *et al.*, 2010).

Jaunu SNP atklāšana notiek, salīdzinot divus vai vairāk genomus. Pašapputes sugām parasti izmanto līnijas, kas vairākus gadus pavairotas pašapputes ceļā un ir homozigotas. No paraugiem izdalītā DNS tiek sekvenčēta un salīdzināta ar references genomu un noteikta to atrašanās vieta genomā (Schuster, 2007).



Tā kā SNP genomā ir visbiežāk sastopamais mutāciju veids, iespējams izveidot lielu skaitu SNP marķieru, kas šo marķieru veidu padara īpaši piemērotu precīzajai kartēšanai (*fine mapping* – angl.) un asociāciju kartēšanai (GWAS) (Ganal *et al.*, 2009). SNP miežos atrasti gan salīdzinot sekvenču ekspresēto gēnu sekvenču (EST) datubāzēs (Bundock *et al.*, 2006; Kota *et al.*, 2003), gan pārsekvenējot no EST datiem rekonstruēto gēnu transkriptu sekvenču (Rostoks *et al.*, 2005), gan balstoties uz 2017. gadā pabeigto miežu genoma projektu (Bayer *et al.*, 2017; Mascher *et al.*, 2017). 2006. gadā tika izveidotas divas miežu SNP genotipēšanas platformas, kas balstījās uz Amerikas Savienoto Valstu kompānijas “Illumina GoldenGate” tehnoloģiju un katrā no tām tika izmantoti 1572 SNP marķieri (Close *et al.*, 2009; Rostoks *et al.*, 2006). 2009. tika izveidota jauna platforma 9K Illumina Infinium iSelect, kurā tika apkopoti 2832 marķieri no agrākās GoldenGate platformas un papildus 5010 marķieri. 2017. gadā tika publicēta SNP marķiersistēma 50k Illumina Infinium iSelect, kas papildina iepriekš lietotos marķierus ar 42316 jauniem (Bayer *et al.*, 2017). Illumina miežu SNP genotipēšanas platforma līdz šim izmantota vairākos projektos, piemēram, LD bloku izmēru izvērtēšanai miežu selekcijas materiālā (Comadran *et al.*, 2011; Rostoks *et al.*, 2006), atsevišķu gēnu un QTL kartēšanai (Cockram *et al.*, 2010; Mezaka *et al.*, 2011; Mora *et al.*, 2016; Pasam *et al.*, 2012), kā arī savvaļas miežu ģenētiskās daudzveidības izvērtēšanai (Hübner *et al.*, 2012; Moragues *et al.*, 2010; Turuspekov *et al.*, 2014).

#### 1.4. Molekulāro marķieru pielietojuma iespējas laukaugu selekcijā

Molekulāro marķieru tehnoloģijas ir strauji attīstījušās kopš pagājušā gadsimta astoņdesmitajiem gadiem, un šobrīd arvien pieaugošs skaits selekcijā iesaistīto uzņēmumu tās izmanto izlases efektivitātes paaugstināšanai (Dwivedi *et al.*, 2007). Salīdzinot ar fenotipisku hibrīdu izvērtēšanu, molekulāro marķieru tehnoloģijai ir šādas priekšrocības:

- lielāka ticamība, jo molekulāro marķieru tehnoloģiju neiespaido vides faktori, kas bieži rada grūtības fenotipiskai izvērtēšanai;
- lielāka efektivitāte, jo ar molekulāriem marķieriem pazīmes iespējams noteikt agrīnā stadijā – dīgstos un pat sēklās. Tas ir īpaši nozīmīgi fenotipējot vēlinā auga attīstības stadijā, tādējādi var ietaupīt laiku un audzēšanas platības;
- mazākas izmaksas gadījumos, kad testēšana ar marķieriem ir lētāka nekā fenotipēšanas izmaksas (Peleman and Van Der Voort, 2003; Xu and Crouch, 2008).

Tas, cik sekmīgi izdodas izmantot molekulāros marķierus izlasē, ir atkarīgs no vairākiem faktoriem:

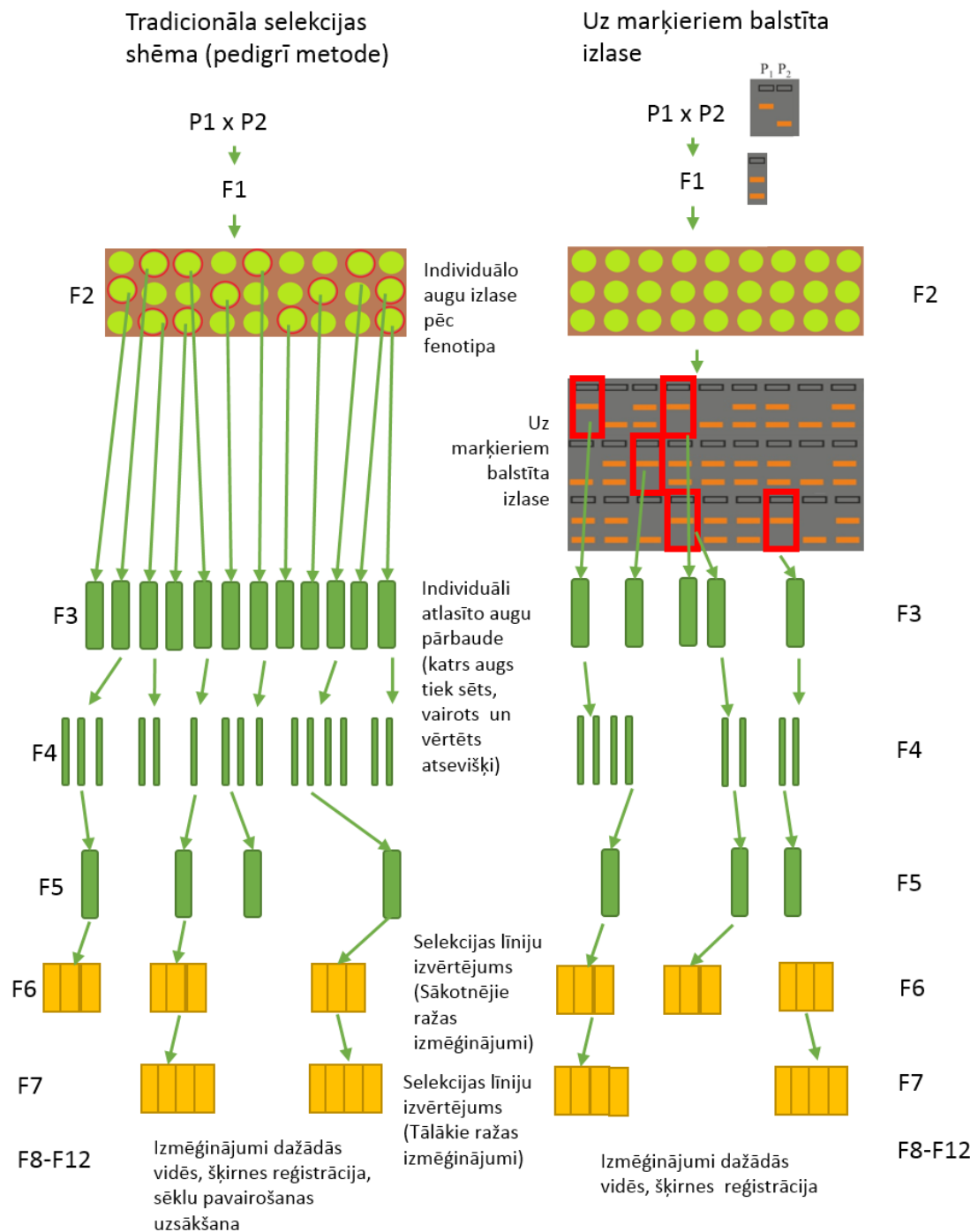
- marķieriem ar attiecīgo gēnu jābūt pēc iespējas ciešāk saistītiem, ieteicamais attālums no marķiera līdz gēnam ir ne vairāk kā 2 cM rekombinācijas vienībās. Marķieru izmantošanas efektivitāte palielinās, ja izmanto nevis vienu, bet divus flankējošos marķierus, katru savā pusē gēnam; Ideālā gadījumā marķieris tiktu konstruēts, balstoties uz paša gēna sekvenci, un tādējādi novērstu rekombināciju starp marķieri un gēnu, bet īpaši noderīgi būtu marķieri, kuri atrodas gēnā un varētu izšķirt tā alēles;
- marķieriem jābūt polimorfem;
- marķieriem jābūt lētiem, ar vienkāršu lietošanu un ar augstu kapacitāti, piemērotiem izmantošanai ar augstas caurlaidspējas tehnoloģijām (Xu, 2003).

Molekulāro marķieru pielietojums augu selekcijā iespējams dažādos selekcijas posmos - gan vecākaugu izvēlē krustojumu veikšanai, gan noteiktus gēnus vai gēnu alēles saturošu pēcnācēju atlasei pēc krustošanas (Desta and Ortiz, 2014). Marķierus var pielietot dažādās pēcnācēju paaudzēs, taču visbiežāk tos izmanto agrīnās paaudzēs (F<sub>2</sub>) (1. attēls). Galvenā molekulāro marķieru pielietošanas priekšrocība agrīnās paaudzēs ir iespēja īsā laikā lielam paraugu daudzumam noteikt to gēnus vai gēnu alēļu kombinācijas. Tādējādi tiek aiztaupīta brāķējamo paraugu fenotipēšana un pavairošana līnijām, kuras nesatur nepieciešamos gēnus. Nereti fenotipiskā atlase ir vai nu laikietilpīga un sarežģīta, piemēram, slimību izturība, vai arī agrīnās paaudzēs neiespējama, piemēram, raža vai minerālelementu uzņemšanas efektivitāte. Šādos gadījumos marķieru izmantošana ir vienkāršāka un ātrāka (Dubcovsky, 2004; Miedaner and Korzun, 2012).

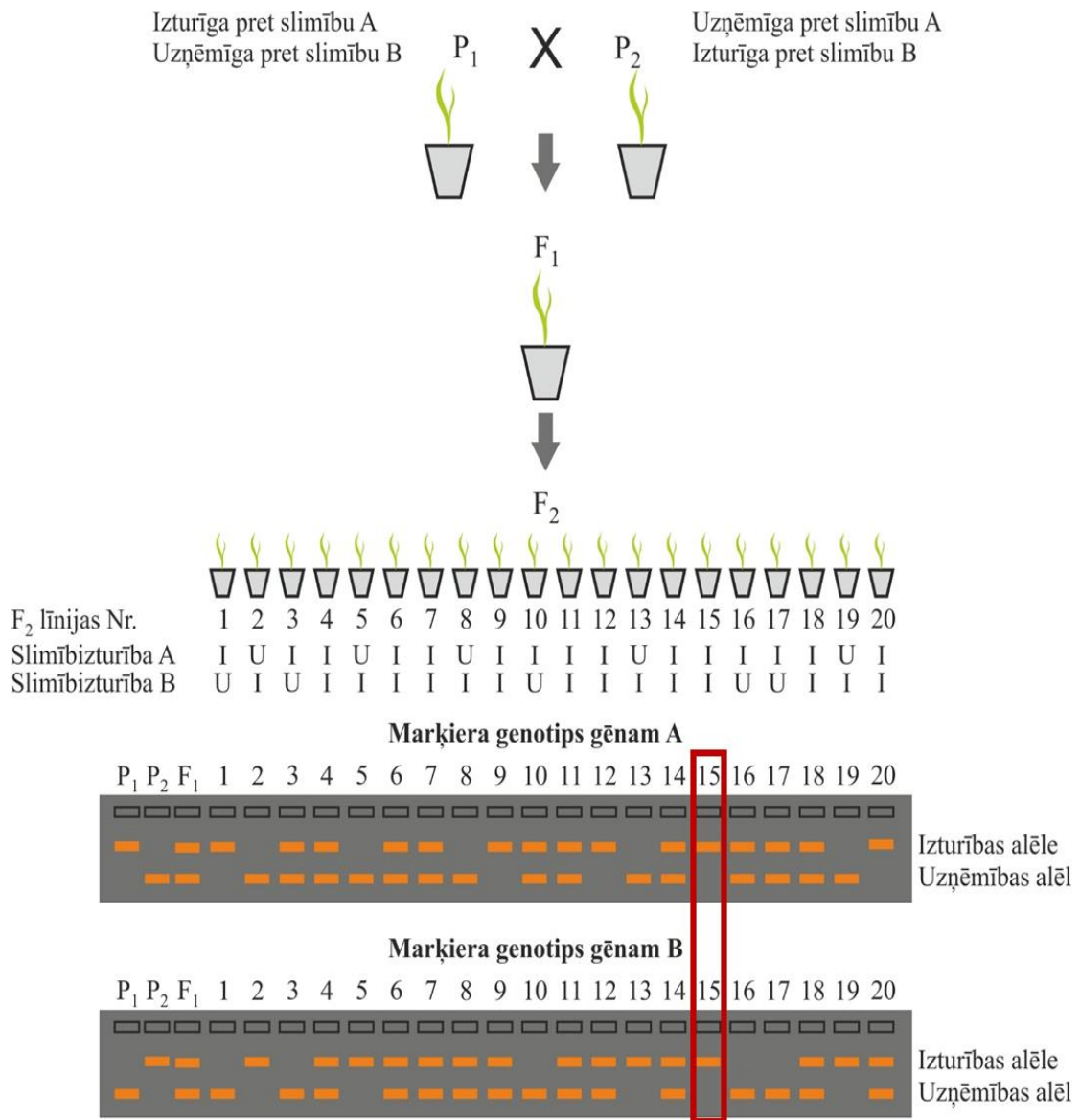
Protams, molekulāro marķieru pielietojumā viens no nozīmīgiem faktoriem ir to izmaksas salīdzinājumā ar tradicionālo selekcijas procesu. Paralēlās molekulāro marķieru genotipēšanas tehnoloģijas, kuras ļauj vienlaicīgi analizēt vairākus tūkstošus marķieru lielā paraugu skaitā, ievērojami samazina gēnotipēšanas izmaksas, paverot iespēju analizēt simtiem vai tūkstošiem F<sub>2</sub> augu, no tiem atlasot desmitus vai simtus perspektīvu līniju ar nepieciešamo gēnu kombināciju, kuras var tālāk analizēt pēc to ražas, kvalitātes un adaptīvajām pazīmēm (Desta and Ortiz, 2014; Miedaner and Korzun, 2012).

Molekulārie marķieri selekcijā izmantojami dažādiem mērķiem – gēnu pārvešanai no savvaļas sugām (Kölliker *et al.*, 2016; Timonova *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2012), atkrustošanai (Miah *et al.*, 2015), uz marķieriem balstītā izlasē (Kuhl *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2016) un genomiskajā izlasē (Arruda *et al.*, 2016; Azevedo *et al.*, 2016). Uz molekulārajiem marķieriem balstīta izlase palīdz ātri un precīzi apvienot (piramidēt) vairākus gēnus vai to alēles (parasti rezistences gēnus) vienā šķirnē, veidojot plaša spektra izturību pret patogēnu. Patogēnam ir grūtāk

pārvarēt izturību, kuru nosaka vairāki gēni salīdzinot ar viena gēna izturību (Guvvala *et al.*, 2013; Pradhan *et al.*, 2015). Uz molekulārajiem marķieriem balstīta gēnu piramidēšana (2. attēls) veikta dažādām graudaugu sugām: kviešiem (Tyagi *et al.*, 2014), rīsiem (Yap *et al.*, 2016; Luo *et al.*, 2012), miežiem (Chen *et al.*, 2015; Emebiri *et al.*, 2009; Riedel *et al.*, 2011), kukurūzai (Zhang *et al.*, 2014).



1. attēls. Tradicionāla selekcijas shēmas (pedigrī metodes piemērs) un selekcijas shēmas, kur izlasei izmantoti molekulārie marķieri, salīdzinājums (Pēc Ribaut and Betrán, 1999).



2. attēls. Izturības gēnu piramidēšana un izturīgo hibrīdu atlase ar molekulārajiem marķieriem. (I – izturīgs, U- uzņēmīgs. Ar sarkano taisnstūri apzīmēts vēlamais genotips, kurā apvienojās abu gēnu izturīgās alēles homozigotā stāvoklī).

Genomiskā izlase ļauj atlasīt vēlamos genotipus, izmantojot zināšanas par gēniem ar nelielu ietekmi uz fenotipisko mainību. Veicot genomisko selekciju tiek izmantota populācija, kura tiek fenotipēta un genotipēta un šī informācija tiek apvienota, veidojot matemātisku modeli, ar kuru hibrīdiem, ņemot vērā genotipēšanas rezultātus, tiek paredzētas fenotipiskās izpausmes (Yunbi, 2010).

### 1.5. Iedzimstamība

Veicot laukaugu selekciju, nepieciešamas zināšanas par šķirnei vēlamo pazīmju fenotipisko (P) mainību, kas ir atkarīga no genotipa (G) un vides faktoriem (E) (Al-Tabbal and Al-Fraihat,

2012). No šiem faktoriem atkarīga pazīmju atbildes reakcija uz izlasi; ar šo konceptu izskaidro iedzimstamību (Yunbi, 2010) Zināšanas par iedzimstamību ļauj pieņemt lēmumus par izmantojamajiem vecākaugiem un piemērotāko selekcijas shēmu, atlasot hibrīdus ar vēlamajām pazīmēm (Chen and Lübberstedt, 2010).

Iedzimstamība ( $H^2$ ) vārda plašā nozīmē (*broad sense*, angl.) ir attiecība starp fenotipa ( $\sigma_P^2$ ) un genotipa ( $\sigma_G^2$ ) dispersijām. Fenotipa dispersija ( $\sigma_P^2$ ) ir genotipa ( $\sigma_G^2$ ) un vides ( $\sigma_E^2$ ) dispersiju summa.

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$$

Genotipa dispersiju var sadalīt vairākās to veidojošās komponentēs – aditīvo ģenētisko efektu dispersijā ( $\sigma_A^2$ ), dominances (viena lokusa alēļu mijiedarbības) dispersijā ( $\sigma_D^2$ ) un epistātisko ģenētisko efektu ( $\sigma_I^2$ ) dispersijā.

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$$

Šīs komponentes tiek ņemtas vērā aprēķinot iedzimstamības koeficientu vārda šaurā nozīmē (*narrow sense*, angl.):

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

Tā kā iedzimstamību izsaka kā dispersiju attiecību, jāņem vērā, ka rezultātu nosaka gan dalītāja, gan dalāmā vērtības. Dalītājs atspoguļo kopējo novēroto mainību, izņemot variāciju, kas atkarīga no fiksētajiem faktoriem, piemēram, dzimums un vecums. Dalāmais atspoguļo populācijā esošo aditīvo ģenētisko daudzveidību. Aditīvo no neaditīvo ģenētisko faktoru dēļ iedzimstamības vērtība ir specifiska noteiktai populācijai. Populācijas ģenētiskā mainība ir atkarīga no alēļu segregācijas, alēļu frekvencēm un gēnu mijiedarbības. Šie faktori atšķiras dažādās populācijās. Arī vides dispersija dažādās populācijās ir atšķirīga. Tādēļ teorētiski iedzimstamība vienā populācijā nevar tikt izmantota iedzimstamības prognozēšanā citā populācijā. Praksē līdzīgu pazīmju iedzimstamība vienā un sugas ietvaros un reizēm pat citā sugā ir līdzīga (Visscher *et al.*, 2008).

## 1.6. Kvantitatīvas un kvalitatīvas pazīmes

Dabā ģenētiskā mainība fenotipiski var izpausties kvalitatīvi – fenotipiskās pazīmes veido diskrētas kategorijas – vai kvantitatīvi, ja pazīmes veido nepārtrauktu variāciju rindas, parasti

atbilstošas normālajam sadalījumam (Paran and Zamir, 2003). Kvalitatīvas pazīmes parasti nosaka viens vai daži galvenie gēni. Katram no šiem gēniem uz pētāmo pazīmi ir relatīvi liela ietekme un pazīmes izpausme vispār vai gandrīz nemaz nav atkarīga no vides faktoriem. Individu fenotipus var klasificēt pa dažādām kategorijām, kuras atbilst viņu genotipiem, un kurus var pētīt saskaņā ar Mendēļa likumiem (Yunbi, 2010). Kvantitatīvās pazīmes nosaka vairāku kvantitatīvo pazīmju lokusu (QTL) segregācija. Katrs no šiem lokusiem nosaka daļu no kopējās mainības. Šo gēnu ekspresiju var ietekmēt arī mijiedarbības ar citiem gēniem (piemēram, aditīvi efekti, dominance, plejotropija) un vidi (Paran and Zamir, 2003). Līdz divdesmitā gadsimta vidum kvantitatīvās mainības ģenētisko pamatu skaidroja ar poligēnu modeli, kas paredzēja, ka katram gēniem ir tik neliela un savstarpēji aizvietojava iedarbība, lai katra individuālā gēna ietekme paliktu gandrīz nenosakāma. Pēdējās desmitgadēs līdz ar molekulāro marķieru, kas pārklāj visu genomu, un kvantitatīvo pazīmju kartēšanas metožu pieejamības palielināšanos, ir pierādīts, ka kvantitatīvo mainību kontrolē lokusi, kuru skaits un efekts ir atšķirīgs dažādām sugām un dažādām pazīmēm: pazīmēm var būt gan oligogēna iedzimstamība (pazīmi nosaka daži QTL ar lielu ietekmi) vai sarežģīta poligēna iedzimstamība (daudz QTL ar mazu ietekmi) (Alonso-Blanco and Méndez-Vigo, 2014).

### 1.7. Kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšana

Pazīmes, kuras kontrolē vairāki faktori, ir grūti efektīvi izmantot selekcijas programmās, tādēļ selekcijas darbā ir svarīgi zināt pazīmes ģenētisko pamatu un QTL atrašanās vietu genomā. Ģenētiskās kartēšanas mērķis ir lokalizēt QTL, kas atbild par noteiktas pazīmes fenotipisko variāciju. Sekmīgai kartēšanai ļoti nozīmīga ir populācijas izvēle; QTL kartēšanu var veikt izmantojot divus populāciju veidus: 1) eksperimentālās populācijas, piemēram, inbredās līnijas pašapputes sugās un 2) dabīgās vai selekcijas populācijas, ko izmanto asociāciju kartēšanai (Ullrich *et al.*, 2008).

Uz ģenētisko saistību balstīta QTL kartēšana tiek veikta, izmantojot populācijas, kuras veido, krustojot divus vecākaugus. Autogāmās sugās QTL kartēšanai tiek izmantotas  $F_2$  vai  $F_x$  ģimenes, atkrustotas līnijas, rekombinantās inbredās līnijas (RIL), gandrīz izogēnās līnijas (NILs) un dubultotie haploīdi (DH). Šīs populācijas iegūst, krustojot vecākaugus, kuri atšķiras pēc vēlamās fenotipiskās pazīmes. Katram kartējošo populāciju veidam ir savas priekšrocības un trūkumi, un zinātniekiem jāizlemj tas, kādu populāciju veidot, ņemot vērā pētniecības mērķi, pazīmes ģenētisko pamatu, pieejamos laika un finanšu resursus, un tas, vai pieejamo marķieru tehnoloģiskos aspektus (Semagn *et al.*, 2010). Uz ģenētisko saistību balstīta kartēšana meklē sakarības starp ģenētisko marķieru segregāciju un organisma fenotipu. Vēlamie marķieri atrodas netālu un ir saistīti ar pazīmi nosakošo lokusu. Šo saistību izjauc rekombinācija – jo tālāk atrodās

marķieris un pazīmi nosakošais lokuss, jo mazāka saistība starp marķieri un lokusu. Vēlams, lai marķieris atrastos fiziski tuvu pazīmi nosakošajam lokusam. Parasti veidojot kartējošās populācijas, izmanto vecākaugus (inbredās līnijas) ar kontrastējošu izpausmi pazīmei, kuru vēlas kartēt. Pēcnācējiem novērojama rekombinācija un jaunu haplotipu veidošanās, savukārt marķieri, kas atrodas tuvu pazīmi nosakošajam lokusam, paliek ar to saistīti (nav novērojama rekombinācija) (Mackay *et al.*, 2009) (3. attēls). Ģenētiskās kartēšanas veiksmē ir lielā mērā atkarīga no fenotipēšanas datu kvalitātes, taču arī vides faktori var mainīt gēnu darbību un tādēļ sarežģīt pētniecisko darbu (Van Berloo and Stam, 1998).

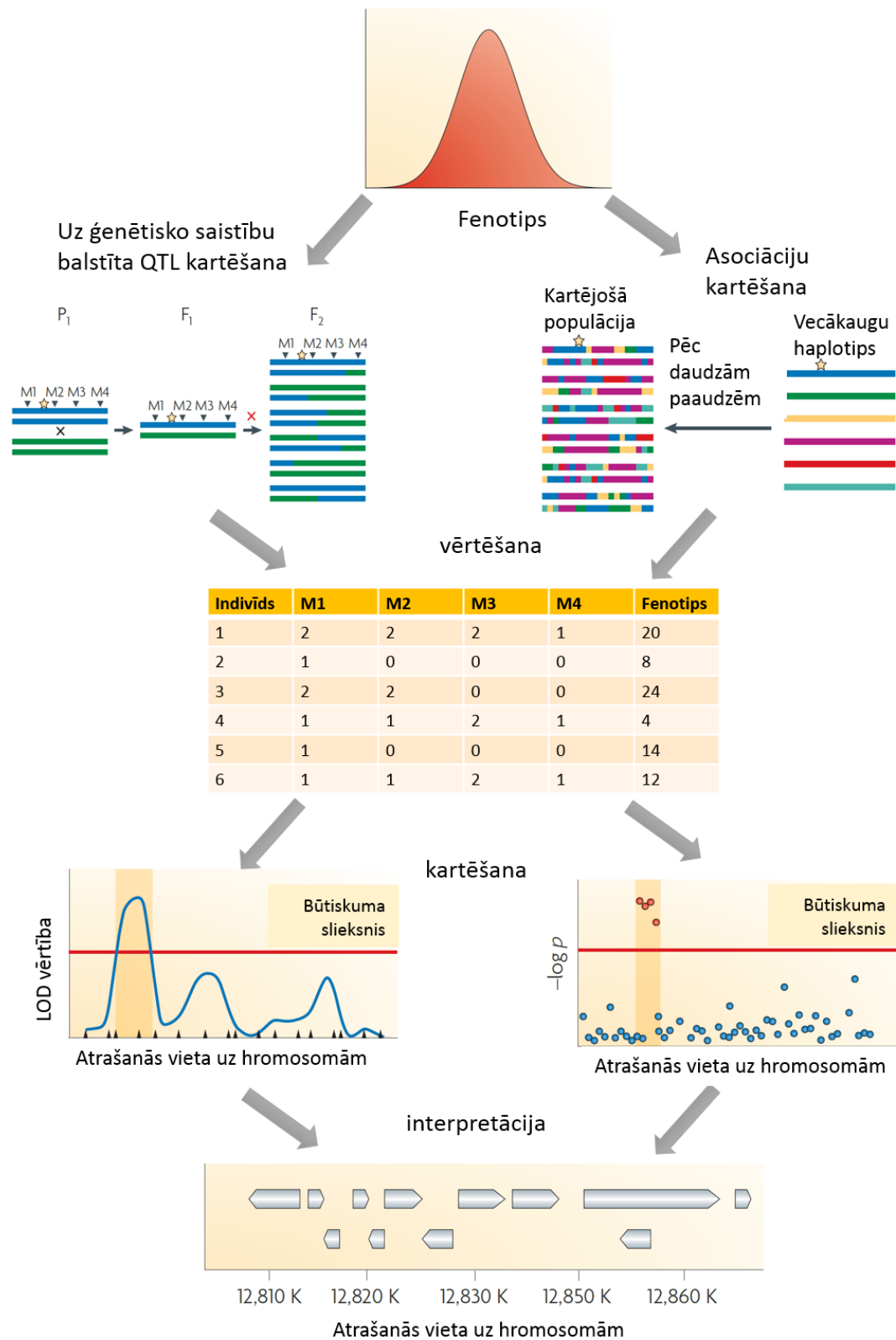
## 1.8. Asociāciju kartēšana un populāciju struktūra

### 1.8.1. Nelīdzsvarotā saistība

Nelīdzsvarotā saistība (LD, *linkage disequilibrium* angl.) ir asociācija starp alēlēm saistītos lokusus, kas daļēji atspoguļo to fiziski tuvo attālumu un attiecīgi zemu rekombinācijas iespēju.

Ar asociāciju kartēšanas metodi meklē saistību starp pazīmi nosakošo lokusu un marķieri, izmantojot zināšanas par rekombināciju, tāpat kā to dara uz ģenētisko saistību balstītā kartēšanā, taču tiek izmantota ģenētiski daudzveidīga populācija, kurā vēsturiski ilgā laika posmā izveidojušies dažādi haplotipi (3. attēls). Populācijā saistība starp alēlēm ir atkarīga no populācijas lieluma, laika, kopš populācijas izveidošanās, un citiem faktoriem, piemēram, mutācijām, ģenētiskā dreifa un izlases (Mackay *et al.*, 2009). LD vērtība nosaka asociāciju kartēšanai nepieciešamo marķieru skaitu un asociāciju kartēšanas izšķirtspēju. Jo lielāki LD bloki, jo mazāks marķieru skaits nepieciešams, bet vienlaikus samazinās kartēšanas izšķirtspēja (Lander and Schork, 1994). Tiek uzskatīts, ka mazos attālumos LD vērtību galvenokārt ietekmē rekombinācija, savukārt lielos attālumos – populāciju struktūra vai, iespējams, epistāze (Comadran *et al.*, 2011). LD sākotnēji tika pētīts kukurūzā (svešapputes augs) un tika konstatēts, ka LD noārdīšanās (*LD decay* angl.) ir robežās no dažiem simtiem līdz 2000 bp, atkarībā no materiāla veida – tautas selekcijas līnija (*landrace* angl.) vai šķirne (Palaisa *et al.*, 2003; Remington *et al.*, 2001; Tenaillon *et al.*, 2001). Savukārt pašapputes augā Tāla sīkplikstiņš (*Arabidopsis thaliana*) mazās, izolētās populācijās LD variē no 1 – 50 cM (Nordborg *et al.*, 2002). Miežos LD variē no 1 – 10 cM (Caldwell *et al.*, 2006; Kraakman *et al.*, 2004). Asociāciju kartēšana veikta dažādu miežu pazīmju – marķieru asociāciju identificēšanai: nepieciešamībai pēc vernalizācijas (Cockram *et al.*, 2008; Cuesta-Marcos *et al.*, 2010), tolerancei pret zemām temperatūrām (Von Zitzewitz *et al.*, 2011), fenoloģiskām pazīmēm (Lorenz *et al.*, 2010; Stracke *et al.*, 2009), agronomiskām un morfoloģiskām pazīmēm (Kraakman *et al.*, 2004; Pasam *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012), slimību

– brūnplankumainības (Roy *et al.*, 2010), vārpu fuzariozes (Massman *et al.*, 2011) izturībai, ražas, tās komponentēm.



3. attēls. Uz ģenētisko saistību balstītās kartēšanas un asociāciju kartēšanas salīdzinājums (Mackay *et al.*, 2009). (M1, M2, M3, M4 – marķieri, dzeltena zvaigzne apzīmē pazīmi nosakošā lokusa atrašanās vietu)



### 1.8.2. Populāciju struktūra

Asociāciju kartēšanu ievērojami ietekmē populācijas struktūra, kas atspoguļo analizētās populācijas izcelsmi un vēsturi. Vienkāršoti sakot, populācijas struktūra ir vairāku populāciju sajaukšanās (*admixture* angl.) sekas, kuru rezultātā jebkura pazīme, kas vienā populācijā ir sastopama ar augstu frekvenci, tiks asociēta ar jebkuru citu alēli, kas arī šajā populācijā ir sastopama augstākā frekvencē (Lander and Schork, 1994). Pastāv dažādas statistiskas metodes, kas dod iespēju asociāciju kartēšanas pētījumos noteikt populāciju struktūru un ņemt to vērā turpmākajā analīzē, piemēram, jauktais modelis, kas izmanto gan datus par populāciju struktūru (Q-matrica), gan datus par ģenētisko līdzību (radniecības jeb K-matrica) (Yu *et al.*, 2006; Zhao *et al.*, 2007). Populācijas struktūra var novest pie I. un II. tipa kļūdām, kas attiecīgi nozīmē, ka statistiskais tests vai nu uzrāda nepatiesi pozitīvas, vai nepatiesi negatīvas asociācijas (Hamblin *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2006; Waugh *et al.*, 2009). Daudzkārtējā testēšana paaugstina I. tipa (nepatiesi pozitīva asociācija) kļūdas iespēju, taču ir publicētas vairākas metodes, ar kurām iespējams novērst vai samazināt populāciju struktūras ietekmi (Price *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2007). No šīm metodēm plašāk pielietotā ir Bonferroni korekcija (Balding, 2006).

### 1.9. Latvijas miežu selekcijā nozīmīgas pazīmes

Latvijā miežu selekcija aizsākās 1924. gadā ar plēkšņaino miežu selekcijas programmu un 2000. gadā tā tika papildināta ar kailgraudu miežu selekciju. Galvenais selekcijas mērķis ir augstražīgas šķirnes ar augstu uzturvērtības kvalitāti, piemērotas mainīgiem agrometeoroloģiskajiem apstākļiem (Bleidere *et al.*, 2012). Plēkšņainie graudi Latvijā galvenokārt tiek izmantoti lopbarībā, tādēļ miežu kvalitātei jāatbilst dzīvnieku barošanas prasībām, kas ir atšķirīgas liellopiem, cūkām, putniem, taču galvenā miežu funkcija dzīvnieku barībā ir nodrošināt enerģiju (Juskiw *et al.*, 2011), tādēļ no uzturvērtības viedokļa svarīgākais ir cietes saturs graudos (Bowman *et al.*, 2001). Mazākos apjomos graudi Latvijā tiek izmantoti pārtikā, galvenokārt kailgraudu mieži. Pārtikas miežiem svarīgs augsts ogļhidrātu saturs, mērens proteīna saturs un augsts šķiedrvielu, tajā skaitā beta-glikānu saturs (Lahouar *et al.*, 2017).

Līdz ar bioloģiskās lauksaimniecības uzplaukumu 2005. gadā Latvijā aizsākās miežu selekcija bioloģiskiem audzēšanas apstākļiem. Līdz ar to šķirnēm rodas papildus prasības, jo šajos apstākļos laukaugiem ir mazāk iespēju izveidot augstu ražu, jo to apdraud slimības, nezāles un barības vielu nepietiekamība, turklāt augiem jāpiemērojas mainīgiem vides apstākļiem, kādi ir raksturīgi bioloģiskiem audzēšanas apstākļiem (Wolfe *et al.*, 2008). Augiem jāpiemīt

konkurētspējai ar nezālēm, augstai slimību izturībai, labai barības vielu izmantošanas efektivitātei un stabilai ražu mainīgos vides apstākļos (Lammerts van Bueren, 2002).

#### 1.9.1. Ar barības vielu uzņemšanas un izmantošanas efektivitāti saistītas pazīmes

Barības vielu izmantošanas efektivitāte ir svarīga, lai, izmantojot pēc iespējas ekonomiski izdevīgu mēslošanas shēmu, iegūtu augstas ražas un vienlaikus samazinātu barības vielu izskalošanos no lauka apkārtējā vidē (Kakraliya *et al.*, 2017).

Barības vielu izmantošanas efektivitāte konvencionālos audzēšanas apstākļos palielina ražību, ļauj samazināt barības vielu izskalošanos no augsnes un vides eitrofikāciju (Sheoran *et al.*, 2017). Bioloģiskos audzēšanas apstākļos, kur nav atļauta minerālmēsli izmantošana un kūtsmēsli ir ierobežoti pieejami, augsta barības vielu izmantošanas efektivitāte ļauj izmantot augsnē pieejamos resursus nodrošinot pēc iespējas augstākas ražas, pat ja barības vielu daudzums augsnē nav optimāls. Svarīga ir arī vides eitrofikācijas novēršana, jo kūtsmēsli izmantošanas rezultātā var tikt izskaloti, piemēram, fosfors (Xin *et al.*, 2017).

Lai novērtētu barības vielu uzņemšanas efektivitāti, tiek vērtētas tādas pazīmes kā biomasa, graudu raža, proteīna saturs graudos (Baresel *et al.*, 2005; Konvalina *et al.*, 2014; Löschenberger *et al.*, 2008).

Slāpekļis (N) ir primārais elements nukleotīdu un proteīnu sastāvā. Augiem nepieciešams ar saknēm uzņemt 20 – 50 g slāpekļa, lai izveidotu 1 kg sausnes, tādēļ ražu galvenokārt limitē slāpekļa pieejamība augsnē (Xu *et al.*, 2012). Konvencionālajā lauksaimniecībā optimāls N saturs augsnē tiek nodrošināts izmantojot komerciāli pieejamu minerālmēslojumu, bet bioloģiskajā lauksaimniecībā pamatā tiek izmantots komposts, kūtsmēsli, zaļmēslojums, kā arī augsekā tiek iekļauti pākšaugi, kas saista atmosfēras slāpekli (Zikeli *et al.*, 2017).

##### 1.9.1.1. Graudu raža

Pasaulē pieaugot cilvēku skaitam un nepalielinoties lauksaimniecībā izmantojamo zemju platībām, ražības paaugstināšana ir viens no galvenajiem selekcijas uzdevumiem pārtikas nodrošināšanai (Foulkes *et al.*, 2011). Ražu ietekmē ļoti daudz faktoru – barības vielu pieejamība, pielietotā agrotehnika, šķirne, vides apstākļi, vides un genotipa mijiedarbība utt. (Gambin *et al.*, 2016; Seddaiu *et al.*, 2016). Selekcijas gaitā ir iegūtas augstražīgas šķirnes: modernās šķirnes, kas reģistrētas pēc 1990. gada, ražībā pārspēj 20. gadsimta pirmajā pusē un senāk izveidotas šķirnes (Calderini and Slafer, 1999; Kokare *et al.*, 2014; Mason *et al.*, 2007). Līdz šim selekcija balstījusi uz ražas *per se* noteikšanu un palielināšanu, taču pētījumi rāda, ka nepieciešams

izprast ražas veidojošo fizioloģisko un ģenētisko pamatu (Foulkes *et al.*, 2011; Reynolds *et al.*, 2009; Reynolds and Borlaug, 2006).

Graudu raža pozitīvi korelē ar dažādām graudaugu pazīmēm – auga garumu, vārpu skaitu katram augam, ziedu un graudu skaitu vārpā, kā arī vārpas garumu (Araus *et al.*, 2008; Carpici and Celik, 2012).

Vieni no nozīmīgākajiem galvenajiem gēniem, kas ietekmē graudaugu ražu, ir tie, kuri saistīti ar fenoloģiju (Slafer, 2003). Graudu raža veidojas pakāpeniski no sējas līdz pilngatavībai (Slafer and Rawson, 1997) taču kritisks posms ir stiebrošana, jo šajā posmā veidojas nākamās vārpas iespējamais vārpiņu un ziedu skaits, kas savukārt nosaka maksimālo graudu skaitu (Fischer, 2008; Miralles and Slafer, 2007). Stiebrošanas laikā ziedu atmiršana noris vienlaikus ar ātru stiebra un vārpas augšanu; tie konkurē par asimilātiem (Kirby, 1988). Stiebrošanas perioda garums korelē ar auglīgo ziedu skaitu ziedēšanas laikā (González *et al.*, 2003a), līdz ar to arī ar graudu skaitu uz vienu laukuma vienību (González *et al.*, 2003b; Miralles *et al.*, 2000). Selekcijā nozīmīgi būtu palielināt stiebrošanas laika garumu, nepalielinot laika periodu no sējas līdz ziedēšanai (Slafer, 2003). Fenoloģisko pazīmju plašāku aprakstu skatīt sadaļā 0.

Liela nozīme ražības palielināšanā pagājušajā gadsimtā bija laukaugu garuma samazināšana, iekrustojot pundurainības un puspundurainības gēnus, kuru nēsātājiem ir lielāka raža. Vairāk par augu garumu sadaļā 0.

#### 1.9.1.2. Proteīna raža

Proteīns miežu graudos sastāda 8 – 15% no grauda svara (Shewry, 2007). Lielākoties proteīnu sastāvu veido hordeīni (40 – 50%), sastopami arī albumīni, globulīni, friabilīni, enzīmi, inhibitori, čaperoni un citi proteīni (Borén *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2008).

Proteīna saturs graudos ir nozīmīgs graudaugu kvalitātes rādītājs, kas saistīts ar lopbarības un iesala kvalitāti. Kvalitatīvai lopbarībai piemērotiem miežiem jābūt ar augstu proteīna saturu, bet iesalam ar vidēju proteīna saturu, kā arī ar augstu cieti hidrolizējošo enzīmu aktivitāti (Cai *et al.*, 2013; Gupta *et al.*, 2010). Proteīnu saturu graudos ietekmē vairāki faktori, galvenokārt augu nodrošinājums ar slāpekli un meteoroloģiskie apstākļi graudu veidošanās laikā, kā arī genotips (Dostálová *et al.*, 2015; Malik *et al.*, 2014; Oscarsson *et al.*, 1998).

Ir kartēti daudzi proteīnu saturu graudos nosakošie QTL. Ar asociāciju kartēšanas metodi tie kartēti uz visām septiņām miežu hromosomām, galvenokārt uz 2H, 4H, 5H un 6H (Cai *et al.*, 2013; Emebiria *et al.*, 2005; Pasam *et al.*, 2012; Ullrich, 2002).

### 1.9.1.3. Produktīvo stiebru skaits un cerošanās koeficients

Produktīvie stiebru ir stiebri, kam veidojās vārpas un graudi. Produktīvo stiebru skaits graudaugiem ir viens no galvenajiem ražu nosakošajiem faktoriem. Stiebru skaitu augam nosaka vides, ģenētisko un hormonālo faktoru mijiedarbība (Hussien *et al.*, 2014; Kebrom *et al.*, 2013), tādēļ tā ir plastiska pazīme, kas graudaugiem sniedz iespēju adaptēties dažādiem vides faktoriem. Pazīme ir iekļauta daudzu selekcijas programmu izlases kritērijos (Kebrom *et al.*, 2013). Miežiem produktīvo vārpu skaits var svārstīties no 1 – 9 (Perovic *et al.*, 2003).

Cerošanu var iedalīt četros posmos: (i) sākotnējā fāzē parādās stiebri, (ii) otrajā fāzē tiek sasniegts maksimālais stiebru skaits, (iii) trešajā fāzē daļa stiebru atmirst, (iv) līdz paliek noteikts stiebru skaits. Parasti pirmais stiebrs parādās pēc trešās vai ceturrtās lapas izaugšanas uz galvenā stumbra (Alzueta *et al.*, 2012; Salvagiotti and Miralles, 2007).

Vasas augšanu, tai skaitā cerošanu, regulē apikālā un pumpuru (*axillary meristem* angl.) meristēma. Augšana notiek trīs fāzēs: 1) pumpuru meristēmas izaugšana no cilmes šūnām; 2) lapu aizmetņu veidošanās no pumpuru meristēmas, veidojoties žākles pumpuram; 3) žākles pumpura izaugšana par stiebru (Schmitz and Theres, 2005). Pumpuru meristēmas izveidošanos galvenokārt regulē ģenētiskie faktori, bet tālāko pumpuru izaugšanu regulē sarežģīts ģenētisko, hormonālo un vides faktoru kopums (Kebrom *et al.*, 2013), tādēļ šī fāze ir ļoti atkarīga no vides faktoriem, piemēram, gaismas un barības vielu pieejamības (Agusti and Greb, 2013).

Zināmi vairāki miežu mutanti ar cerošanās anomālijām, kuru pētniecība sniedz ieskatu cerošanās ģenētiskajā un hormonālajā regulācijā (Dabbert *et al.*, 2010). Mutantus var iedalīt četrās grupās: 1) mutanti, kam neveidojās pumpuru meristēmas, un līdz ar to neveidojās stiebri, piemēram, *uniculm2* (*cul2*) mutants (Babb and Muehlbauer, 2003); 2) mutanti ar nelielu stiebru skaitu, jo tiem ir ierobežots žākles pumpuru daudzums, piemēram, *low number of tillers1* (*lnt1*) (Dabbert *et al.*, 2010), *absent lower laterals 1* (*als1*) (Dabbert *et al.*, 2009), un *uniculme4* (*cul4*) (Babb and Muehlbauer, 2003); 3) mutanti ar vidēji samazinātu cerošanos, kā *intermedium-b* (*int-b*) un *semibrachytic* (*uzu*) mutanti (Babb and Muehlbauer, 2003); 4) mutanti ar palielinātu cerošanos, kuriem, domājams, ir traucējums pumpuru veidošanās kontroles mehānismos: *granum-a* (*gra-a*), *grassy tillers* (*grassy*), *intermedium-c* (*int-c*), *many noded dwarf1* (*mnd1*) un *many noded dwarf6* (*mnd6*) (Babb and Muehlbauer, 2003; Druka *et al.*, 2011).

Stiebru veidošanos nosakošie QTL ir pētīti rīsos (Pinson *et al.*, 2015; Pinson and Jia, 2016), stiebru skaits uz 1 m<sup>2</sup> ir pētīts kviešos (Huang *et al.*, 2003). Miežos auglīgo stiebru skaitu nosakošie QTL noteikti Vidusjūras apstākļos – dažādās vidēs tie kartēti uz hromosomām 1H un 6H (Teulat *et al.*, 2001). Stiebru skaits uz 1 m<sup>2</sup> miežiem ir kartēts RIL populācijā un QTL atrasti uz hromosomām 1H, 2H, 3H un 4H (Baum *et al.*, 2003).

### 1.9.2. Izturība pret abiotisko stresu

Abiotiskais stress ir nelabvēlīgi vides apstākļi, kas ietekmē augu augšanu un ražību (Boyer, 1982).

Plaši ir pētīti dažādi abiotiskā stresa veidi – sāļas augsnes, aukstuma stress, sausuma stress (Mittler, 2006). Ziemeļeiropā, tai skaitā Latvijā, pēdējā gadsimta laikā palielinājies nokrišņu daudzums, un miežu selekcijā aktuālas kļūst graudu sadīgšana vārpās un izturība pret veldrēšanos (Legzdina *et al.*, 2010).

#### 1.9.2.1. Izturība pret graudu sadīgšanu vārpās

Graudu sadīgšana vārpās ir priekšlaicīga graudu dīgšana vārpās ražas novākšanas laikā. Šāda dīgšana rada nozīmīgus ekonomiskus zaudējumus, jo samazinās iegūtā raža un tās kvalitāte, sevišķi kailgraudu miežiem. Tāpat sadīgušos graudus nevar izmantot kā sēklas materiālu. Izturību pret sadīgšanu vārpās nosaka gan ģenētiski faktori, gan lielā mērā vides faktori, sevišķi to samazina paaugstināts nokrišņu daudzums un augsta temperatūra (Fox *et al.*, 2003; Howard *et al.*, 2012). Papildus šiem faktoriem pazīmi ietekmē vārpas morfoloģija, anatomija, fizioloģiski un bioķīmiski faktori, piemēram, plēksnes un grauda apvalka struktūra un ķīmiskais sastāvs, graudu miera perioda ilgums pēc graudu pilngatavības (Gubler *et al.*, 2008). Miera periodu galvenokārt nosaka fitohormons abscīzskābe. Graudaugiem ārēja abscīzskābes pielietošana aizkavē dīgšanu. Nozīmīga ir arī jutība pret abscīzskābi (Walker-Simmons, 1987). Abscīzskābes ietekmi uz miera periodu regulē dažādi ar giberlīnskābi, etilēnu un cukuriem saistīti signālceļi (Allan Feurtado and Kermode, 2007; Linkies *et al.*, 2009; Smeekens, 2000).

Miežos ir kartēti vairāki QTL, kas atbild par izteiktu sēklu miera stāvokli (*dormancy* angl.). Kartējošajās populācijās vairākos pētījumos QTL ar nozīmīgu efektu kartēts uz 5H hromosomas, bet ar mazāku ietekmi uz 4H un 7H hromosomām (Foley and Fennimore, 1998; Gao *et al.*, 2003; Han *et al.*, 1999; Li *et al.*, 2004; Prada *et al.*, 2004). Atsevišķos pētījumos QTL atrasti uz vairākām hromosomām (Lohwasser *et al.*, 2013; Ullrich *et al.*, 2009).

#### 1.9.2.2. Izturība pret veldrēšanos

Veldrēšanās noris, ja ir augsta gaisa temperatūra un paaugstināts nokrišņu daudzums. To ietekmē arī topogrāfija, augsnes veids, priekšaugi, augsnes apstrādes veids, slimības un auga anatomiskās īpašības, piemēram, sakņu sistēma, auga garums, stiebra sieniņu blīvums, vārpas/skaras smagums un veids (Brunava *et al.*, 2015). Zaļās revolūcijas laikā selekcijā ieviestie puspunduri ar *sdw1* un *uzu1* (*semi-brachytic1*) lokusiem ir izturīgāki pret veldrēšanos un to audzēšana ļāvusi palielināt slāpekļa devas, izvairoties no veldrēšanās palielinātu devu ietekmē, un

tādējādi cēlusies ražība. Abiem mutantiem ir stabili stiebri, kas spēj noturēt smagas vārpas. *Sdw1* gēns kodē GA<sub>20OX</sub>-2 oksidāzi, kas piedalās giberelīnskābes sintēzes ceļā (Itoh *et al.*, 2004). Savukārt *uzu1* kodē Tāļa sīkplikstiņa brasinosteroīdu receptora gēna *BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE1 (BRI1)* ortologu miežos (Chono *et al.*, 2003). Nesen kartēts vēl viens gēns, kas nosaka augstu izturību pret veldrēšanos – *erectoides-k.32 (ert-k.32)*, kas atrodas uz 6H hromosomas centromēras rajonā (Skov Kristensen *et al.*, 2016).

Ar asociāciju kartēšanas metodi QTL ieņēmībai pret veldrēšanos kartēti uz hromosomām 1H, 2H, 3H, 5H un 6H (Tondelli *et al.*, 2013).

### 1.9.3. Graudu kvalitātes rādītāji

#### 1.9.3.1. Cietes saturs

Ciete uzkrājas graudu endospermā un kalpo par sēklas enerģijas rezervēm. Ciete var sastādīt 62 – 77% no grauda kopējās masas (Asare *et al.*, 2011). Ciete sastāv no polimēriem – amilozes un amilopektīna, un lielākajai daļai miežu šķirņu tās ir attiecībā 1:3, respektīvi 20 – 30% no cietes sastāv no amilozes, bet 70 – 80% amilopektīna (Oscarsson *et al.*, 1997; Song and Jane, 2000). Amilozes un amilopektīna attiecību nosaka ģenētiskie faktori. Ir zināmi vairāki mutanti ar izmainītu amilozes un amilopektīna attiecību. Mutācija *wx* lokusā nosaka vaskveida endospermu, kas nesatur amilozi. *Wx* lokuss atrodas uz 7H hromosomas un kodē ar granulām saistīto cietes sintāzi I (GBSS I) (Hebelstrup *et al.*, 2017; Washington *et al.*, 2000). Individīdiem ar lokusu *amo1*, kas atrodas uz 7H hromosomas, raksturīgs augsts (35 – 45%) amilozes saturs (Borén *et al.*, 2008). Lokuss *I1a* kodē cietes sintāzi (Morell *et al.*, 2003). Mutantiem ar šo lokusu ir ļoti grūti sagremojama ciete. Cilvēkiem šādi graudi ir veselīgi, jo tiem ir augsts šķiedrvielu saturs un zems glikēmiskais indekss (Bird *et al.*, 2004; Rahman *et al.*, 2007). Vairāki mutanti ar izmainītu amilozes un amilopektīna attiecību identificēti ar TILLING (*Targeting-Induced Local Lesions IN Genomes* angl.) metodi (Sparla *et al.*, 2014).

Izmantojot asociāciju kartēšanas metodi, QTL, kas nosaka cietes saturu graudos, kartēti uz visām septiņām miežu hromosomām (Pasam *et al.*, 2012).

#### 1.9.3.2. Beta-glikānu saturs graudos

Beta-glikāns ((1-3, 1-4)-β-D-glikāns) ir polisaharīds, kas atrodas šūnu sienīnās. Miežos tas atrodas galvenokārt endospermā un aleirona slānī. Miežu izmantošanas veids ir atkarīgs no beta-glikānu daudzuma graudos. Cilvēku uzturā vēlami graudi ar augstu beta-glikānu saturu, jo tie samazina holesterīna līmeni serumā (Wang *et al.*, 2013). Graudi ar paaugstinātu beta-glikānu

saturu samazina sagremojamību, tādēļ tie nav vēlami lopbarībā (Bleidere and Gaile, 2012), kā arī iesala ražošanā, jo samazina iesala kvalitāti (Wang *et al.*, 2004).

Dažādās miežu morfoloģiskajās grupās ir atšķirīgs beta-glikānu daudzums. Vairāk beta-glikānu ir kailgraudu miežos, miežos ar īsiem akotiem un ar vaskveida endospermu (Fastnaught *et al.*, 1996). Katru no šīm morfoloģiskajām pazīmēm kodē viens gēns – *nud* (kailgraudainība), *lks2* (īsi akoti), *waxy* (vaskveida endosperma) (Swanston, 1995). Vārpām ar atšķirīgu kanšu skaitu beta-glikānu daudzums neatšķiras (Fastnaught *et al.*, 1996).

Beta-glikānu saturu graudos var ietekmēt vides apstākļi, kā, piemēram, audzēšanas sistēma un audzēšanas sezona (Ehrenbergerová *et al.*, 2003). Augstāks beta-glikānu saturs graudos ir sezonās ar augstu mitruma daudzumu un paaugstinātu gaisa temperatūru (Ehrenbergerová *et al.*, 2003; Fastnaught *et al.*, 1996).

Vairāki beta-glikānu saturu graudos nosakošie QTL ir kartēti divu vecākaugu pēcnācēju populācijās. Populācijā ‘Steptoe’ × ‘Morex’ beta-glikānu saturu nosakošie QTL ir kartēti uz hromosomām 1H un 2H (Han *et al.*, 1995). ‘Beka’ × ‘Logan’ populācijā QTL kartēti uz hromosomām 1H, 5H un 7H (Molina-Cano *et al.*, 2007), ‘CDC Bold’ × ‘TR251’ – 2H, 3H, 5H un 7H (Li *et al.*, 2008), bet ‘Yonezawa Mochi’ × ‘Neulssalbori’ – divās vietās uz 7H hromosomas (Kim *et al.*, 2011). Ar asociāciju kartēšanas metodi beta-glikānu saturs miežu graudos saistīts ar hromosomu reģioniem hromosomās 1H, 4H, 5H, 6H un 7H (Shu and Rasmussen, 2014).

#### 1.9.3.4. Graudu izmērs un svars

Graudu izmērs un masa ir nozīmīgi kvalitātes rādītāji gan alus, gan lopbarības miežiem. Miežu graudu izmērs būtiski atšķiras dažādos audzēšanas gados un dažādiem genotipiem (McAllister *et al.*, 2011). Sīkākiem graudiem parasti raksturīgs mazāks cietes un lielāks proteīna saturs, tādēļ no tiem var saražot mazāk ekstrakta un tie nav vēlami iesala ražošanā (Yu *et al.*, 2017). Rupjiem graudiem priekšroka tiek dota arī lopbarības sagatavošanā, jo tie ir bagātāki ar cieti un līdz ar to nodrošina augstāku barības kvalitāti (Edney, 1996). Selekcijas programmās, tai skaitā Latvijā, graudu izmēra un svara raksturošanai izmanto tādus indikatorus kā tūkstoš graudu svars un tilpummasa (Andersson *et al.*, 1999; Bleidere and Gaile, 2012).

Vairāki gēni kontrolē auga un graudu pazīmes, kas saistītas ar graudu izmēru. Ir atrasta saistība starp miežiem ar kailgraudainību (*nud*), īsiem akotiem (*lks2*), un vaskveida endospermu (*waxy*) un grauda izmēriem, izteiktiem kā tūkstoš graudu masa (Swanston, 1995). Tāpat saistība ar graudu izmēru ir lokusiem, kas saistīti ar agrīnumu (*eps*), atbildi uz fotoperiodu (*ppd*), vārpas formu (*vrs*), pundurainību (*denso*) un puspundurainību (*sdw*) (Coventry *et al.*, 2003).

QTL, kas atbildīgi par tūkstoš graudu masu, kartēti uz visām septiņām miežu hromosomām (Pasam *et al.*, 2012).

#### 1.9.4. Izturība pret slimībām

##### 1.9.4.1. Miltrasa

Graudaugiem miltrasu izraisa patogēns *Blumeria (Erysiphe) graminis* f.sp. *hordei*. Īpaši bīstama miltrasa ir mērenajā klimata joslā, kur miltrasas izraisītie bojājumi augiem var radīt līdz 40% ražas zaudējumu (Chaure *et al.*, 2000). Lai gan miltrasas kontrolei pieejami efektīvi agroķīmiskie kontroles līdzekļi, bioloģiskajā lauksaimniecībā tie netiek pielietoti, tādēļ nepieciešamas pret miltrasu izturīgas šķirnes. Miežu šķirnēs, tautas selekcijas līnijās un savvaļas miežu sugās ir identificēti vairāki miltrasas izturības gēni un QTL (Weibull *et al.*, 2003).

*Mla* gēns atrodas uz 1H hromosomas īsā pleca, un tam fenotipiski ir raksturotas vairāk kā 30 alēles, taču miežu selekcijā Eiropā plaši izmanto tikai dažas (Weibull *et al.*, 2003). *Mla* gēns nosaka izolātu (rases) specifisku izturību pret miltrasu.

*Mlo* lokuss homozigotiski recesīvā stāvoklī (nefunkcionāls gēns, *mlo*) nodrošina plaša spektra izturību pret gandrīz visiem miltrasas izolātiem (Büschges *et al.*, 1997). Pazīstamas vairāk nekā 30 dabiskas un inducētās mutaģenēzes ceļā iegūtas *mlo* alēles. Selekcijā plašāk izmantotas ir *mlo-5* un *mlo-9* alēles, kas inducētas ar etilmetasulfonātu, kā arī dabiski izveidojusies *mlo-11* alēle. *Mlo-5* un *mlo-9* alēles pilnīgi neveido MLO proteīnu, un *mlo-5* un *mlo-9* augiem raksturīgi nekrotiski laukumi uz lapām, kas var samazināt šķirnes ražību (Wolter *et al.*, 1993), savukārt *mlo-11* alēle satur funkcionālu MLO gēnu, kas tiek transkribēts ļoti zemā līmenī, taču ar to pietiek, lai nodrošinātu miltrasas izturību un novērstu negatīvo ietekmi uz ražību (Piffanelli *et al.*, 2004).

##### 1.9.4.2. Vārpu fuzarioze

Vārpu fuzariozi graudaugiem izraisa vairākas *Fusarium* sugas, galvenokārt *F. graminearum*. Ir zināms, ka reģionos ar vēsu piejūras klimatu, tai skaitā Baltijas valstīs, ziemas kviešu sējumos pārsvarā izplatītas sugas *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. poae*; pieaug *F. sporotrichioides* sastopamība (Bottalico and Perrone, 2002; O *et al.*, 2008).

Fuzariozes rezultātā graudaugiem samazinās raža un graudu kvalitāte. Papildus ekonomiskos zaudējumus rada piesārņojums ar mikotoksīniem (sēņu vielmaiņas galaproduktiem), kas ir toksiski gan cilvēkiem, gan dzīvniekiem (Urrea *et al.*, 2002). Nozīmīgākie *Fusarium* ģints radītie mikotoksīni, kas rada lielākos zaudējumus Eiropā un pasaulē, ir deoksinivalenols (DON) un zearalenons (ZEN) (Bottalico and Perrone, 2002; Desjardins, 2007).



Inficēšanos ar vārpu fuzariozi veicina silti (25 – 30 °C) un mitri ap laikapstākļi graudaugu ziedēšanas laikā (Wallwork, 2000). Agronomiskās prakses un augu aizsardzības līdzekļu preparātu lietošana var tikai daļēji samazināt slimības intensitāti.

Ģenētiski izturīgu šķirņu audzēšana ir ekonomiski visizdevīgākā un vidi saudzējošākā slimības ierobežošanas metode. Ģenētiski noteiktai izturībai ir lielākais potenciāls vārpu fuzariozes infekcijas samazināšanā, lai gan izturīgu šķirņu selekcija ir problemātiska. Tādēļ izturības pārbaužu metožu izstrāde vārpu fuzariozes izturības noteikšanai un hibrīdu pārbaudes ir viens no daudzu selekcijas programmu uzdevumiem (Nesvadba *et al.*, 2006; Takeda, 1990). Latvijas kailgraudu un plēkšņaino miežu selekcijas līnijās konstatēta nozīmīga vārpu fuzariozes izturības un mikotoksīnu koncentrācijas graudos ģenētiskā mainība (Buerstmayr *et al.*, 2004).

Deviņās divu vecākaugu krustojumu populācijās veikta kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšana un fuzariozes izturības QTL atrasti uz visām septiņām miežu hromosomām (Canci *et al.*, 2004; Dahleen *et al.*, 2003; de la Pena *et al.*, 1999; Hori *et al.*, 2005; Horsley *et al.*, 2006; Ma *et al.*, 2000; Mesfin *et al.*, 2003; Sato *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 1999).

Ar asociāciju kartēšanas metodi ir atrasti 37 DON koncentrāciju nosakoši QTL un 14 ar fuzariozes izturību saistīti QTL ar mazu ietekmi uz pazīmes mainību ( $r^2$  vērtība 0.01 līdz 0.05) (Massman *et al.*, 2011).

Molekulārie marķieri fuzariozes izturības noteikšanai izmantoti dubultoto haploīdu līnijās (Nesvadba *et al.*, 2006).

#### 1.9.4.3. Tīklplankumainība

Miežu lapu tīklplankumainību ierosina šauri specializēts patogēns, kas inficē tikai miežus, sēne *Pyrenophora teres*, kura pastāv divās formās:

- *Pyrenophora teres* f. *teres*, kas izraisa tipiskos tīklplankumainības simptomus;
- *Pyrenophora teres* f. *maculate*, kas izraisa tumši brūnus, apaļus vai elipsveida 3 x 6 mm lielus plankumus ar hlorotisku apmali, bez tipiskā tīklveida zīmējuma.

Šos atšķirīgos simptomus nosaka gan auga genotips, gan slimības ierosinātāja patotips (Smedegård-Petersen, 1977).

QTL un gēni, kas nosaka izturību pret tīklplankumainību, ir kartēti uz visām miežu hromosomām, bet QTL ar nozīmīgu ietekmi uz pazīmes mainību – atsevišķos reģionos uz hromosomām 2H, 3H, 4H un 6H (Grewal *et al.*, 2008; König *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2011; O'Boyle *et al.*, 2011). Īpaši nozīmīgs reģions atrodas uz 6H hromosomas, kur galvenie gēni izturībai pret

tīkplankumainību kartēti dažādās populācijās un nodrošina izturību pret dažādiem izolātiem (Abu Qamar *et al.*, 2008; Cakir *et al.*, 2003; Emebiri *et al.*, 2005; Friesen *et al.*, 2006; König *et al.*, 2013; Manninen *et al.*, 2000, 2006).

#### 1.9.5. Pazīmes, kas saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm

Laukaugu augšanu un ražu var būtiski samazināt konkurence ar nezālēm par barības vielām, ūdeni un gaismu. Nezāļu ierobežošana ir viena no aktuālākajām augkopības problēmām, sevišķi bioloģiskajās audzēšanas sistēmās, kur ķīmisko herbicīdu izmantošana ir aizliegta, un tāpēc tiek meklētas alternatīvas nezāļu ierobežošanas stratēģijas (Lammerts van Bueren *et al.*, 2002). Arī konvencionālajā un integrētajā augkopībā nepieciešamība pēc nezāļu ierobežošanas tiek uzsvērta saistībā ar augkopības sistēmu lielo atkarību no herbicīdu izmantošanas, nezāļu rezistenci pret herbicīdiem, kā arī vides piesārņojuma kontekstā. Kā daļa no integrētas nezāļu ierobežošanas sistēmas varētu būt tādu laukaugu šķirņu izvēle, kas var nomākt vai paciest nezāļu konkurenci. Audzēšanas apstākļiem piemērotu un konkurētspējīgu laukaugu šķirņu izvēle var samazināt papildus izmaksas, kas būtu nepieciešamas nezāļu ierobežošanas pasākumiem (O'Donovan *et al.*, 2007). Nezāļu nomāktspēju veido vairākas miežu pazīmes – auga garums, agrīnums, cera forma, karoglapas garums, platums un tās veidotais leņķis ar stiebru (Piliksera *et al.*, 2013; Worthington and Reberg-Horton, 2013). Tiek uzskatīts, ka potenciāli augstākas nezāļu ierobežošanas spējas ir augiem, kas agrā attīstības stadijā uzrādījuši lielāku dzīvotspēju (*early vigour* angl.) (Bertholdsson, 2005) un vēlākās stadijās tiem ir liels lapu virsmas laukums, daudz stiebru un cera forma veicina nezāļu noseģšanu (Liebman and Davis, 2000; Mahajan and Chauhan, 2013).

##### 1.9.5.1. Auga garums

Auga garums var būt gan kvantitatīva, gan kvalitatīva pazīme, tā iedzimstamība ir sarežģīta un atkarīga no dažādiem ģenētiskajiem un vides faktoriem (Kjær *et al.*, 1995). Auga garumu samazinošie gēni *Rht* (*reduced height genes* angl.) ir kartēti uz visām septiņām miežu hromosomām (Backes *et al.*, 1995; Hori *et al.*, 2003; Kjær *et al.*, 1995; Korff *et al.*, 2006; Sameri *et al.*, 2006). Ir zināmi vairāk nekā 30 pundurainības un puspundurainības gēni (Kuczyńska *et al.*, 2013). Līdz šim selekcijā izmantoti tikai četri pundurainības gēni – *uzu*, *sdw1*, *denso*, *btwd1* (Hellewell *et al.*, 2000; Jia *et al.*, 2009; Ren *et al.*, 2016, 2010; Saisho *et al.*, 2004; Sears *et al.*, 1981; Zhang, 2000; Zhang and Zhang, 2003). Pirmie trīs no minētajiem gēniem atrodas divos lokusos uz 3H hromosomas garā pleca. Vienam no lokusiem ir vismaz trīs alēles – *sdw1*, *denso* un vēl viena, ko aprakstījis Barua *et al.* (1993). *Sdw1* un *denso* ir radušies atšķirīgu mutāciju rezultātā, bet ir alēliski, un tiem ir līdzīga ietekme uz agronomiskām pazīmēm. Tie ir saistīti ar

vēlu ziedēšanu, zemu tūkstoš graudu masu, augstu beta-glikānu saturu (Hellewell *et al.*, 2000; Jia *et al.*, 2011; Kuczyńska *et al.*, 2014, 2013; Thomas *et al.*, 1991).

*Uzu* gēns atrodas 23 cM proksimāli no *sdw1/denso* lokusa (Li *et al.*, 2015). *Uzu* mutantam ir SNP polimorfisms (A>G nomaiņa) *HvBR11* gēnā. Šī mutācija izmaina aminoskābi BR-receptora kināzes domēnā (Chono *et al.*, 2003). Normālos Japānas audzēšanas apstākļos, šis gēns samazina auga augstumu par aptuveni 10 – 20 %. Ir novērots, ka gēns kavē lapu, mezglu, akotu un stiebru elongāciju (Saisho *et al.*, 2004).

Pundurainības gēns *btwd1* atrodas uz 7H hromosomas (Ren *et al.*, 2016). Tas saistīts ar samazinātu auga garumu un agrīnumu (Ren *et al.*, 2010).

#### 1.9.5.2. Fenoloģiskās pazīmes

Augu fenoloģija ir pielāgojums videi, kas ļauj augiem nozīmīgu attīstības fāžu norises laiku saskaņot gada griezumā mainīgas pieejamības resursiem, piemēram, nokrišņu daudzumu vai saules radiācijas intensitāti vai fotoperiodu (Richards, 1991). Audzēšanas videi atbilstošs ziedēšanas laiks ir selekcijā nozīmīga un genotipu atlasē iekļaujama pazīme daudzās selekcijas programmās (Borràs-Gelonch *et al.*, 2010). Mērenā klimata graudaugus fizioloģiski iedala atkarībā no to atbildes reakcijas un ilgstošu aukstumu (vernalizācija, ko nosaka *vrn* gēni) un dienas garumu (fotoperiods, *Ppd* gēni). Ziedēšanas laiks ir atbildes reakcija, ko veido vairāki vernalizācijas un fotoperioda gēni. Ziedēšanas laiku var noteikt agrīnuma *per se* gēni, kas nav tieši saistīti ne ar fotoperiodu, ne vernalizāciju. Ar ziedēšanas laiku saistītie gēni un lokusi ir kartēti uz visām septiņām miežu hromosomām (Cockram *et al.*, 2007).

Miežiem viens no visplašāk zināmajiem ar augu atbildes reakciju uz fotoperiodu saistītajiem gēniem atrodas uz 2H hromosomas. Tā dominantā alēle *Ppd-H1* nosaka agrīnu ziedēšanu garās dienas apstākļos, bet neietekmē ziedēšanu īsās dienas apstākļos. Savukārt *ppd-H1* mutantā alēle miežiem nosaka funkciju zaudējumu (nespēju pareizi aktivēt fotoperioda atbildes reakcijas garās dienas apstākļos) (Turner *et al.*, 2005).

*Ppd-H2* atrodas uz 1H hromosomas un tiek ekspresēts īsās dienas apstākļos (Laurie *et al.*, 1995). Šī gēna kandidātgēns varētu būt *HvFT3* (ziedēšanas lokus T) gēns (Faure *et al.*, 2007; Kikuchi *et al.*, 2009).

Miežu agrīnajiem (*early maturity* angl.) mutantiem (*eam*) piemīt samazināta vai vispār nav atbildes reakcijas uz fotoperiodu. Šādi mutanti tiek izmantoti, lai šķirnes adaptētu īsās audzēšanas sezonas apstākļiem dažādās selekcijas programmās, piemēram, Zviedrijā, Austrālijā, Dienvidamerikā (Laurie *et al.*, 1995; Lundqvist, 2009; Zakhrabekova *et al.*, 2012), kā arī

ekvatoriālajos reģionos ar mērķi novākt ražu vairākas reizes gadā (Zakhrabekova *et al.*, 2012). Pie šiem gēniem pieder *Eam7* uz 6H hromosomas (Stracke and Börner, 1998), *Eam8* uz 1H hromosomas (Faure *et al.*, 2012), *Eam9* uz 4H hromosomas (Franckowiak, 1997), *Eam10* (*Hvlux1*) uz 3H hromosomas (Börner *et al.*, 2002; Campoli *et al.*, 2013).

Trīs nozīmīgākie gēni, kas veido atbildes reakciju uz vernalizāciju, ir *Vrn-H1* (*Sh2*, *HvVRN1* vai *HvBm5A*) uz 5H hromosomas, *Vrn-H2* (*Sh1*, *HvVRN2* vai *HvZCCT*) uz 4H hromosomas un *Vrn-H3* (*Sh3* vai *HvFT1*) (Laurie *et al.*, 1995; Takashi and Yasuda, 1971). Pastāv vasaras miežu genotipi, kuriem ir mutācijas šajos gēnos un nav nepieciešamības pēc vernalizācijas; šāds pielāgojums ļauj tos sēt pavasarī, tādējādi izbēgot no iespējamiem sala un sniega bojājumiem ziemā (Turner *et al.*, 2005). Starp visiem trim vernalizāciju kontrolējošiem gēniem pastāv epistātiska mijiedarbība (Casao *et al.*, 2011).

Mazāk pētīta ir “agrīnums *per se*” gēnu grupa – *eps2S* jeb *eam6* gēns uz 2H hromosomas, *eps3L* uz 3H hromosomas, *eps4L* uz 4H hromosomas, *eps5* uz 5H hromosomas, un *eps6L.1* un *eps6L.2* uz 6H hromosomas, *eps7S* uz 5H hromosomas un *eps7S* un *eps7L* uz 7H hromosomas (Laurie *et al.*, 1995).

Miežos ir kartēti vairāki Tāla sīkplikstiņa ziedēšanas laiku kontrolējošu gēnu homologi. *CO* (*CONSTANS*) gēns Tāla sīkplikstiņā kontrolē ziedēšanas laiku kā atbildes reakciju uz fotoperiodu. Miežos ir atrasti 8 šī gēna homologi – *HvCO1* līdz *HvCO8* (Griffiths *et al.*, 2003).

*ELF3* gēns ir Tāla sīkplikstiņa cirkādā ritma gēna *EARLY FLOWERING 3* (*ELF3*) homologs, kas kartēts kā *eam8* QTL. Šī gēna nēsātājiem piemīt no dienas garuma neatkarīgs agrīnums (Faure *et al.*, 2012; Zakhrabekova *et al.*, 2012).

Tāla sīkplikstiņa ziedēšanas laika regulatorgēna *GIGANTEA* homologs *HvGI* atrodas uz miežu 3H hromosomas (Dunford *et al.*, 2005).

Miežos ir atrasti pieci Tāla sīkplikstiņa ziedēšanas lokusa *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) homologi – *HvFT1* līdz *HvFT5* (Faure *et al.*, 2007).

Papildus šiem gēniem dažādās miežu populācijās ir kartēti ziedēšanas laiku kontrolējoši QTL (Li *et al.*, 2006; Pasam *et al.*, 2012).

### 1.9.5.3. Labības augsnes noseģums

Labības augsnes noseģumam ir liela nozīme nezāļu ierobežošanā. Pierādīts, ka nezāļu augsnes noseģums ir apgriezti proporcionāls labības augsnes noseģumam. Nezāļu ierobežošana saistīta ar tādām pazīmēm kā laukauga strauja augšana, liels lapu virsmas laukums, daudz stiebru (Liebman and Davis, 2000; Mahajan and Chauhan, 2013). Lielāks un dzīvotspējīgāks zelmenis vairāk noēno

augšni, tā samazinot iztvaikošanu no augsnes, kas savukārt palielina ūdens izmantošanas efektivitāti, palielinot ražas un biomasas daudzumu (López-Castañeda and Richards, 1994; Siddique *et al.*, 1990). Īpaši nozīmīga šī pazīme ir bioloģiskajā lauksaimniecībā, kur herbicīdu lietošana ir aizliegta (Piliksere *et al.*, 2013).

#### 1.9.5.4. Cera forma

Cera formu nosaka ballēs no 1 – 9: no stāva līdz klājeniskam. Noteikts, ka galvenais gēns, kas ietekmē cera formu, ir *HvFT2*, *Ppd-HD* kandidātgēns, kas atrodas uz 1H hromosomas (Cockram *et al.*, 2012).

Ar asociāciju kartēšanas metodi cera formu nosakošie QTL kartēti uz 1H hromosomas (Wang *et al.*, 2012). Graudaugos cera formu nosakošais gēns ir kartēts tikai rīsos – *PROSTATE GROWTH1 (PROG1)* atrodas uz Os02 hromosomas īsā pleca (Tan *et al.*, 2008). Atbilstoši graudaugu genomu sintēnijai, miežiem šī gēna ortologam būtu jāatrodas uz 6H hromosomas (Devos, 2005).

#### 1.9.5.5. Karoglapas platums, garums, noliekšanās leņķis

Barības vielu izmantošanas efektivitāti netiešā veidā var noteikt pēc dažādām morfoloģiskajām un bioloģiskajām pazīmēm. Viena no šādām pazīmēm ir lapu noliekšanās leņķis. Ja augs ir nepietiekoši nodrošināts ar slāpekli un fosforu, tad novērojama priekšlaicīga lapu bojāeja un līdz ar to lapu virsmas laukuma samazināšanās. Lai kompensētu virsmas laukuma samazināšanos, lapām būtu jābūt horizontāli novietotām. Turklāt šāds lapu novietojums palielina konkurētspēju ar nezālēm, jo horizontāli novietotas lapas tās vairāk noēno (Sinclair and Sheehy, 1999; Sinclair and Vadez, 2002).

Lapu virsmas laukums nosaka augs fotosintētisko aktivitāti, biomasu un ražu (Zhang *et al.*, 2015). Graudaugu lapās šūnu dalīšanās pamatā notiek lapas plātnes bazālajā daļā, savukārt distālajā daļā šūnas dalās maz un pieaug izmēros (Nelissen *et al.*, 2016).

Miežiem ir raksturots mutants *broad leaf1 (blf1)*, kam raksturīgas platas un īsas lapas (Jöst *et al.*, 2016).

Pazīmes “lapu garums” un “lapu platums” miežos ir kartētas ar asociāciju kartēšanas metodi. Kartēšanas rezultāti norādīja, ka lapu izmēru nosakošā QTL kandidātgēns ir *PHOTOPERIOD-H1 (Ppd-H1)* gēns. Lapu platumu nosakošs QTL tika atrasts arī uz 4H hromosomas (Digel *et al.*, 2016).

### 1.10. Miežiem nozīmīgu pazīmju kartēšanas iespējamība bioloģiskos saimniekošanas apstākļos

Pieprasījums pēc bioloģiskos audzēšanas apstākļos audzētas pārtikas rada nepieciešamību pēc šiem audzēšanas apstākļiem piemērotām šķirnēm ar augstu barības vielu uzņemšanas efektivitāti un augstu konkurētspēju ar nezālēm. Lai gan daudzas miežu pazīmes ir nozīmīgas gan bioloģiskos, gan konvencionālos apstākļos, vairākas pazīmes ir specifiskas bioloģiskiem audzēšanas apstākļiem. Lielākā daļa šķirņu, kuras šobrīd tiek audzētas bioloģiskos audzēšanas apstākļos, ir selekcionētas un paredzētas audzēšanai konvencionāliem apstākļiem (Lammerts Van Bueren *et al.*, 2011).

Pētījumi par to, vai selekcija un pazīmju novērtēšana, radot bioloģiskai lauksaimniecībai piemērotas šķirnes, veicama bioloģiskos vai konvencionālos apstākļos, ir pretrunīgi (Asif *et al.*, 2015; Wolfe *et al.*, 2008). Ģenētiskā kartēšana kviešu RIL populācijās, fenotipējot gan konvencionālā, gan bioloģiskā lauksaimniecība rāda, ka daļu QTL var atrast abos audzēšanas apstākļos, bet daļa ir specifiska audzēšanas apstākļiem (Asif *et al.*, 2015). Miežu pazīmju ģenētiskā kartēšana līdz šim ir veikta lielākoties konvencionāliem apstākļiem nozīmīgām pazīmēm, tās fenotipējot konvencionālos audzēšanas apstākļos.

Molekulāro marķieru izmantošana bioloģiskiem apstākļiem piemērotu šķirņu selekcijā līdz šim ir bijusi ierobežota. Līdz ar tehnoloģisko iespēju lielāku pieejamību, augstas- caurlaidspējas iekārtu attīstību un cenu krišanos, arvien vairāk palielinās iespēja selekcijā izmantot molekulāros marķierus. Lai veiktu izlasi, izmantojot molekulāros marķierus, jābūt iepriekš kartētiem vēlamās pazīmes QTL (Lammerts Van Bueren *et al.*, 2011; Wolfe *et al.*, 2008).

Bioloģiskajai lauksaimniecībai nozīmīgu miežu pazīmju kartēšana, fenotipējot gan bioloģiskos, gan konvencionālos audzēšanas apstākļos miežiem līdz šim nav veikta; tā ir nepieciešama, lai papildinātu zināšanas par bioloģiskos audzēšanas apstākļos nozīmīgu pazīmju ģenētisko pamatu un tradicionālās izlases metodes selekcijā papildinātu ar izlasi ar molekulārajiem marķieriem.

## 2. Metodika

### 2.1. Izmantotais augu materiāls

#### 2.1.1. Augu materiāls metodes "graudu sadīgšanas vārpās" izveidošanai

Pētījumā tika izmantots 61 kailgraudu miežu genotips un papildus piecas plēkšņainās šķirnes (četras Latvijas izcelsmes un Kanādas šķirne 'Samson' kā izturīgā kontrole (Nyachiro *et al.*, 2002)). Latvijas izcelsmes paraugi iegūti no AREI (Agroresursu un ekonomikas institūts) selekcionāru darba kolekcijām, 'Samson' iegūta no Amerikas Nacionālās graudaugu kolekcijas (US The National Small Grains Collection, National Plant Germplasm System of the United States Department of Agriculture - Agricultural Research Service (USDA-ARS)).

#### 2.1.2. Piemērotākās metodes izturībai pret vārpu fuzariozi izvērtēšanai

Pētījumā tika izmantotas trīs paraugu grupas, turpmāk sauktas par kolekcijām. 2008. un 2009. gada pētījumā kolekcijā bija 126 paraugi, no kuriem 104 Latvijas izcelsmes, 22 ārzemju izcelsmes. 2010. gadā kolekcijā bija 46 paraugi, no kuriem 39 no Latvijas, 7 ārzemju. 2011. un 2012. tika izvērtēti 68 paraugi, no kuriem 33 bija Latvijas izcelsmes. Visi Latvijas izcelsmes genotipie iegūti no AREI selekcionāru kolekcijām. Kā kontroles tika izmantotas ieņēmīgā šķirne 'Fontana', un izturīgā šķirne 'Fredrikson', kas iegūta no Dabas resursu un dabaszinību universitātes Austrijā (University of Natural Resources and Life Sciences (BOKU), Department of Agrobiotechnology, Institute of Biotechnology in Plant Production).

#### 2.1.3. Rekombinantās imbredās līnijas

Krustojumiem izmantojamie ieņēmīgie un izturīgie vecākaugi tika izvēlēti iepriekšējo pētījumu rezultātā (Buerstmayr *et al.*, 2004; Legzdina *et al.*, 2010). Izvēlēto vecākaugu krustojumi tika veikti 2007. gadā. Sadīgšanas vārpās izturības kartēšanai tika izveidotas divas RIL populācijas: 1) akrustojot ieņēmīgu Latvijas kailgraudu miežu selekcijas līniju 'PR 3642' ar izturīgu kailgraudu miežu šķirni 'CDC Rattan' (iegūta no Brian Rossangel, College of Agriculture and Bioresources, Kanāda) iegūti 93 hibrīdi, 2) sakrustojot ieņēmīgu kailgraudu šķirni 'CDC Rattan' ar izturīgu plēkšņaino miežu šķirni 'Samson', iegūtas 94 RIL līnijas. Izturības pret fuzariozi kartēšanai tika izveidots krustojums no ieņēmīgas šķirnes 'Fontana' un pret fuzariozi izturīgas miežu līnijas ar Ziemeļamerikas izcelsmi 'ND 16461', kas iegūtas no Amerikas Nacionālās graudaugu kolekcijas (US The National Small Grains Collection, National Plant Germplasm System of the United States Department of Agriculture - Agricultural Research

Service (USDA-ARS)). Tika iegūtas 86 RIL līnijas. Beta-glikānu saturs graudos kartēšanai tika izveidotas divas kartēšanas populācijas. Pirmajai, par kuras vecākaugiem tika izmantota kailgraudu miežu līnija no Čehijas 'KM-1910', kam raksturīgs zems beta-glikānu daudzums, un līnija ar augstu beta-glikānu saturu 'KM-2084', tika iegūtas 106 RIL līnijas. Otrai populācija tika iegūta, sakrustojot kailgraudu miežu paraugu ar augstu beta-glikānu saturu 'KM-2084' ar šķirni, kam raksturīgs zems beta-glikānu saturs 'Justina'. Līnijas 'KM-1901' un 'KM-2084' iegūtas no Kroměříž Lauksaimniecības pētniecības institūta Čehijā (Agricultural Research Institute Kroměříž, Ltd.), Dr. K. Vaculovas.

#### 2.1.4. Latvijas miežu kartēšanas populācija

Asociāciju kartēšanas populācija pop\_LV tika izveidota no 95 Latvijas izcelsmes miežu paraugiem, tai skaitā 22 kailgraudu divkanšu miežu paraugiem un 73 plēkšņainajiem miežiem, no kuriem 67 – divkanšu, bet seši – daudzkanšu mieži (1. pielikums). Mieži iegūti no AREI selekcionāru kolekcijām. Populācija tika veidota ar mērķi kartēt videi draudzīgā lauksaimniecībā nozīmīgas pazīmes tādēļ tika iekļauti paraugi ar izturību pret graudu sadīgšanu vārpās, izturību pret vārpu fuzariozi (*Fusarium* spp), miltrasu (*Blumeria graminis* L. f.sp. *hordei*), putošo melnplauku (*Ustilago nuda* (Jens.) Rostr), paraugi ar kontrastējošu lizīna un beta-glikānu saturu graudos, kā arī mutanti ar zemu fitātu daudzumu graudos.

#### 2.1.5. Bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartēšanas populācija

Asociāciju kartēšanas populācija pop\_BIO tika izveidota no 153 miežu paraugiem, no tiem 19 kailgraudu miežiem un četriem daudzkanšu miežiem (1. pielikums). Mieži iegūti no AREI selekcionāru kolekcijām. Populāciju izveidoja ar mērķi kartēt bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgas pazīmes, tādēļ paraugu izvēle balstījās uz selekcionāru rīcībā esošo informāciju par interesantiem un perspektīviem paraugiem.

## 2.2. Lauka pētījumi

Lauka izmēģinājumi tika iekārtoti Valsts Priekuļu laukaugu selekcijas institūtā (VPLSI) (no 2016. gada 1. janvāra – Agroresursu un ekonomikas institūts, Priekuļu pētniecības centrs) (2., 4., 5., 6. pielikums) (57°19' ziemeļu platums, 25°20' austrumu platums, 115 m virs jūras līmeņa) un Valsts Stendes graudaugu selekcijas institūtā (VSGSI) (no 2016. gada 1. janvāra – Agroresursu un ekonomikas institūts, Stendes pētniecības centrs), 57°12' ziemeļu garums, 22°33' austrumu garums, 78 m virs jūras līmeņa (3. pielikums).



Izmēģinājumi **sadīgšanas vārpās izvērtēšanai** tika veikti VPLSI 2007. – 2009. gadā. Paraugi tika audzēti 2.3 m<sup>2</sup> lauciņos.

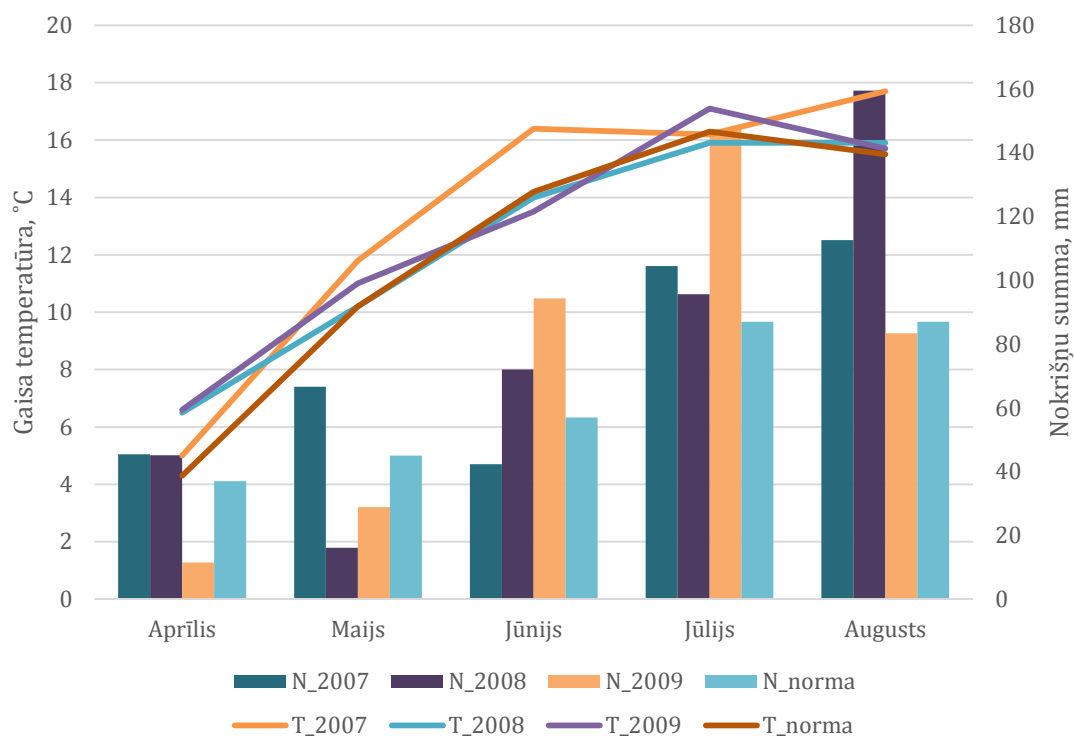
**Izturības pret vārpu fuzariozi** noteikšanai 2008. un 2009. gadā augi tika audzēti 2.3 m<sup>2</sup> lielos lauciņos, savukārt 2010. – 2012. gadā vienas līdz trīs rindu lauciņos (rindas garums 1 m), ņemot vērā pieejamo sēklu daudzumu. 2012. gadā, lai salīdzinātu nepieciešamību pēc atkārtojumiem un izvērtētu mikrovides ietekmi uz sējumiem rindās un lielāku lauciņu iekšienē, 21 šķirne tika pārbaudīta trīs atkārtojumos – divi atkārtojumi trīs rindu lauciņos, un viens atkārtojums 3.7 m<sup>2</sup> lauku iekšienē (inokulētā laukuma 0.3 x 1 m diagonāļu krustpunkts atradās 3.7 m<sup>2</sup> lauciņa diagonāļu krustpunktā un inokulētā laukuma garākās malas virziens sakrīta ar lauciņa garākās malas virzienu).

Lauka un laboratorijas eksperimenti **graudu sadīgšanas vārpās un izturības pret fuzariozi izvērtēšanai RIL populācijās** tika veikti VPLSI 2010. – 2011. gadā. **β-glikānu saturs** graudos tika izvērtēts 2010. gadā, kad lauka izmēģinājumi un laboratoriskās pārbaudes tika veiktas VSGSI.

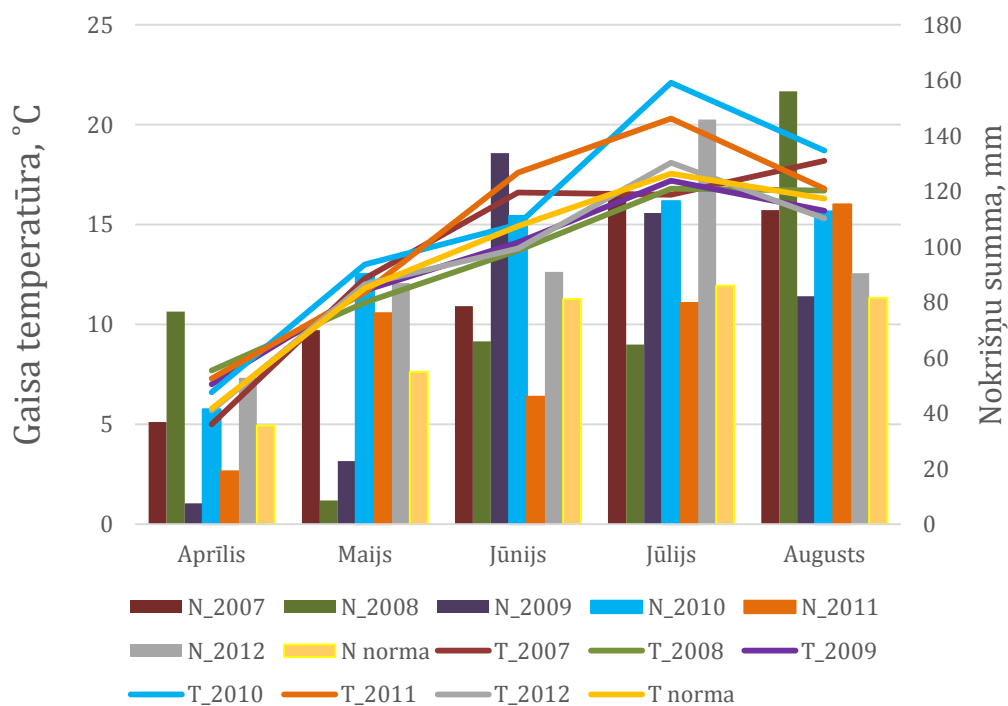
**Populācija pop\_LV** tika fenotipēta 2007. – 2009. gadā VPLSI un VSGSI. Katrā izmēģinājuma vietā tika ierīkoti trīs atkārtojumi, katrā paraugi tika iesēti nejauši izvēlētā izkārtojumā (*randomised block design* angl.) 2 m<sup>2</sup> lauciņos.

**Populācija pop\_BIO** tika fenotipēta 2010. – 2012. gadā VPLSI. Katru gadu tika iesēti četri atkārtojumi, no kuriem divi – konvencionāli apsaimniekotos laukos, bet divi – bioloģiski apsaimniekotos laukos, no kuriem viens – zemnieka laukā.

### 2.3. Lauka izmēģinājuma vietu meteoroloģiskais raksturojums



4. attēls. Nokrišņu summa, mm (N) un gaisa temperatūra, °C (T) Stendē 2007. – 2009. gada veģetācijas periodā.



5. attēls. Nokrišņu summa, mm (N) un gaisa temperatūra, °C (T) Priekuļos 2009. – 2012. gada veģetācijas periodā.

**2007. gada** veģetācijas periodā **VSGSI** laika apstākļi bija ierobežojoši vasaras miežu augšanai un attīstībai, īpaši vēlīnajām un īsstiebrainajām šķirnēm. Cerošanas fāzē augiem trūka mitrums, kas ļoti saīsināja šīs fāzes garumu. Mitruma pārbagātība tika novērota graudu veidošanās periodā, kas sekmēja atzalu (vēlīnu sekundāro stiebru) veidošanos, līdz ar to palielināja pilngatavību nesasniegušu graudu īpatsvaru ražā (7. pielikums, 4. attēls).

**2008. gadā VSGSI** laika apstākļi bija nelabvēlīgi vasaras miežu augšanai un attīstībai. Miežu dīgšanas fāzē mitrums trūkst negatīvi ietekmēja vienmērīgu sējumu sadīgšanu. Jūnijā meteoroloģiskie apstākļi bija labvēlīgi cerošanai tiem miežu paraugiem, kas sadīga ar aizkavēšanos. Jūlija vidū spēcīgā vēja un ilgstošo lietusgāžu dēļ, ar novēlošanos sacerojušais sējums sāka veldrēties. Līdz pilngatavībai miežu veldre pastiprinājās, turklāt lietus dēļ ļoti aizkavējās ražas novākšana un mieži saka dīgt vārpās. Šādi apstākļi traucēja kvalitatīvi novērtēt miežu selekcijas materiālu, jo ļoti pazemināja gan ražas graudu kvantitāti, gan kvalitāti (7. pielikums).

**2009. gada veģetācijas periodā VSGSI** laika apstākļi bija visumā labvēlīgi vasaras miežu graudu ražas veidošanai. Sausie laika apstākļi pēc sējas nelabvēlīgi ietekmēja sējumu vienmērīgu sadīgšanu, ko daļēji novērsa, sējumus pieveļot. Labvēlīgi apstākļi bija augu cerošanas fāzē, augi veidoja paaugstinātu produktīvo stiebru skaitu, kas veidoja labi noaugušu sējumu. Savukārt mitrie laika apstākļi jūlijā, bija labvēlīgi lapu slimību, īpaši miltrasas, attīstībai, kā arī nodrošināja pastiprinātu cietes uzkrāšanos graudu sausnā, kas rezultātā veidoja graudus ar pazeminātu kopproteīna saturu. Mitrāis laiks augustā aizkavēja ražas novākšanu, izraisot veldrēšanos daļai miežu paraugu, kuriem raksturīgs salīdzinoši garāks auga garums (7. pielikums).

Kopumā **VPLSI 2007. gada** veģetācijas periodā netika novērota izteikti negatīva meteoroloģisko apstākļu ietekme uz miežu augšanu un attīstību. Palielināts nokrišņu daudzums tika novērots jūlija beigās (163% virs normas), tas nedaudz aizkavēja ražas novākšanas uzsākšanu, taču augusta sākums bija sauss un negatīva ietekme uz ražas kvalitāti nebija. (8. pielikums, 5. attēls).

Kopumā **2008. gada** veģetācijas perioda vidējā gaisa temperatūra **VPLSI** par 0.6 °C pārsniedza ilggadīgi novēroto, bet nokrišņu summa bija 230 mm jeb 66% no ilggadīgi novērotās (8. pielikums). Nokrišņu praktiski nebija aprīļa 3. dekādē un ļoti maz lija arī maija sākumā, bet augu sadīgšanu tas pārāk neietekmēja, jo aprīļa pirmajās divās dekādēs nokrišņu bija ļoti daudz. Miežu augšanu un attīstību negatīvi ietekmēja sekojošais sausuma periods: maija 3. dekādē un jūnija 1. dekādē nokrišņu nebija nemaz. Augi ceroja maz, tiem dzeltēja apakšējās lapas, primārie stieбри veidojās īsi. Pēc nokrišņu atsākšanās jūnija vidū sāka attīstīties sekundārie stieбри, tie garumā pārspēja primāros stiebrus, un sējumi bija ļoti neizlīdzināti gan pēc stiebru garuma, gan

pēc gatavības iestāšanās laika. Sekundārajos stiebrus graudi bija nepilnīgi nobrieduši un sīki. Nokrišņu daudzums augustā par 79% pārsniedza ilggadīgi novēroto. Tas traucēja ražas novākšanu un izraisīja pastiprinātu graudu sadīgšanu vārpās, veldrēšanos un graudu kvalitātes samazināšanos. Palielinātā mitruma dēļ nebija iespējams precīzi novērtēt gatavības iestāšanos.

**2009. gadā VPLSI** vidējā gaisa temperatūra par 0.8 °C pārsniedza ilggadīgi novēroto, bet nokrišņu summa bija 2700 mm, jeb 99% no ilggadīgi novērotās. Nokrišņu nebija aprīļa 3. dekādē un maija sākumā, tāpēc sējumi bija jāpieveļ. Maija mēnesī kopumā nokrišņu bija maz- tikai 42% no ilggadīgi novērotā. Jūnija 1. un 2. dekādē bija palielināts nokrišņu daudzums – attiecīgi 721 un 157% no ilggadīgiem datiem. Izteikti negatīva šo meteoroloģisko apstākļu ietekme uz miežu attīstību netika novērota. Jūnija sākumā lietavas aizkavēja sējuma smidzināšanu ar herbicīdu, jo nebija iespējama traktortehnikas pārvietošanās pa lauku, kā arī veicināja pastiprinātu augsnes sablīvēšanos. Paaugstināts nokrišņu daudzums – 168% no ilggadīgi novērotā – bija arī jūlija 1. dekādē, tas radīja bažas, ka lietavas varētu veicināt miežu veldrēšanos. Ievērojami nokrišņi bija arī augusta 2. dekādē – 194% no ilggadīgi novērotā. Tas traucēja ražas novākšanu, bet negatīva ietekme uz ražas kvalitāti netika novērota (8. pielikums).

**2010. gadā VPLSI** veģetācijas periodā vidējā gaisa temperatūra par 2.6 °C pārsniedza ilggadīgi novēroto, bet nokrišņu summa bija 317 mm jeb 143% no ilggadīgi novērotās. Maija 1. un 3. dekādē bija palielināts nokrišņu daudzums – attiecīgi 281% un 143% no ilggadīgi novērotā, bet 2. dekādē temperatūra par 6.8 °C pārsniedza ilggadīgi novēroto un nokrišņu daudzums sasniedza tikai 73% no ilggadīgajiem rādītājiem. Iespējams, ka tas veicināja strauju labību laputu (*Sitobion avene*) savairošanos, kuras savukārt sekmēja strauju miežu dzeltenpundurainības vīrusa izplatību. Izteikti negatīva šo meteoroloģisko apstākļu ietekme uz miežu dīgšanu un attīstību netika novērota. Palielināts nokrišņu daudzums bija arī jūnijā, īpaši 3. dekādē, kad tie sastādīja 191% no ilggadīgi novērotā, kas atsevišķās sējumu vietās izraisīja agru veldrēšanos. Arī jūlija 1. un 3. dekādē bija paaugstināts nokrišņu daudzums, bet gaisa temperatūra bija par 5.4 °C augstāka nekā ilggadīgi novērotā. Tas paātrināja graudu nobriešanu, visi paraugi nogatavojās gandrīz vienlaicīgi, bet graudi veidojās sīki. Ražas vākšana tika uzsākta agrāk nekā parasti.

**2011. gadā VPLSI** aprīlis kopumā bija siltāks (arī pa dekādēm), bet nokrišņiem nabadzīgāks nekā norma. Ar 12. aprīli reģistrēts veģetācijas perioda sākums. Aprīļa 3. dekādē uznāca siltuma vilnis, kad gaisa vidējā temperatūra tika reģistrēta par 4.9 °C augstāka nekā ilggadīgie rādītāji. Maijskopumā nedaudz siltāks un nokrišņiem bagātāks nekā ilggadīgie rādītāji. Jūnija 1. dekādē uznāca karstuma vilnis, gaisa vidējai temperatūrai paaugstinoties par 7.1 °C virs normas, nokrišņi tikai 7% no normas. 2. un 3. dekāde bija nedaudz siltākas (nepārsniedzot 1 °C robežas) nekā norma, – 2.dekādē nokrišņu daudzums atbilda ilggadīgajiem vidējiem rādītājiem, bet 3. dekāde

bija nokrišņiem nabadzīgāka nekā norma. Augstas gaisa vidējās temperatūras tika reģistrētas arī pa dekādēm jūlijā, nokrišņu daudzumam tikai 2. dekādē pārsniedzot normu, bet 1. un 3. dekādē nesasniedzot ilggadīgo vidējo rādītāju līmeni. Arī augusts kopumā bija siltāks par normu, – nokrišņu daudzums 1. un 3. dekādē bija tuvu normai, bet 2. dekādē divas reizes pārsniedza normu. Septembrī gaisa vidējās temperatūras saglabājās augstākas par normu. Mēneša 1. dekādē nokrišņu daudzums atbilda normai, bet 3. dekādē nolija tikai 21% no normas (8. pielikums).

**2012. gadā VPLSI** vidēji aprīlis raksturojams kā siltāks (1.1 °C virs normas) un nokrišņiem bagātāks (par 33%), ja salīdzina ar ilggadīgajiem novērojumiem. Ar 11. aprīli reģistrēts veģetācijas perioda sākums. Maijs vidēji bija siltāks (1.0 °C virs normas) un nokrišņiem bagātāks (155% no ilggadīgajiem datiem) nekā norma. Pavasara salnas tika novērotas vēl līdz 14. maijam. Jūnijs vidēji bija vēsāks (1.0 °C zem normas) un nokrišņiem nedaudz bagātāks (par 16 %), salīdzinot ar ilggadīgajiem datiem. Jūlijs vidēji bija siltāks (1.2 °C virs normas) un nokrišņiem bagātāks (157 % no ilggadīgajiem datiem) nekā norma. Augusts vidēji bija vēsāks (0.6 °C zem normas), ar līdzīgu nokrišņu daudzumu kā ilggadīgie novērojumi. Septembrī vidējā gaisa temperatūra 1. dekādē atbilda normai, bet 2. un 3. dekādē bija augstāka (attiecīgi 2.3 °C un 1.2 °C virs normas) nekā ilggadīgajos novērojumos. Nokrišņu daudzums septembrī gan pa dekādēm (attiecīgi 32 %, 66% un 89%), gan vidēji mēnesī (62%) bija mazāks kā ilggadīgie rādītāji (8. pielikums).

## 2.4. Vārpu fuzariozes izturības noteikšanas metodiku salīdzinājums

### 2.4.1. Inokulācijai izmantotais materiāls un inokulācijas metodes

2008. – 2010. gadā konīdiju suspensijas tika pagatavotas no sausiem, ar *Fusarium culmorum* inficētiem graudiem, ko ražojis “Prophyta GmbH” (Vācija). Pieci gramu infekcijas materiāla tika inkubēti 1 l istabas temperatūras ūdens vienu stundu un tad nofiltrēti. Sporu koncentrācija inokulācijas materiālā bija  $1 \times 10^5$ . No 2011. gada bija pieejams vietējais infekcijas materiāls – *Fusarium culmorum* izolāts Nr. 52 (27-2) no Viļānu rajona (Latvija), un tas tika izmantots inokulācijai. *F. culmorum* uz agara barotnēm tika audzēts divas nedēļas, micēlijs tika izšķīdināts destilētā ūdenī, izveidojot makro konīdiju suspensiju ar vēlamo koncentrāciju. Makro konīdiju suspensija ar sporu koncentrāciju  $5 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$  tika pielietota 2011. gadā. Lai panāktu izteiktākus slimības simptomus, 2012. gadā sporu koncentrācija tika palielināta līdz  $7 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ .

Lai novērtētu izturību pret vārpu fuzariozi, tika izmantotas divas metodes: nogriezto vārpu metode (Takeda, 2004), kas tika izmantota 2008. – 2010. gadā, un mākslīgā inficēšana lauka apstākļos, kas adaptēta pēc Buerstmayr (2002) metodikas. Daļa 2011. un 2012. gada augu materiāla tika testēta ar abām metodēm.

Ar nogrieztu vārpu metodi katram paraugam ZDK 65 fāzē tika nogrieztas trīs vārpas, katra vārpa tika uzskatīta par vienu atkārtojumu. Vārpas no stiebra tika atdalītas otrajā mezglā no vārpas un ievietotas noslēgtā telpā ar gaisa mitrinātāju. Gaisa mitrinātājs ar ūdeni tika papildināts divas reizes dienā un katru reizi darbojās 5 stundas pēc uzpildes. Inokulācija tika veikta vakarā. Temperatūras un gaismas režīms netika kontrolēts un bija atkarīgs no meteoroloģiskajiem apstākļiem. Inficēto graudu skaits katrā vārpā astoņas dienas pēc inokulācijas uzsākšanas tika noteikts vizuāli un izteikts skalā no 0 līdz 100%.

Inokulācijai lauka apstākļos ieņēmīgajā augu augšanas stadijā ZDK 55 individuāli tika inokulēti katrs paraugs. Inokulācija tika atkārtota pēc trīs dienām. Inokulācija tika veikta vēlā pēcpusdienā, kad gaisa temperatūra bija zemāka par 20 °C. Gaisa mitrums bija atkarīgs no meteoroloģiskajiem apstākļiem. Inficēto vārpu daudzums tika noteikts vizuāli, izsakot procentos no visām vārpām lauciņā 18., 22. un 26. dienā pēc inokulācijas. Katram lauciņam tika aprēķināts laukums zem slimības progresēšanas līknes (AUDPC), kā aprakstījis Buerstmayr *et al.* (2000). Šis rādītājs tika izmantots slimības postīguma izvērtēšanai.

## 2.5. Graudu sadīgšanas vārpās metodiku salīdzinājums

Lai laboratorijas apstākļos novērtētu sadīgšanu vārpās, no katra parauga graudu pilngatavības stadijā (ZDK 92 fāze) (Zadoks *et al.*, 1974) tika ievāktas trīs vārpas. Testēšanas metode tika adaptēta un modificēta, par pamatu izmantojot Derycke *et al.* (2002) izstrādāto metodiku. Vārpas tika ievietotas Petri traukos starp samitrināta filtrpapīra loksnēm un inkubētas 20 °C temperatūrā ar 16h gaismas un 8h tumsas fotoperiodu. Pēc četrām, septiņām un desmit dienām tika noteikts sadīgušo graudu skaits (6. attēls). 2007. gadā vārpas tika diedzētas uzreiz pēc novākšanas, bet 2008. un 2009. gadā tika salīdzināta sadīgšana vārpās uzreiz diedzētām vārpām un vārpām, kas četras nedēļas uzglabātas 20 °C temperatūrā. Tā kā 2008. gadā graudu nobriešanas laikā bija palielināts nokrišņu daudzums (5. attēls), bija iespējams novērtēt graudu sadīgšanu vārpās lauka apstākļos. Sadīgšana vārpās tika novērtēta vizuāli katram paraugam, visam lauciņam skalā 0 – 4 (0 – nav sadīgušu graudu, 4 – praktiski visi graudi sadīguši) (7. attēls).



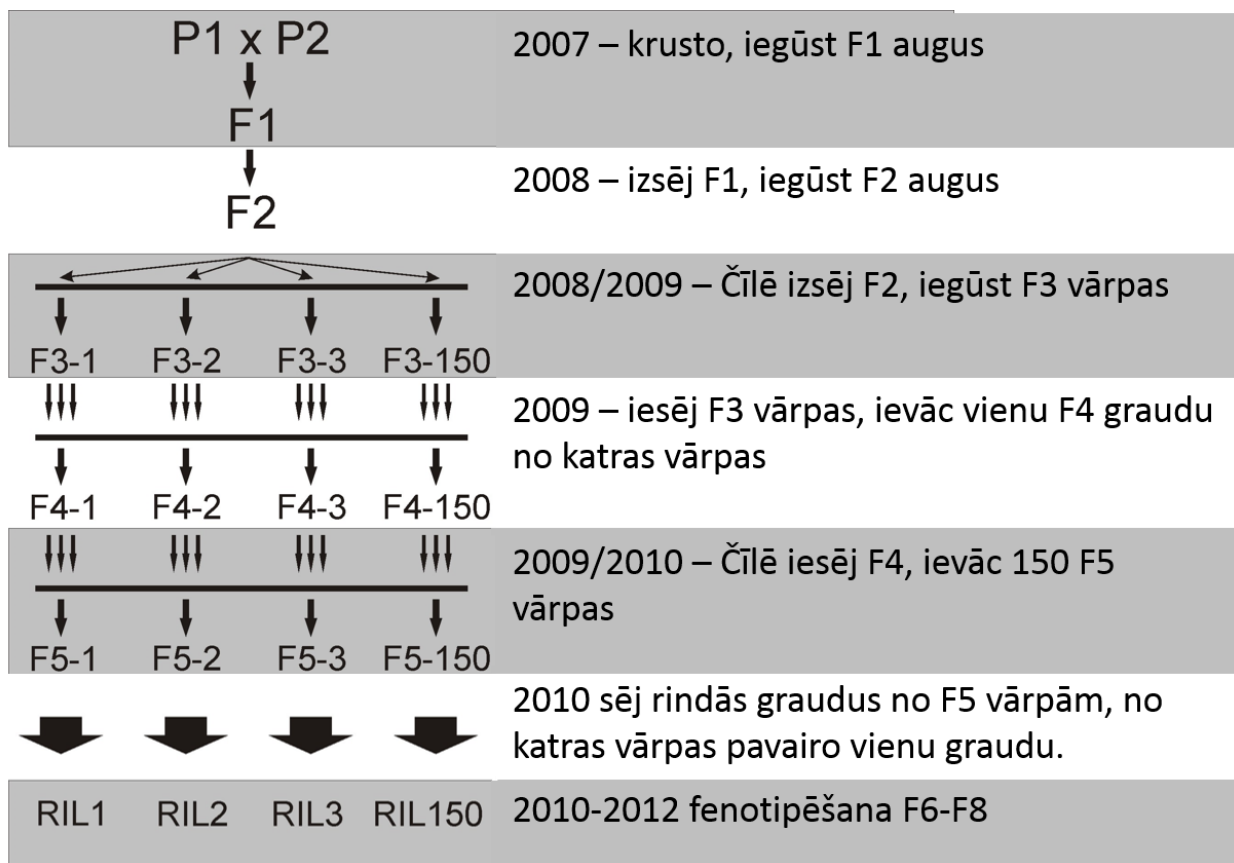
6. attēls. Graudu sadīgšanas vārpās izvērtējums laboratorijas apstākļos.



7. attēls. Vārpās sadīgušo graudu novērtēšana lauka apstākļos.

## 2.6. RIL populāciju izveide un fenotipēšana

RIL populācijas tika izveidotas, krustojot vecākaugus (skat. 0. apakšnodaļu) ar kontrastējošām īpašībām katrai no pētītajām pazīmēm (8. attēls). RIL populācijās pēc krustošanas vairākās paaudzēs augiem ļauj apputeksnēties pašapputes ceļā līdz tiek iegūti praktiski homozigoti augi. Lai pēc iespējas ātrāk iegūtu F5 populācijas, divās sezonās (2008/2009 un 2009/2010) tika audzētas divas paaudzes: vasarā augi tika pavairoti Latvijā, ziemā tika sūtīti pavairošanai uz Čīli (Campex Baer Limitada, Cajon, Temuco, Čīle).



8. attēls. RIL populāciju veidošanas shēma.

Lauku izmēģinājumi tika iekārtoti VPLSI laukos 2010. un 2011. gadā. Graudu sadīgšana vārpās tika izvērtēta uz lauka audzētiem augiem 92 attīstības stadijā, nogriežot trīs vārpas un tās diedzējot starp mitriem filtrpapīriem Petri platēs 20°C temperatūrā ar 16 h/8h fotoperiodu. Sadīgušās vārpas tika skaitītas septītajā dienā pēc diedzēšanas uzsākšanas.

Vārpu fuzariozes izturības novērtēšanai 2010. gadā tika izmantota nogriezto vārpu metode (Takeda, 2004), bet 2011. – inokulācija lauka apstākļos ar *Fusarium culmorum* celmu. Augi tika audzēti 1 m garos lauciņos vienā vai divās rindās. Izturību nosakot ar nogriezto vārpu metodi, 65 attīstības stadijā vārpas tika nogrieztas otrajā mezglā no augšas un ievietotas mitruma kamerā, kuru ar ūdeni papildināja divas reizes dienā un tā darbojās 5 stundas pēc uzpildes. *Fusarium culmorum* celms (Prophyta, Vācija) tika izmantota konīdiju suspensijas pagatavošanai ar sporu koncentrāciju  $1 \times 10^5$ . Infekcijas pakāpe skalā 0 līdz 100% tika noteikta astoņas dienas pēc inokulācijas. 2011. gadā augi tika inokulēti lauka apstākļos pēc Buerstmayr *et al.* (2002) metodes. Vārpas tika inokulētas augu 65 attīstības stadijā ar vietējas izcelsmes *Fusarium culmorum* celmu Nr.52 (27-2) ar makrokonīdiju suspensiju  $5 \times 10^4$  sporas ml ūdens. Vārpu inficēšanās pakāpe visam lauciņam vizuāli tika noteikta 18, 22 un 26 dienas pēc inokulēšanas. AUDPC katram lauciņam tika aprēķināta pēc Buerstmayr *et al.* metodikas (2000).



Beta – glikānu saturs graudos ( $\text{g kg}^{-1}$ ) tika noteikts VSGSI, izmantojot Megazyme kitus (Megazyme International Ireland Ltd, Īrija).

## 2.7. Asociāciju kartēšanas populāciju fenotipēšana

### 2.7.1. Pazīmes saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm

**Auga garumu** mēra graudauga attīstības fāzē ZDK 90-92. Mēra auga garumu, ieskaitot stiebru un vārpu bez akotiem.

**Labības augsnes noseģumu** nosaka graudauga attīstības fāzē ZDK 31-32. Skatoties no augšas, vizualizē divdimensiju attēlu, kurā novērtē labības augu noēnoto augsnes daļu, izsakot to procentos.

**Nezāļu augsnes noseģumu** nosaka graudauga attīstības fāzē ZDK 31-32. Skatoties no augšas, vizualizē divdimensiju attēlu, kurā novērtē nezāļu augu noēnoto augsnes daļu (9. attēls).



9. attēls. Nezāļu augsnes noseģuma mērīšana

**Zelmeņa augstumu** mēra graudauga attīstības fāzē ZDK 31-32, mērot augstumu no augsnes līdz lapu zelmeņa augšai.

**Cera formu** nosaka graudauga attīstības fāzē ZDK 25-29 ballēs no 1 – 9. Vizuāli novērtē leņķi, kas veidojas starp augu ass centru un ārējām lapām un stiebriem. 1 - stāvs ( $< 25^\circ$ ); 3 - pusstāvs ( $26-40^\circ$ ); 5 - vidējs ( $41-55^\circ$ ); 7 - pusklājenisks ( $56-70^\circ$ ); 9 - klājenisks ( $> 70^\circ$ ).

**Karoglapas platumu un garumu** mēra galvenajam stiebram graudauga attīstības fāzē AS 47-51.

**Karoglapas noliekšanās leņķi** nosaka graudaugu attīstības fāzē ZDK 47-51. Nosaka lauciņa vidējo rādītāju ballēs no 1 – 9. Vizuāli novērtē leņķi, kas veidojas starp galveno stiebru un tā karoglapu. 1 - (< 15°); 3 - (15-29°); 5 - (30-45°); 7 - (41-60°); 9 - (> 60°).

#### 2.7.2. Pazīmes saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm un barības vielu izmantošanas efektivitāti

**Produktīvo stiebru skaitu** aprēķina pēc ražas novākšanas, saskaitot produktīvos stiebrus katrā lauciņā 0.05 m<sup>2</sup> platībā, kas pēc tam tiek pārrēķināts uz 1 m<sup>2</sup> (0.05 m<sup>2</sup> x 20). Skaita tajā pašā vietā, kur tika skaitīta laukdīdzība.

**Cerošanas koeficientu** aprēķina kā produktīvo stiebru un augu skaita 1 m<sup>2</sup> attiecību.

**Termālais laiks līdz ziedēšanai/pilngatavībai** tika izteiktas kā akumulētās grādu dienas (CDD) Tās aprēķināja kā minimālās un maksimālās temperatūras summu dienām no sēšanas līdz ziedēšanai vai pilngatavībai, ja dienas vidējā temperatūra lielāka par 5°C (T<sub>base</sub>, bāzes temperatūra miežiem).

$$CDD = \left[ \frac{T_{\max} + T_{\min}}{2} - T_{base} \right]$$

#### 2.7.3. Izturība pret abiotisko stresu

**Sadīģšana vārpās** tika novērtēta vizuāli katram paraugam, visam lauciņam skalā 0 – 4 (0 – nav sadīģušu graudu, 4 – praktiski visi graudi sadīģuši).

**Izturību pret veldrēšanos** nosaka vizuāli ballēs no 1 – 9 graudaugu attīstības fāzē ZDK 90-92.

#### 2.7.4. Pazīmes saistītas ar barības vielu izmantošanas efektivitāti

**Proteīna, cietes, beta-glikānu saturu graudos (%)**, kā arī **tilpummasu (g/l)** nosaka, izmantojot *Infratec 1241* (FOSS, Hillerode, Dānija). **Tūkstoš graudu masu** nosaka ar standartmetodi. No izmēģinājuma lauka iegūto **ražu** pārrēķina t ha<sup>-1</sup> pie graudu standartmitruma 14%.

#### 2.7.5. Slimību izturība

Izplatītākās slimības – **miltrasu** (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*), **tīklplankumainību** (*Pyrenophora teres*) – vērtē ballēs no 1 – 9 .

## 2.8. Genotipēšana

DNS genotipēšanai tika izdalīta no viena auga lapām, izmantojot “DNeasy Plant Mini Kit” (“Qiagen”, Vācija). DNS genotipēšana asociāciju kartēšanas pētījumiem tika veikta ar augstas caurlaidspējas genotipēšanas platformu, kas balstās uz Illumina GoldenGate tehnoloģiju (Rostoks *et al.*, 2006), izmantojot 1536 SNP marķierus (Close *et al.*, 2009) kā pakalpojums Kalifornijas Universitātē, Amerikas Savienotajās Valstīs. Genotipēšanas datu kvalitātes kontrole tika veikta pēc Rostoks *et al.* (2006) aprakstītās metodikas. Pētījumā netika izmantoti lokusi, kam minorās alēles frekvence (MAF, *Minor Allele Frequency* angl.) bija mazāka par 10%. SNP marķieru atrašanās vietas tika noteiktas pēc miežu konsensus kartes (Close *et al.*, 2009). Mutācija *NUD* gēnā tika genotipēta pēc Taketa *et al.* (2008) metodikas.

## 2.9. Statistiskās analīzes

### 2.9.1. Pazīmes “graudu sadīgšana vārpās” piemērotākās metodes izvēlei

Statistiskajai analīzei tika izmantota divfaktoru dispersijas analīze (ANOVA) ar atkārtojumiem, kā arī korelāciju koeficienti. Aprēķini veikti izmantojot *Microsoft Excell* (“Microsoft”, ASV).

### 2.9.2. Piemērotākās metodes izturībai pret vārpu fuzariozi izvērtēšanai

Statistiskajai analīzei izmantota divfaktoru dispersijas analīze ar atkārtojumiem (lauka inokulācijas metodei gads pieņemts par atkārtojumu) un bez atkārtojumiem. Aprēķināti fenotipiskie korelācijas koeficienti. Iedzīstamība rēķināta, izmantojot divfaktoru dispersijas analīzes dispersijas komponentes, kur

$$h^2 = 100 \cdot V_g / (V_g + V_{gs/s} + V_e/sr).$$

Pīrsona korelācijas koeficienti tika aprēķināti, izmantojot R versiju 3.2.2. aplikāciju “Psych”.

### 2.9.3. QTL kartēšana RIL populācijās

Iegūtie rezultāti tika statistiski apstrādāti, izmantojot datorprogrammu *Microsoft Excel* (“Microsoft”, ASV) un R versiju 2.15.0, izmantojot aplikācijas “moments”, “ggplot2”, “reshape2”, “PerformanceAnalytics”. Paraugi tika salīdzināti, izmantojot dispersijas analīzi un t-testu divām paraugkopām, pieņemot, ka dispersijas ir vienādas. Iedzīstamība pazīmēm “sadīgšana vārpās” un “izturība pret vārpu fuzariozi” tika aprēķināta kā korelācija (*r*) starp paaudzēm divos pētījuma gados.

#### 2.9.4. Statistiskās analīzes populācijas pop\_LV fenotipiskās daudzveidības analīzei

Vidējās vērtības, standartnovizes un dispersija analīze tika aprēķināti, izmantojot datorprogrammu *Microsoft Excel* ("Microsoft", ASV). Dispersijas analīzes (ANOVA) rezultāti tika izmantoti iedzimstamības aprēķiniem (Gordon *et al.*, 1972).

#### 2.9.5. Statistiskās analīzes populācijas pop\_BIO fenotipiskās daudzveidības analīzei

Vidējās vērtības un Pīrsona korelācijas koeficienti tika aprēķināti ar datorprogrammu GENSTAT 14.0 (2014), būtiskuma sliekšnis tika noteikts pie 95% ( $\alpha = 0.05$ ). Dispersijas analīze tika veikta izmantojot datorprogrammu GENSTAT 14.0 (2014) un REML procedūru jauktiem lineāriem modeļiem. Aprēķinātās faktoru dispersijas tika izmantotas iedzimstamības ( $h^2$ ) aprēķināšanai katrai audzēšanas sistēmai atsevišķi.

#### 2.9.6. Asociāciju kartēšana

Principiālo koordināšu analīzei tika izmantota datorprogramma DARwin5 (<http://darwin.cirad.fr/darwin>). LD aprēķiniem starp SNP lokusu pāriem tika izmantota datorprogramma Tassel5 (Bradbury *et al.*, 2007).

Asociāciju kartēšana tika veikta, izmantojot datorprogrammu *Tassel*, izmantojot noklusējuma parametrus (Bradbury *et al.*, 2007). Tika izmantots vispārējais lineārais modelis (GLM, *general linear model* angl.), gan iekļaujot, gan neiekļaujot Q-matricu (informācija par strukturētu saistību starp paraugiem), vai jauktais lineārais modelis (MLM, *mixed linear model* angl.), kuru pielietojot tika izmantota gan Q-matrica, gan K-matrica (līdzības matrica).

Q-matricas aprēķināšanai tika izmantota datorprogramma "Structure" (Pritchard *et al.*, 2000). Matricas izveidei tika atlasīti pieci līdz seši marķieri uz katras hromosomas pēc šādiem kritērijiem: marķieriem jābūt vismaz 10 cM attālumā vienam no otra, ar MAF lielāku par 30%. asociāciju kartēšanas populācijā pop\_LV tādējādi tika atlasīti 38 SNP marķieri, bet populācijā pop\_BIO– 41. Izmant

ojot atlasīto marķieru genotipēšanas datus izmantotajās miežu līnijās, tika pārbaudītas hipotēzes, ka paraugi veido vienu līdz 20 klāsterus (K). Tika izmantoti sekojoši parametri: iestrādināšana (*burn-in* angl.) - 100000, secīgo atkārtojumu (*run length* angl.) skaits - 200000, piemaisījuma modelis - 15 atkārtojumi. Par visticamāko paraugu izveidoto klāsteru skaitu tika

atzīta lielākā  $\Delta K$  vērtība, kas tiek aprēķināta, balstoties uz secīgu  $K$  vērtību logaritmisko varbūtību izmaiņām (Evanno *et al.*, 2005).

$K$ -matrica jeb pāru līdzības koeficients tika aprēķināts asociāciju kartēšanas populācijā pop\_LV ar datorprogrammu *SPAGeDi* (Hardy and Vekemans, 2002) un *Tassel* versiju 3.0 (Bradbury *et al.*, 2007), kas šeit un turpmāk tiks apzīmētas ar attiecīgi  $K_{\text{spagedi}}$  un  $K_{\text{tassel}}$ , savukārt kartēšanas populācijā pop\_BIO ar datorprogrammu *Tassel* versiju 5.

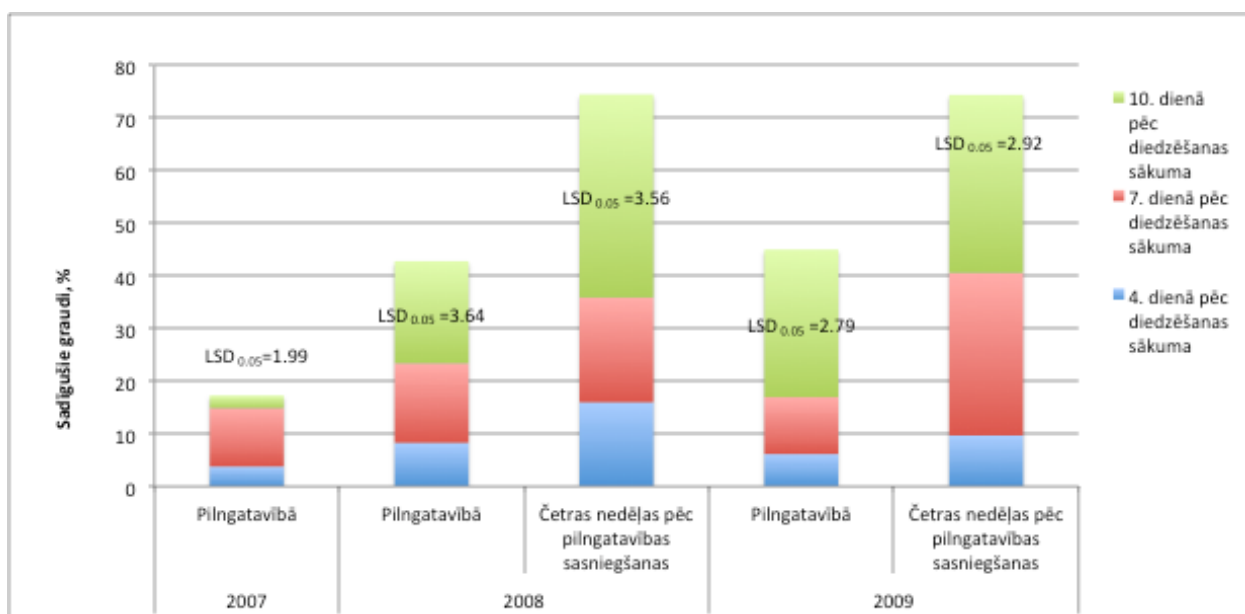
Kartējot populācijā pop\_LV, marķieru – pazīmes asociāciju  $p$ -vērtībām tika noteikts būtiskuma sliekšnis pēc Bonferroni metodes (Balding, 2006), populācijā pop\_BIO sliekšnis tika noteikts  $p \geq 0.005$ .

### 3. Rezultāti

#### 3.1. Metodikas izstrāde graudu sadīgšanas vārpās novērtēšanai

Promocijas darba ietvaros tika izstrādāta piemērotākā metode graudu sadīgšanas vārpās izvērtēšanai laboratorijas apstākļos selekcijas vajadzībām, salīdzinot laboratorijā iegūtos rezultātus ar lauka apstākļos novēroto.

Nogrieztas vārpas turot starp samitrinātiem filtrpapīriem laboratorijas apstākļos, vidējais sadīgušo graudu skaits ceturtajā, septītajā un desmitajā dienā pēc dīdžēšanas uzsākšanas būtiski atšķīrās ( $p < 0.001$ ) (10. attēls). Vislielākā genotipa ietekme uz sadīgušo graudu skaitu tika novērota 10. testēšanas dienā (63.8-81.2 %), gan dīdžējot uzreiz pēc vārpu novākšanas, gan dīdžēšanu uzsākot četras nedēļas pēc vārpu novākšanas.



10. attēls. Vidējais sadīgušo graudu skaits ceturtajā, septītajā un desmitajā dienā pēc dīdžēšanas sākuma.

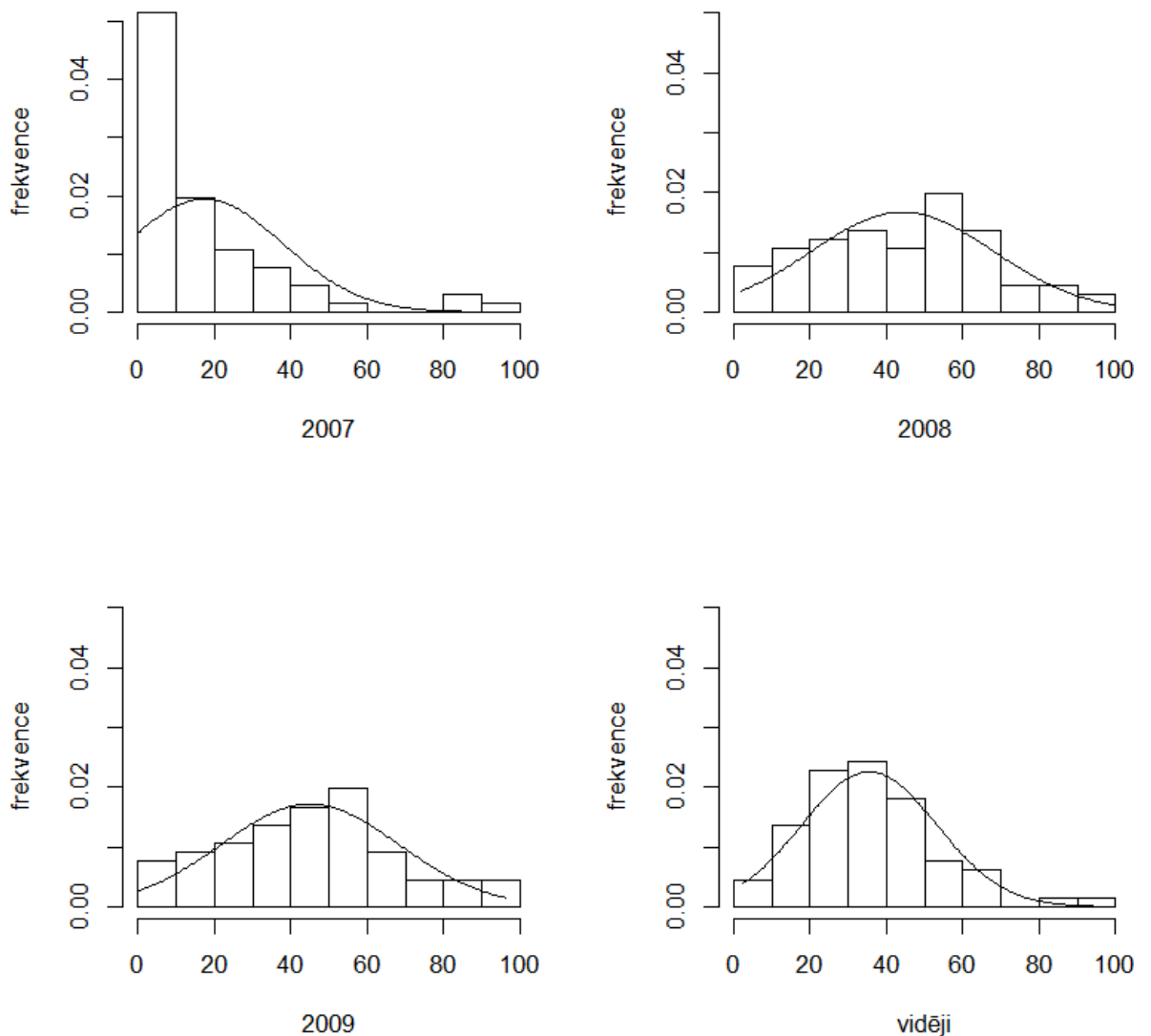
Korelācija starp sadīgušo graudu daudzumu un graudu sadīgšanas vārpās novērtējumu lauka apstākļos bija būtiska visos izmēģinājuma gados un variantos, izņemot sadīgušos graudus skaitot ceturtajā dienā pēc testa sākuma 2007. gadā (1. tabula). Visaugstākās korelācijas koeficienta vērtības tika konstatētas, sadīgušos graudus vārpās nosakot 7. un 10. testēšanas dienā. Korelācijas koeficienti starp sadīgušo vārpu skaitu 7. un 10. dienā ir augstāki testējot uzreiz pēc ražas novākšanas nevis nogaidot četras nedēļas. Vislielākā korelācija starp sadīgšanu lauka apstākļos un laboratorijas apstākļos bija sadīgšanu novērtējot 10. dienā pēc dīdžēšanas uzsākšanas un tā uzskatāma par piemērotāko metodi sadīgšanas vārpās novērtēšanai laboratorijas apstākļos.

**1. tabula. Testēšanas laika ietekme uz sadīgšanu vārpās un korelācijas koeficienti starp testēšanas metodēm.**

	Diena pēc diedzēšanas uzsākšanas	2007		2008		2009	
		Pilngatavībā	Pilngatavībā	4 nedēļas pēc pilngatavības	Pilngatavībā	4 nedēļas pēc pilngatavības	
Korelācija ar novērojumiem lauka apstākļos 2008. gadā ( $r_{0.05}=0.253$ )	4. diena	0.16	0.35	0.38	0.27	0.28	
	7. diena	0.27	<b>0.47</b>	0.28	<b>0.38</b>	0.25	
	10. diena	0.29	<b>0.51</b>	0.25	<b>0.45</b>	0.32	
Genotipa ietekmes īpatsvars ( $\eta^2$ , %)	4. diena	64.8**	65.8**	57.6**	68.3**	63.1**	
	7. diena	79.8**	52.7**	43.9*	<b>69.7**</b>	55.6**	
	10. diena	<b>81.2**</b>	<b>63.8**</b>	63.9**	<b>72.4**</b>	<b>71.3**</b>	
Testēšanas dienas ietekmes īpatsvars, ( $\eta^2$ , %)	4. diena		5.9**		2.5**		
	7. diena		6.7**		19.7**		
	10. diena		25.8**		24.2**		

\* $p < 0.005$ , \*\* $p < 0.001$

10. dienā vārpās sadīgušo graudu skaits 2007. – 2009. gadā rāda nozīmīgu pazīmes mainību (11. attēls). Visizturīgākais paraugs bija seškanšu miežu šķirne 'Samson', kam vidējais sadīgušo vārpu daudzums pa trīs gadiem bija 2.3%. Šķirne pētījumā tika izmantota kā izturīgā kontrole. Labu izturību pret graudu sadīgšanu vārpās varēja novērot arī Latvijā izveidotām selekcijas līnijām PR-3535, PR-3528, PR-3738, šķirnei 'Gāte', Kanādas izcelmes paraugam 'CDC Rattan', Amerikas Savienoto Valstu izcelmes paraugiem '01ID451H', 'Wanubet', un Zviedrijas izcelmes paraugiem 'SW-1291' un 'Hiproly'.



**11. attēls. Pazīmes “graudu sadīgšana vārpās” normālais un empīriskais salīdzinājums 2007. – 2009. gadā un vidēji pa trīs gadiem.**

### 3.2. Vārpu fuzariozes izturības izvērtēšanas metožu salīdzinājums

#### 3.2.1. Nogriezto vārpu metode

Izmantojot nogriezto vārpu metodi, starp paraugiem tika novērotas atšķirīgas vārpu infekcijas pakāpes. Dispersijas analīze apstiprināja, ka genotipam ir būtiska ietekme uz infekcijas pakāpi gan divu gadu griezumā paraugkopā ar 126 paraugiem, gan četru gadu izmēģinājumos ar 18 paraugiem (2. tabula).



**2. tabula. Ar nogrieztu vārpu metodi noteiktās inficēšanās ar vārpu fuzariozi pakāpes faktoru ietekmes īpatsvars ( $\eta^2$ ), iedzimstamība ( $h^2$ ) un korelācijas koeficienti 2008. – 2012. gadā.**

Statistiskais parametrs	2008-2009		2008-2010 un 2012	
	p-vērtība	$\eta^2$ , %	p-vērtība	$\eta^2$ , %
n		126		18
Genotips	<0.001	41.6	<0.001	33.3
Gads	<0.001	11.9	<0.001	21.6
Gada un genotipa mijiedarbība	<0.001	24.5	<0.001	28.7
$h^2$ , %		41.0		71.3
Korelācijas koeficients		0.27** <sup>a</sup>		0.59** <sup>b</sup>

\*\* p<0.01

<sup>a</sup> starp 2008. un 2009. gada rezultātiem; <sup>b</sup> starp vidējiem rezultātiem 2008. – 2010. un 2012. gada datiem

Genotipa ietekme bija būtiska un lielāka nekā gada ietekme. Arī gada un genotipa mijiedarbība bija būtiska un sastādīja aptuveni ceturto daļu no ietekmes īpatsvara. Dažiem paraugiem pa gadiem bija atšķirīga (augsta vai zema) inficēšanās pakāpe (piemēram, ‘Kristaps’, ‘Steffi’, ‘Rubiola’). 2008. – 2009. gadā korelācijas koeficients bija būtisks, tomēr neliels (0.27) 126 paraugu grupā (2. tabula), bet augsts (0.9) 18 paraugu kolekcijā (12. attēls). 2012. gadā tika izmantots cits *Fusarium culmorum* celms nekā 2008. – 2010. gadā. Korelācijas koeficients starp vidējiem 2008. – 2010. novērojumiem un 2012. gadā konstatēto bija augsts – 0.59 (2. tabula).

Infekcijas pakāpes vidējie rādītāji un diapazoni kolekcijas paraugiem zemāki bija 2012. gadā, bet augstāki 2010. gadā (4. tabula). 2008. un 2009. gadā konstatēts līdzīgs diapazons un vidējās vērtības.

### 3.2.2. Inokulācija lauka apstākļos

Inokulējot miežus lauka apstākļos, infekcijas pakāpe dažādiem paraugiem bija atšķirīga. Izmantojot divas dispersijas metodes, tika noteikts, ka genotips ir būtisks faktors, kas ietekmē infekcijas pakāpi (3. tabula). Genotipa ietekmes īpatsvars kolekcijas materiālā bija lielāks nekā RIL populācijā, kas varētu būt skaidrojams ar plašāku izturības variāciju kolekcijas paraugiem (RIL populācijā variācijas koeficients bija 30.07% un kolekcijā 66.9%). Arī iedzimstamība bija augstāka kolekcijas paraugiem, salīdzinot ar RIL populāciju. Infekcijas pakāpes novērtēšanas

laikam (dienas pēc inokulācijas) lielāks ietekmes īpatsvars, salīdzinot ar genotipa ietekmi, bija RIL populācijā, bet daudz mazāks kolekcijas paraugiem, faktoru mijiedarbība abos gadījumos nebija būtiska. Lai gan faktora ietekmes īpatsvars bija neliels, gadam bija būtiska ietekme uz infekcijas pakāpi kolekcijas materiālā, bet nebūtisks – RIL populācijā. Starp infekcijas pakāpi abos gados bija augsts korelācijas koeficients.

**3. tabula. Ar inokulācijas metodi noteiktās inficēšanās ar vārpu fuzariozi pakāpes faktoru ietekmes īpatsvars ( $\eta^2$ ), iedzimstamība ( $h^2$ ) un korelācijas koeficienti 2011. – 2012. gadā.**

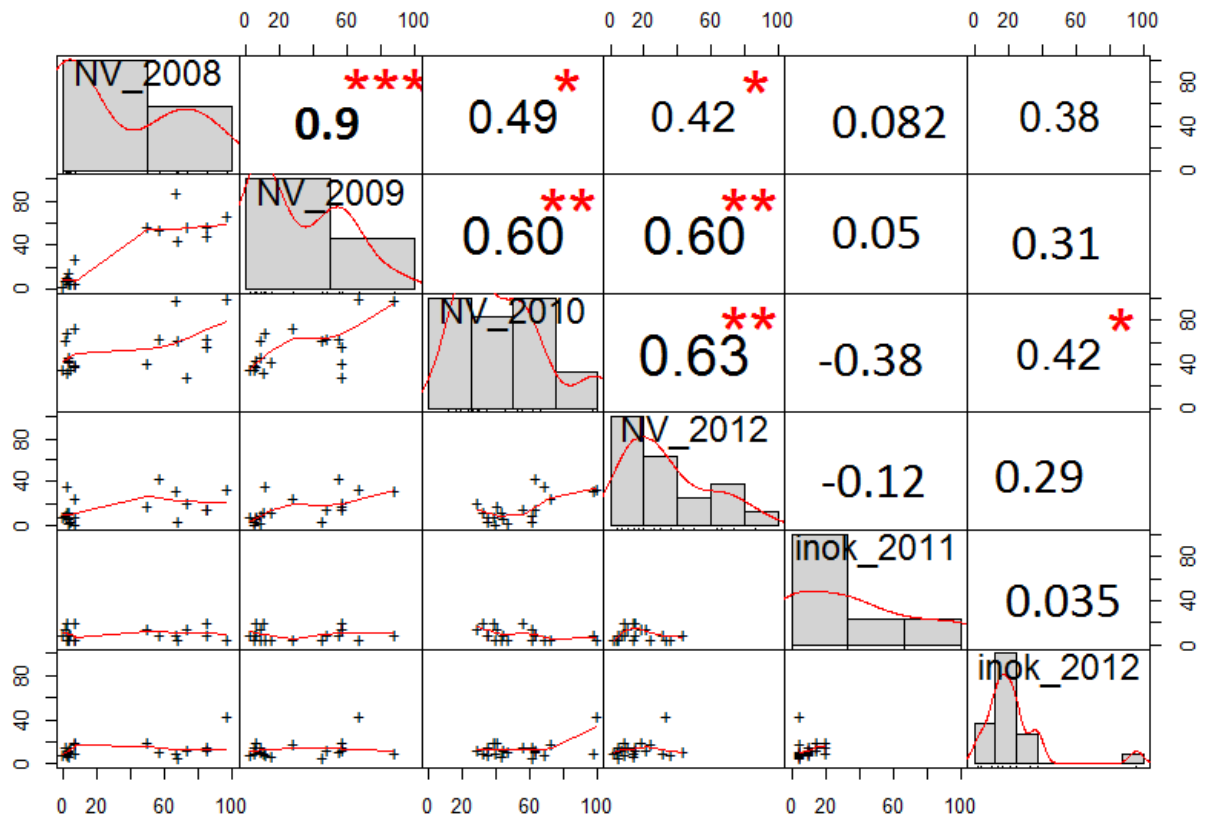
Statistiskais parametrs	RIL populācija		Kolekcija		Viss testētais materiāls	
	p-vērtība	$\eta^2$ , %	p-vērtība	$\eta^2$ , %	p-vērtība	$\eta^2$ , %
Korelācijas koeficients (2011/2012)	0.33**		0.65**		0.48**	
divfaktoru ANOVA ar atkārtojumiem						
Genotips	<0.001	29.3	<0.001	56.5	<0.001	41.8
Novērojuma laiks, dienas pēc inficēšanas <sup>a</sup>	<0.001	39.2	<0.001	10.8	<0.001	25.9
Mijiedarbība	n.s. <sup>b</sup>	7.1	n.s.	6.9	n.s.	7.6
$h^2$ , %	88.0		93.9		90.9	
divfaktoru ANOVA bez atkārtojumiem						
Genotips	<0.01	66.2	<0.001	76.2	<0.001	72.6
Gads	n.s.	0.2	<0.001	5.3	<0.01	1.5

<sup>a</sup> 22, 24 un 26 dienas pēc inokulācijas

<sup>b</sup> nav būtisks,  $p > 0.05$

\*\* būtisks pie  $p < 0.01$

Lai novērtētu atkārtojumu nepieciešamību, kā arī izvietošana (augi sēti rindās vai lielāka lauciņa vidū) ietekmi uz infekcijas pakāpi, kolekcijas materiāls 2012. gadā tika pārbaudīts divos atkārtojumos, sējot rindās, un vienā atkārtojumā, sējot lauciņa vidū. Korelācijas koeficients starp atkārtojumiem, kas sēti rindās, bija augsts ( $r=0.89$ ,  $p<0.01$ ), tāpat augsta bija arī korelācija starp vidējo infekcijas pakāpi sējumos rindās un sējumā lauciņu vidū ( $r=0.89$ ,  $p<0.01$ ). Dispersijas analīzē netika konstatētas būtiskas atšķirības starp atkārtojumiem rindās. Izmēģinājumā lauciņa vidū infekcijas pakāpe bija būtiski augstāka nekā atkārtojumiem rindās ( $p<0.01$ ).



12. attēls. Nogriezto vārpu metodes (NV) un inokulācijas lauka apstākļos (inok) grafiku matrice un korelācijas grafiki (zem diagonāles), histogrammas (pa diagonāli) un korelācijas koeficienti (virs diagonāles) 2010. – 2012. gadā pie būtiskuma līmeņiem \* - 0.05, \*\* - 0.01, \*\*\* - 0.001.

### 3.2.3. Nogriezto vārpu metodes un inokulācijas lauka apstākļos salīdzinājums

Izmantotajai metodei (nogriezto vārpu vai inokulācijai lauka apstākļos) bija būtiska ietekme uz inficēšanos ar vārpu fuzariozi visos salīdzinājumos pa gadiem, izņemot vienu gadījumu (5. tabula). Augstāka inficēšanās pakāpe tika novērota, inficējot ar nogriezto vārpu metodi, jo, salīdzinot ar lauka apstākļiem, kamerā bija sēnes attīstībai labvēlīgāki apstākļi, galvenokārt, augstāks mitrums. Genotipam nebija būtiska ietekme, izņemot salīdzinājumu starp metodēm 2012. gadā. Lielāka iedzīstamība tika konstatēta, izmantojot inokulāciju lauka apstākļos (2., 3. tabula).

4. tabula. Inficēšanās ar vārpu fuzariozi 18 kolekcijas genotipiem 2008. – 2012. gadā

Šķirne	Nogriezto vārpu metode, inficēšanās pakāpe (%)				Infekcijas pakāpe (%) 26 dienas pēc inokulācijas lauka apstākļos	
	2008	2009	2010	2012	2011	2012
Kombainieris	7.3	28.3	72.7	25.0	5.0	18.3
Dziugiai	85.0	48.3	64.0	15.0	10.0	13.3
Steffi	73.3	56.7	29.3	21.7	15.0	13.3
Peggy	56.7	55.0	64.0	43.3	10.0	11.7
Heris	85.0	56.7	56.3	15.0	20.0	15.0
1273300-50	6.7	5.7	40.0	1.7	5.0	10.7
Balga	3.3	15.0	43.3	13.3	5.0	6.7
Linga	1.7	9.0	62.0	10.0	15.0	15.0
Rasa	3.0	6.0	44.3	6.7	10.0	13.3
Rūja	4.0	5.7	35.0	5.0	10.0	15.0
Kristaps	68.3	45.0	62.0	5.0	5.0	5.7
Irbe	6.7	6.0	39.0	8.3	20.0	20.0
L-2985.1	2.3	10.7	33.0	13.3	20.0	10.7
718676-19	2.7	11.7	69.3	36.7	5.0	9.0
797877-39	0.0	2.7	35.3	8.3	10.0	9.0
1263098-13	3.3	9.0	47.3	3.3	5.0	11.7
Dzintars	96.7	66.7	100.0	33.3	5.0	43.3
1012786-41	66.7	88.3	98.0	31.7	10.0	10.7
Justina	50.0	56.7	40.7	18.3	15.0	20.0
max	0.0	2.7	29.3	1.7	5.0	5.7
min	96.7	88.3	100.0	43.3	20.0	43.3
vidēji	32.8	30.7	54.5	16.6	10.5	14.3

Vairākiem paraugiem ar nogriezto vārpu metodi un inokulējot lauka apstākļos tika iegūts kontrastējošs novērtējums (4. tabula), piemēram, šķirnes ‘Rūja’, ‘Rasa’ un ‘Irbe’ bija vienas no visizturīgākajām izmēģinājumos ar nogriezto vārpu metodi, bet infekcijas pakāpe lauka apstākļos bija tuvu vidējām vērtībām. Paraugiem 101278-41, ‘Peggy’ un ‘Kombainieris’ tika novērota pretēja tendence. Kontrolšķirnēm ‘Fredrickson’ un ‘Fontana’ ar abām metodēm tika iegūti līdzīgi rezultāti.

**5. tabula. Ar nogriezto vārpu metodi un inokulāciju lauka apstākļos iegūtās inficēšanās ar vārpu fuzariozi pakāpes faktoru ietekmes īpatsvars un korelācijas koeficienti dažādos gados**

gads		n	p-vērtība		η <sup>2</sup> , %		r
Nogriezto vārpu metode	Inokulācija lauka apstākļos		genotips	metode	genotips	metode	
2008	2011	27	n.s. <sup>a</sup>	0.002	49	16	0.32
2008	2012	22	n.s.	0.028	52	10	0.36
2009	2011	27	n.s.	<0.001	52	18	0.41*
2009	2012	22	n.s.	0.01	52	14	0.33
2010	2011	154	n.s.	<0.001	22	58	0.11
2010	2012	107	n.s.	<0.001	17	70	0.19*
2011	2011	30	n.s.	<0.001	39	37	0.47**
2011	2012	14	n.s.	n.s.	34	9	0.39
2012	2011	40	n.s.	0.01	51	7	0.1
2012	2012	38	0.016	0.002	61	9	0.36*

<sup>a</sup> nav būtisks (p<0.05)

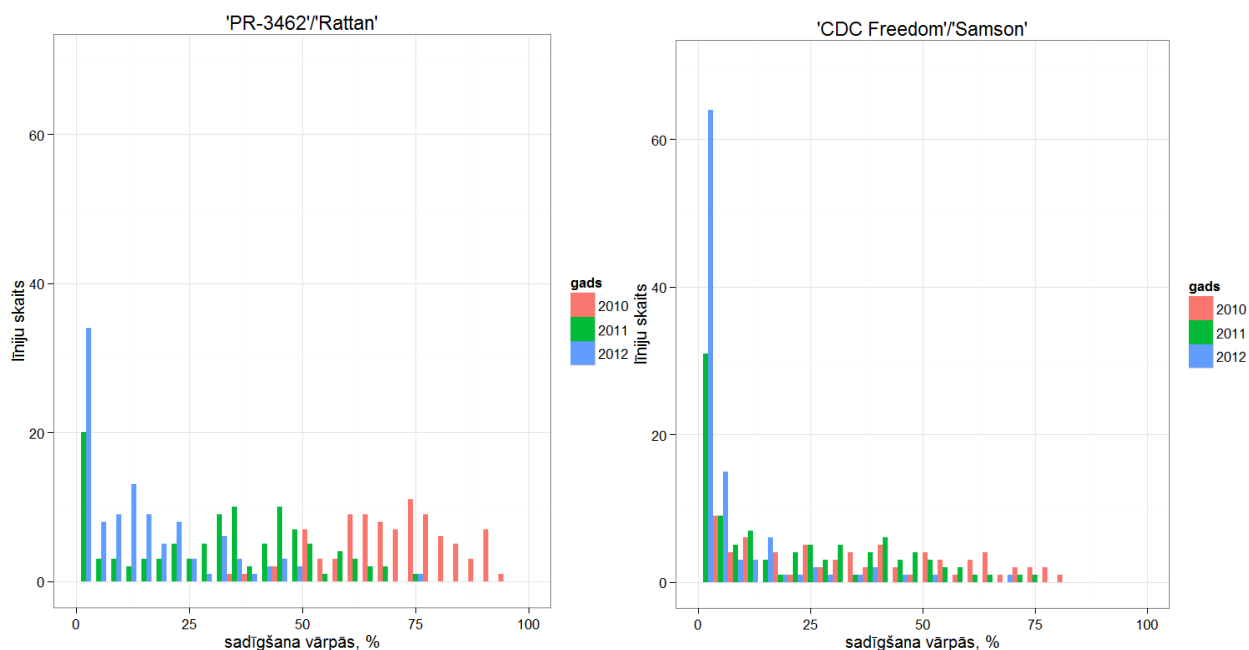
\* būtisks pie p<0.05; \*\* būtisks pie p<0.01

### 3.3. Sadīgšanas vārpās novērtējums RIL populācijām

Abām RIL populācijām 'PR 3642' × 'CDC Rattan' un 'Samson' × 'CDC Freedom' starp izmantoto ieņēmīgo un izturīgo vecākaugu bija izteiktas atšķirības izturībā pret sadīgšanu vārpās 2011. gadā, taču mazāk izteiktas 2012. gadā (6. tabula). 2010. gadā populācijai 'PR 3642' × 'CDC Rattan' sadīgušo graudu daudzums vārpās bija augsts (35 – 100 %, vidēji 71%), 2011. gadā variēja no 0 – 68% (vidēji 30%), bet 2012. gadā 0 – 74% (vidēji 13%). Savukārt populācijās 'Samson' × 'CDC Freedom' visos gados tika konstatēti gan ieņēmīgi, gan pilnībā izturīgi paraugi (12. attēls). Genotipa ietekmes īpatsvars populācijā 'PR 3642' × 'CDC Rattan' svārstījās no 45% 2010. gadā līdz 83% 2011. gadā. Savukārt populācijā 'Samson' × 'CDC Freedom' visos gados bija augsts genotipa ietekmes īpatsvars (η<sup>2</sup><sub>G</sub> = 73-84%).

**6. tabula.** Graudu sadīgšana vārpās RIL populācijās, % (2010. – 2012. gads)

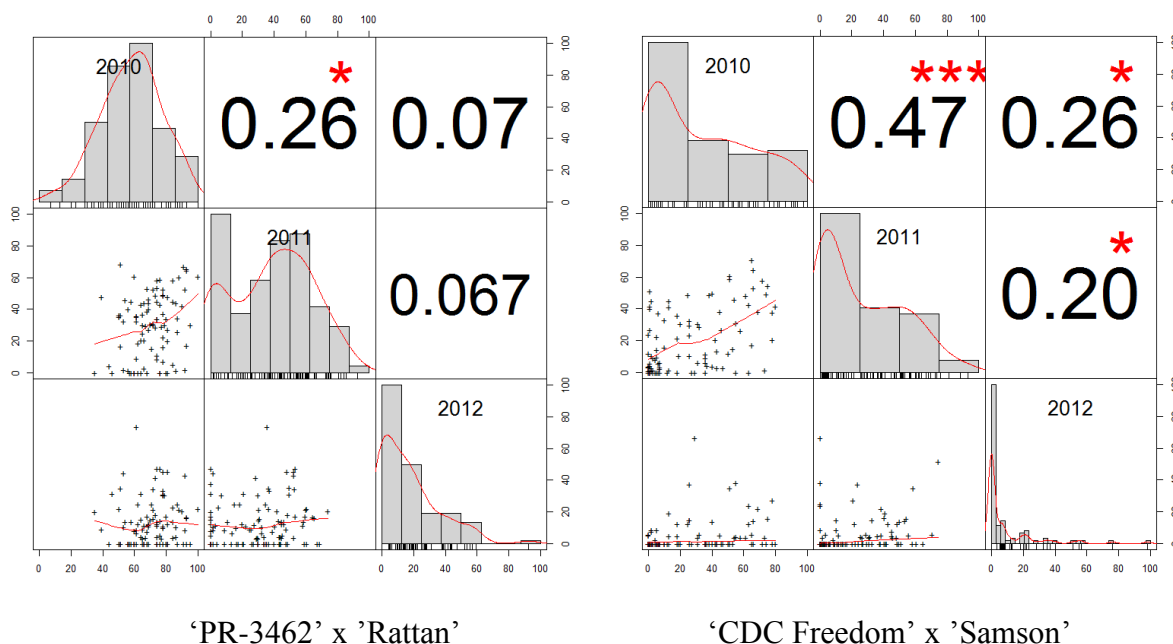
	‘PR 3642’ × ‘CDC Rattan’			‘CDC Freedom’ × ‘Samson’		
	2010	2011	2012	2010	2011	2012
Mātes augs	x	74	13	x	74	44
Tēva augs	x	26	9	x	9	0
vidēji RIL populācijā	71	30	13	28	21	6
amplitūda	35-100	0-68	0-74	0-80	0-71	0-67
standartnovirze	13.4	20.4	14.7	25.6	19.9	11.5
Asimetrijas koeficients	-0.21	-0.07	1.32	0.54	0.67	2.9
Ekscesa koeficients	2.74	1.98	4.81	1.94	2.25	12.74
$\eta^2_G$ , %	45	83	62	84	80	73



**13. attēls.** Sadīgšanas vārpās histogrammas populācijām ‘PR-3462’×‘Rattan’ un ‘CDC Freedom’ × ‘Samson’ (2010. – 2012. gads)

Abām populācijām starp novērojumiem visos gados konstatētas pozitīvas korelācijas (14. attēls), lai gan visas vērtības bija zemas (<0.5). Populācijā ‘CDC Freedom’ × ‘Samson’ visi

korelācijas koeficienti bija statistiski būtiski, savukārt populācijā ‘PR-3462’ × ‘Rattan’ būtiska korelācija konstatēta tikai starp pazīmes izpausmi 2010. un 2011. gadā.



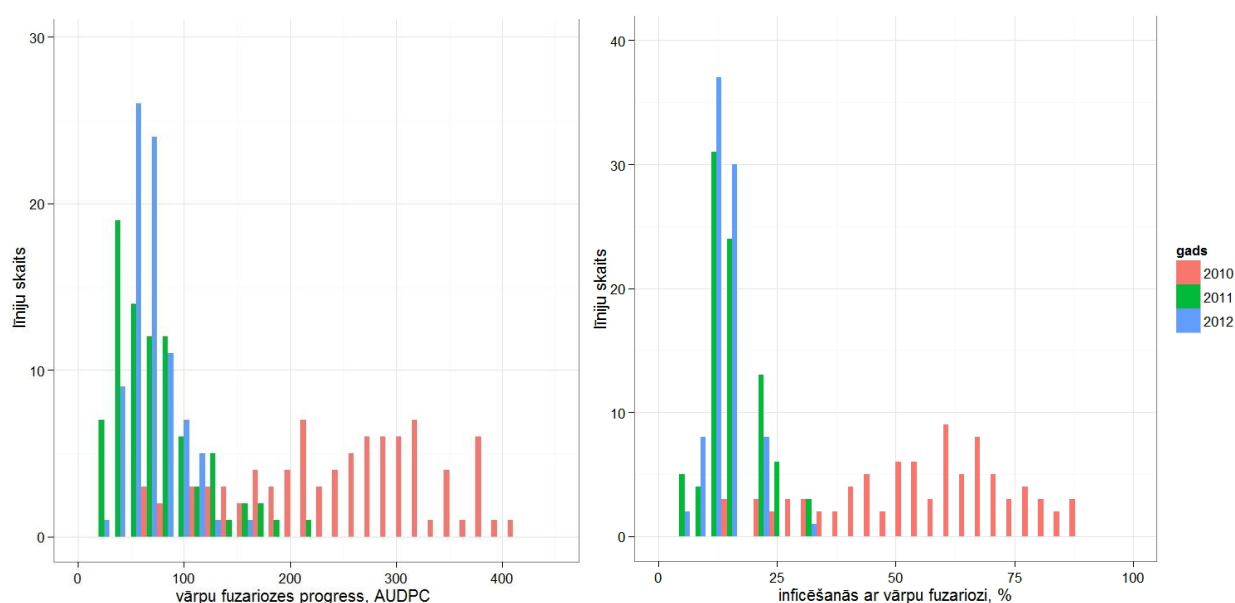
**14. attēls. Graudu sadīgšanas vārpās grafiku matrice un korelācijas grafiki (zem diagonāles), histogrammas (pa diagonāli) un korelācijas koeficienti (virs diagonāles) 2010. – 2012. gadā pie būtiskuma līmeņiem \* - 0.05, \*\* - 0.01, \*\*\* - 0.001.**

### 3.4. Vārpu fuzariozes izturības novērtējums RIL populācijām

Kartējošā populācijā ‘Fontana’ × ‘ND 1646’ vislielākā vārpu fuzariozes izturības variācija bija 2010. gadā – gan ar nogrieztu vārpu metodi, gan aprēķinot AUDPC (7. tabula). 2010. gadā slimībai bijusi arī visaugstākā intensitāte. 2011. – 2012. gadā slimības intensitāte bija līdzīga (15. attēls, 7. tabula). Visi korelācijas koeficienti starp abām izmantotajām metodēm visos trīs pārbaudes gados ir pozitīvi, tomēr korelācijas koeficienti ir būtiski mazāk nekā pusei no koeficientiem (16. attēls). Visaugstākās korelācijas ir starp infekcijas pakāpi lauka apstākļos un vārpu fuzariozes progresu (AUDPC) katrā atsevišķā gadā (R= 86 - 99).

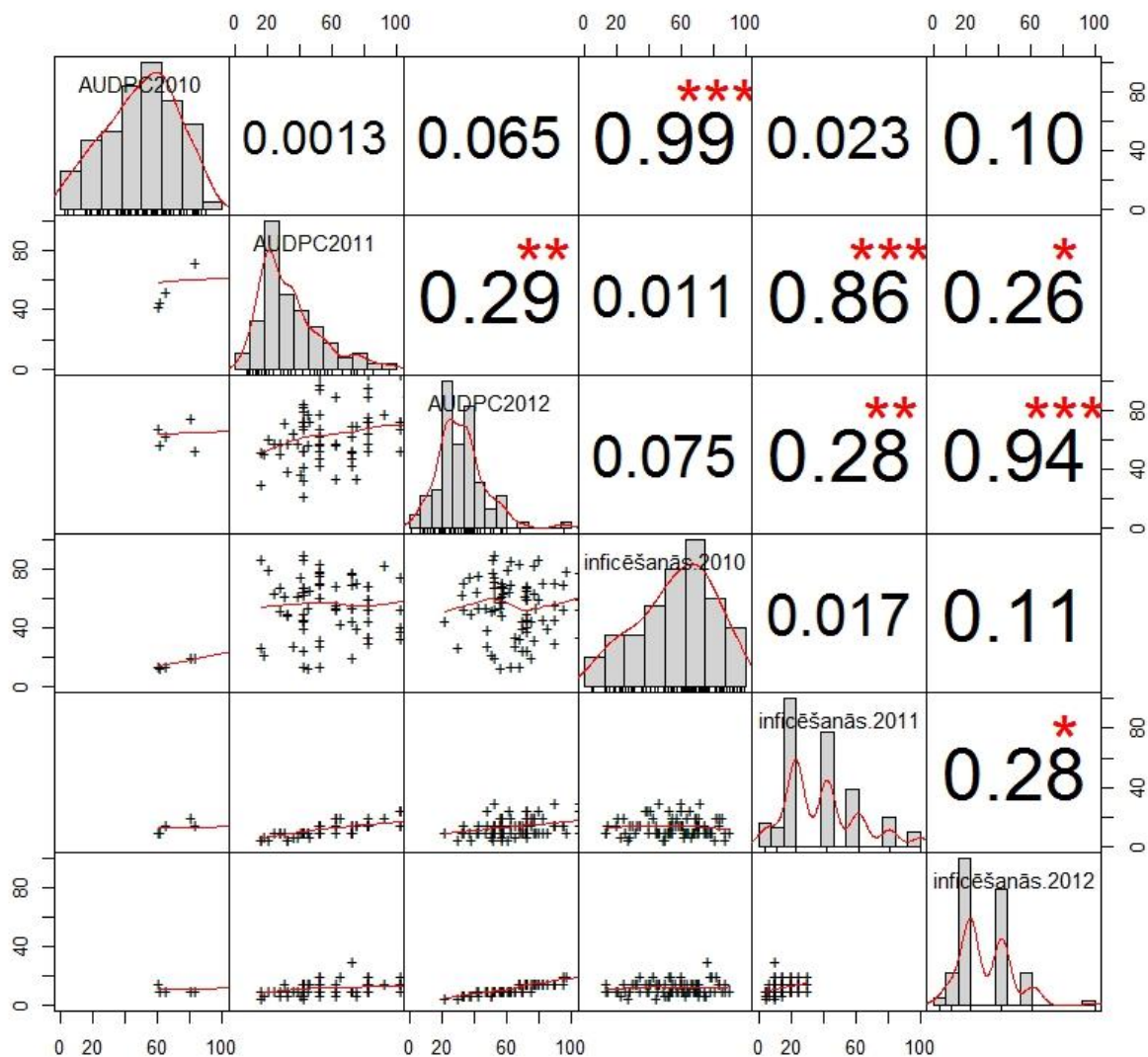
7. tabula. Vārpu fuzariozes izturība kartējošajā populācijā 'Fontana' × 'ND 1646'

Gads	Vecākaugi		RIL populācija				
	Fontana	ND 1646	vidēji	min - max	SD	Asimetrijas koeficients	Ekscesa koeficiens
ar nogriezto vārpu metodi noteiktā inficēšanās ar vārpu fuzariozi, %							
2010	x	x	55.6	13.6-89.6	19.1	-0.38	-0.62
Inficēšanās pakāpe 26 dienas pēc inokulācijas lauka apstākļos, %							
2011	20.6	6.3	14.2	5.0-30.0	6.0	0.77	0.07
2012	23.3	7.6	12.5	5.0-30.0	4.2	0.99	1.96
Vārpu fuzariozes attīstības progress (AUDPC)							
2010			248.3	60.2-409.7	88.8	-0.28	-0.70
2011	91.7	151.7	72.9	16.5-210.0	41.1	1.18	1.12
2012	39.2	18.7	67.5	22.0-162.5	22.3	1.08	2.82



15. attēls. Inficēšanās ar vārpu fuzariozi, %, un vārpu fuzariozes progress, AUDPC, populācijā 'Fontana' × 'ND 1646' (2010. – 2012. gads).





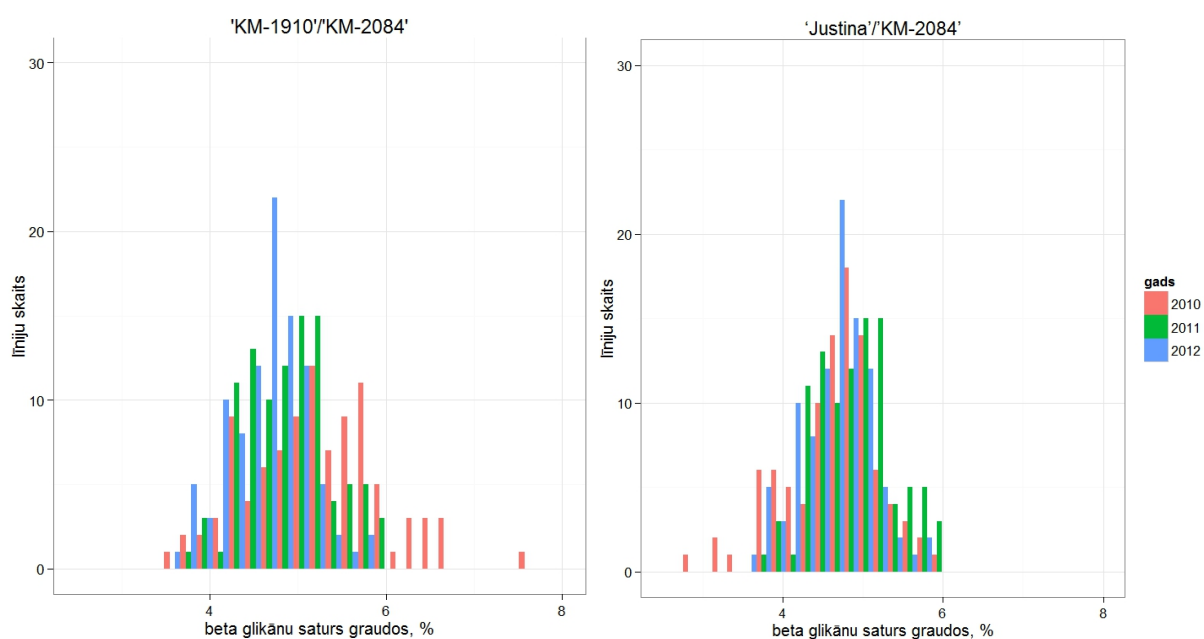
16. attēls. Inficēšanās ar vārpu fuzariozi pēc AUDPC un inokulācijas metodes: grafiku matrice un korelācijas grafiki (zem diagonāles), histogrammas (pa diagonāli) un korelācijas koeficienti (virs diagonāles) 2010. – 2012. gadā pie būtiskuma līmeņiem \* - 0.05, \*\* - 0.01, \*\*\* - 0.001.

### 3.5. Beta-glikānu saturs graudos novērtējums RIL populācijās

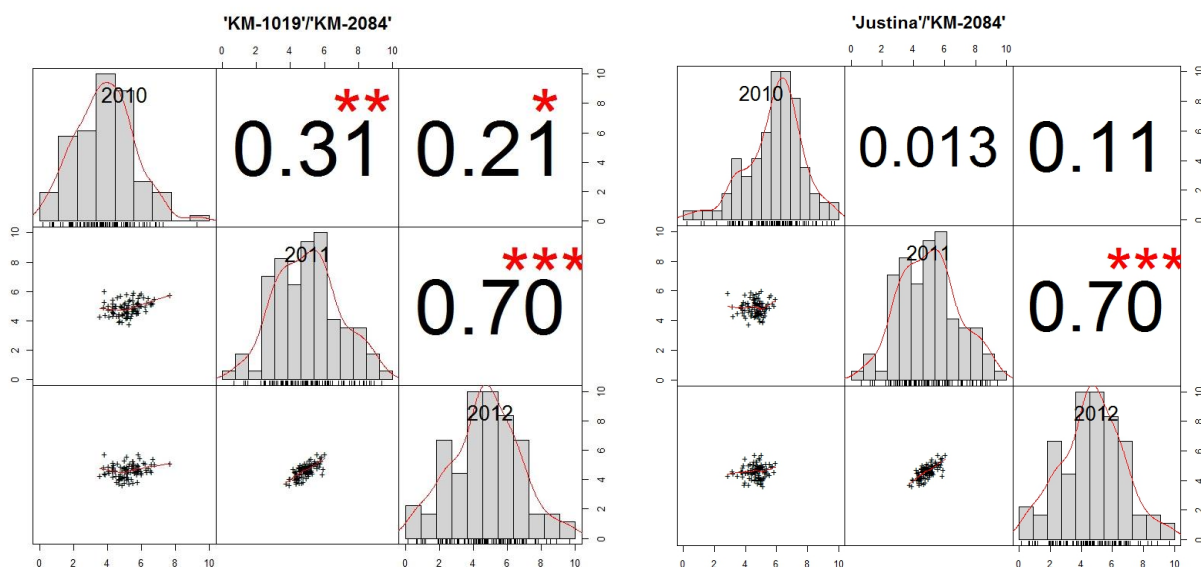
Abām RIL populācijām beta-glikānu saturs kartēšanai ‘KM-1910’ × ‘KM-2084’ un ‘Justina’ × ‘KM-2084’ starp vecākaugiem bija ievērojamas atšķirības beta-glikānu saturam graudos (8. tabula). Populācijām beta-glikānu saturs graudos vidējie rādītāji un izkliede bija samērā līdzīgi un stabili, ar nelielām atšķirībām (8. tabula). Korelācijas koeficienti starp rezultātiem, kas iegūti dažādos gados, populācijā ‘KM-1910’ × ‘KM-2084’ bija statistiski būtiski visos salīdzinātajos gados, visaugstākais korelācijas koeficients – 0.7 bija starp 2011. un 2012. gada rezultātiem (14, 18. attēls). Starp šo gadu rezultātiem statistiski būtisks korelācijas koeficients 0.7 bija arī populācijā ‘Justina’ × ‘KM-2084’, pārējie korelācijas koeficienti bija zemi un nebūtiski.

**8. tabula.** Beta-glikānu saturs graudos RIL populācijās, % (2010.-2012. gads).

	'KM-1910' × 'KM-2084'			'Justina' × 'KM-2084'		
	2010	2011	2012	2010	2011	2012
Mātes augs	4.07	3.86	3.88	4.10	3.90	3.56
Tēva augs	5.24	6.38	5.19	5.24	6.38	5.19
vidēji RIL populācijā	5.2	4.9	4.6	4.7	4.9	4.6
amplitūda	3.6-7.7	3.8-6.0	3.6-5.7	2.9-5.9	3.8-6.0	3.6-5.7
standartnovirze	0.8	0.5	0.4	0.6	0.5	0.4
Asimetrijas koeficients	0.25	0.17	0.01	-0.59	0.17	0.01
Ekscesa koeficients	0.13	-0.29	-0.12	3.54	2.61	2.8



**17. attēls.** Beta-glikānu saturs graudos populācijās 'KM-1910' × 'KM-2084' un 'Justina' × 'KM-2084' (2010. – 2012. gads).



18. attēls. Beta-glikānu satūra graudos grafiku matrice un korelācijas grafiki (zem diagonāles), histogrammas (pa diagonāli) un korelācijas koeficienti (virs diagonāles) 2010. – 2012. gadā populācijās 'KM-1910' × 'KM-2084' un 'Justina' × 'KM-2084' pie būtiskuma līmeņiem \* - 0.05, \*\* - 0.01, \*\*\* - 0.001.

### 3.6. Agronomisko pazīmju mainība Latvijas miežu asociāciju kartēšanas populācijā

**Graudu raža.** Ar dispersijas analīzi (ANOVA) iegūtie rezultāti liecināja, ka graudu ražu gan kailgraudu, gan plēkšņainajiem miežiem būtiski ( $P < 0.001$ ) ietekmēja visi trīs galvenie faktori (genotips, gads, vieta) un to mijiedarbība (9. tabula, 10. tabula). Abiem miežu tipiēm graudu ražu galvenokārt nosaka genotips ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 18\%$ ,  $\eta^2_{\text{kailgraudu}} = 10\%$ ) un gads ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 36\%$ ,  $\eta^2_{\text{kailgraudu}} = 35\%$ ), bet mazākā mērā vide un mijiedarbības starp faktoriem. Būtiski augstāka graudu raža tika iegūta Stendē, kur arī pazīmes mainība bija lielāka. 2009. gadā abiem miežu veidiem, salīdzinot ar citiem gadiem, bija būtiski augstāka raža (12. tabula).

**Perioda ilgums sēja-vārpošana.** Plēkšņainajiem miežiem dienas līdz ziedēšanas sākumam būtiski ( $P < 0.01$ ) ietekmēja visi pārbaudītie faktori un to mijiedarbība. Gada ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 8\%$ ) ietekme uz pazīmi bija neliela, salīdzinot ar genotipa ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 51\%$ ) ietekmi, relatīvi liela ietekme bija arī gada un vietas mijiedarbībai ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 19\%$ ). Plēkšņainajiem miežiem, lai sasniegtu vārpošanas stadiju, Priekuļos bija nepieciešams ilgāks laiks (57 dienas), salīdzinot ar Stendi (55 dienas), savukārt kailgraudu miežiem tas pa audzēšanas vietām būtiski neatšķīrās (attiecīgi 55 un 56 dienas) (11. tabula). Starp audzēšanas gadiem būtiskas atšķirības bija plēkšņainajiem miežiem, visilgākais periods no sējas līdz vārpošanai tika konstatēts 2009. gadā, savukārt kailgraudu miežiem novērotās atšķirības nebija statistiski būtiskas (12. tabula).

9. tabula. Plēkšņaino miežu agronomisko pazīmju faktoru ietekmes īpatsvars ( $\eta^2$ ), Priekuļi, Stende, 2007-2009

Faktors	df	GR	V	TGM	VG	IV	IM	IT	BGL
Genotips (G)	66	18**	51**	49**	23**	13**	23**	13**	18**
Gads (Y)	2	36**	8**	20**	48**	13**	4**	38**	81**
Vide (L)	1	0**	9**	0*	1**	29**	53**	0**	1**
G x Y	132	10**	3**	7**	2**	7**	6**	9**	11**
Y x L	2	3**	19**	8**	19**	17**	1**	6**	194*
G x L	66	5**	3**	3**	1**	5**	4**	9**	5**
G x Y x L	132	6**	7**	4**	4**	7**	3**	5**	10**

GR – graudu raža, V- perioda ilgums sēja-vārpošana, TGM- tūkstoš graudu masa, VG – veģetācijas garums, IV – veldrēšanās, IM – inficēšanās ar miltrasu, IT – inficēšanās ar tīklplankumainību; BGL – beta-glikānu saturs graudos, df- brīvības pakāpju skaits <sup>2</sup>P ≤ 0.01; \*\* P ≤ 0.001

**Veģetācijas garums.** Veģetācijas perioda ilgumu abiem miežu veidiem būtiski ietekmēja visi pārbaudītie faktori un to mijiedarbība, galvenokārt - gads ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 48\%$ ,  $\eta^2_{\text{=kailgraudu}} = 53\%$ ) un genotips ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 23\%$ ,  $\eta^2_{\text{=kailgraudu}} = 25\%$ ), mazākā mērā – audzēšanas vieta. Starp abām audzēšanas vietām tika novērotas būtiskas atšķirības veģetācijas perioda garumā – Priekuļos abiem miežu veidiem tas bija garāks. Starpība starp agrīnāko un vēlīnāko paraugu lielāka bija Stendē (11. tabula). Vidējais veģetācijas perioda garums ilgāks bija 2008. gadā (12. tabula).

**Izturība pret veldrēšanos.** Izturību pret veldrēšanos būtiski ietekmēja visi pētītie faktori, galvenokārt audzēšanas vieta ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 29\%$ ,  $\eta^2_{\text{=kailgraudu}} = 30\%$ ), arī gada un audzēšanas vietas mijiedarbība. Vidējais novērtējums būtiski ( $P < 0.05$ ) zemāks bija Stendē, salīdzinot ar Priekuļiem (11. tabula). 2007. gadā tika novērota būtiski ( $P < 0.05$ ) augstāka izturība pret veldrēšanos nekā 2008. un 2009. gadā (12. tabula).

**Inficēšanās ar miltrasu.** Pazīmes mainību būtiski ( $P < 0.01$ ) ietekmēja visi trīs galvenie faktori (9., 10. tabula), galvenokārt – genotips ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 23\%$ ,  $\eta^2_{\text{=kailgraudu}} = 19\%$ ) un audzēšanas vieta ( $\eta^2_{\text{plēkšņainie}} = 53\%$ ,  $\eta^2_{\text{=kailgraudu}} = 53\%$ ), mazāk - gads un faktoru mijiedarbība. Plēkšņainajiem miežiem izturība pret miltrasu augstāka (zemāks novērtējums ballēs) bija Priekuļos (0.8 balles) nekā Stendē (2.4 balles), arī kailgraudu miežiem izturība augstāka bija Priekuļos (attiecīgi 1.2 un 2.7 balles) (11. tabula). Abiem miežu veidiem visaugstākā inficēšanās ar miltrasu bija 2009. gadā (12. tabula).

**10. tabula. Faktoru ietekmes īpatsvars ( $\eta^2$ ) kailgraudu miežu agronomiskajām pazīmēm, Priekuļi, Stende, 2007-2009.**

	df	GR	V	VG	IV	IM	IB	BGL
Genotips (G)	21	10*	5	25*	10*	19*	6*	21*
Gads (Y)	2	35*	0	53*	11*	7*	35*	13*
Vide (L)	1	4*	0	0*	30*	53*	1*	5*
G x Y	42	6*	7	2*	6*	5*	7*	3*
Y x L	2	3*	1	13*	16*	2*	21*	88*
G x L	21	4*	6	1*	8*	2*	4*	3*
G x Y x L	42	5*	8	4*	7*	4*	8*	5*

GR – graudu raža, V- perioda ilgums sēja-vārpošana, GNL – graudu nobriešanas laiks, VG – veģetācijas garums, IV – veldrēšanās, IM – inficēšanās ar miltrasu, IT – inficēšanās ar tīklplanumainību; BGL – beta-glikānu saturs graudos, df – brīvības pakāpju skaits, \*  $P \leq 0.001$

**Inficēšanās ar tīklplankumainību.** Genotips, gads un to mijiedarbība bija galvenie pazīmi ietekmējoši faktor un to kopējais ietekmes īpatsvars bija 48% kailgraudu miežiem un 60% plēkšņainajiem miežiem (9., 10. tabula). Priekuļos infekcijas pakāpe bija zemāka gan kailgraudu, gan plēkšņainajiem paraugiem. Vidējās inficēšanās novērtējuma vērtība pa gadiem būtiski atšķīrās, augstākas abu veidu miežiem tās bija 2008. gadā (12. tabula).

\

**11. tabula.** Miežu agronomisko pazīmju vidējās vērtības abās audzēšanas vietās (2007-2009)

Pazīme	Audzēšanas vieta <sup>1</sup>	Plēkšņainie		Kailgraudu			
		Vidēji <sup>2</sup>	min-max	Amplitūda	Vidēji	min-max	Amplitūda
Graudu raža, t ha <sup>-1</sup>	P	4.5a	1.5-7.8	6.4	3.3a	1.2-6.0	4.8
	S	4.6b	1.4-8.4	7.0	3.7b	1.1-6.2	5.1
Sēja- vārpošana, dienas	P	57.6a	49.0-67.0	18.0	55.5a	41-67	26
	S	55.8b	49.8-64.0	14.3	55.7a	41-67	26
Sēja-pilngatavība, dienas	P	102a	96-111	15	102a	96-107	11
	S	101b	91-112	21	101a	93-110	17
Veldrēšanās, balles	P	8.7a	4.0-9.0	5.0	8.8a	7.0-9.0	2.0
	S	6.8b	2.0-9.0	7.0	7.2b	2.0-9.0	7.0
Inficēšanās ar miltrasu	P	0.8a	0.0-3.5	3.5	1.2a	0.0-3.5	3.5
	S	2.4b	0.0-4.0	4.0	2.7b	1.0-4.0	4.0
Inficēšanās ar tīklplankumainību	P	0.7a	0.0-3.5	3.5	0.5a	0.0-3.0	3.0
	S	0.8b	0.0-2.5	2.5	0.6b	0.0-2.0	2.0
Beta – glikānu saturs graudos	P	3.7a	2.2-4.9	2.7	5.0a	3.0-6.1	3.1
	S	3.8a	3.0-5.1	2.1	4.7b	3.9-6.3	2.4

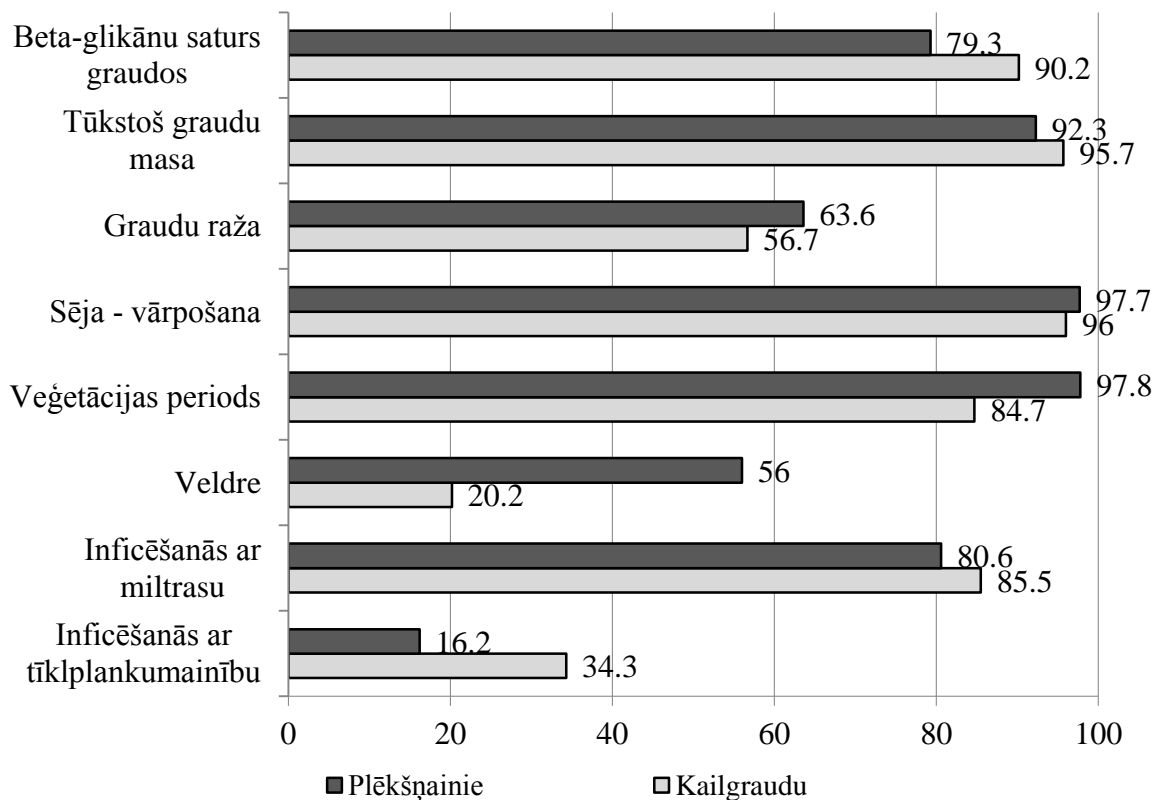
<sup>1</sup> P – Priekuļi; S – Stende; <sup>2</sup> atšķirīgi burti pie pazīmju vidējām vērtībām norāda uz būtisku atšķirību starp tām p < 0.05

**12. tabula. Miežu agronomisko pazīmju vidējās vērtības un amplitūda trīs audzēšanas gados (2007-2009).**

Pazīme	Gads	Plēkšņainie			Kailgraudu		
		Vidēji <sup>1</sup>	min-max	starpība	Vidēji	min-max	starpība
Graudu raža, t ha <sup>-1</sup>	2007	3.6a	1.4-6.8	5.4	2.7a	1.1-4.3	3.2
	2008	4.6b	2.4-7.6	5.2	3.9b	1.1-6.0	4.4
	2009	5.4c	1.5-8.4	6.9	4.0c	1.8-6.2	4.3
Sēja-vārpošana, dianas	2007	55.9a	46-67	18	55.7a	51-62	11
	2008	56.3b	49-63	14	59.5a	47-64	17
	2009	57.9c	49.8-65.0	15.3	55.6a	41-63	22
Sēja-pilngatavība, dianas	2007	98.8a	91.0-106.0	15.0	98.5a	93.0-106.0	13.0
	2008	105.3b	98.0-112.3	14.3	105.2b	100.0-110.0	10.0
	2009	101.4c	96.0-108.0	12.0	101.6c	98.1-106.0	7.9
Veldrēšanās, balles	2007	8.6a	6.0-9.0	3.0	8.7a	7.0-9.0	2.0
	2008	7.2b	2.0-9.0	7.0	7.5b	2.0-9.0	7.0
	2009	7.5c	3.0-9.0	6.0	7.7b	4.0-9.0	5.0
Inficēšanās ar miltrasu, balles	2007	1.5a	0.0-4.0	4.0	2.0a	0.0-4.0	4.0
	2008	1.4a	0.0-3.5	3.5	1.6b	0.0-3.5	3.5
	2009	1.9b	0.0-3.5	3.5	2.2c	0.1-4.0	3.9
Inficēšanās ar tīklplankumainību balles	2007	0.9a	0.0-3.5	3.5	0.6a	0.0-3.0	3.0
	2008	1.3b	0.0-3.0	3.0	1.0b	0.0-2.0	2.0
	2009	0.2c	0.0-1.5	1.5	0.0c	0.0-0.5	0.5
Beta-glikānu saturs graudos	2007	3.4a	2.2-4.5	2.3	4.6a	3.0-6.3	3.3
	2008	3.9b	3.1-4.9	1.8	4.9a	3.9-6.0	2.1
	2009	4.0c	3.0-5.1	2.1	5.0c	3.9-6.1	2.2

<sup>1</sup> atšķirīgi burti pie pazīmju vidējām vērtībām norāda uz būtisku atšķirību starp pazīmju vidējām vērtībām

Visām pazīmēm tika aprēķināta iedzimstamība, tā variēja no 16.2 līdz 97.8 plēkšņainajiem miežiem un no 20.2 līdz 96.0% kailgraudu miežiem. Vismazākā iedzimstamība tika konstatēta pazīmēm “graudu raža”, “veldrēšanās”, un “inficēšanās ar tīklplankumainību”. Vislielākie iedzimstamības koeficienti bija pazīmēm “sēja-vārpošana” un “sēja-pilngatavība” (19. attēls).



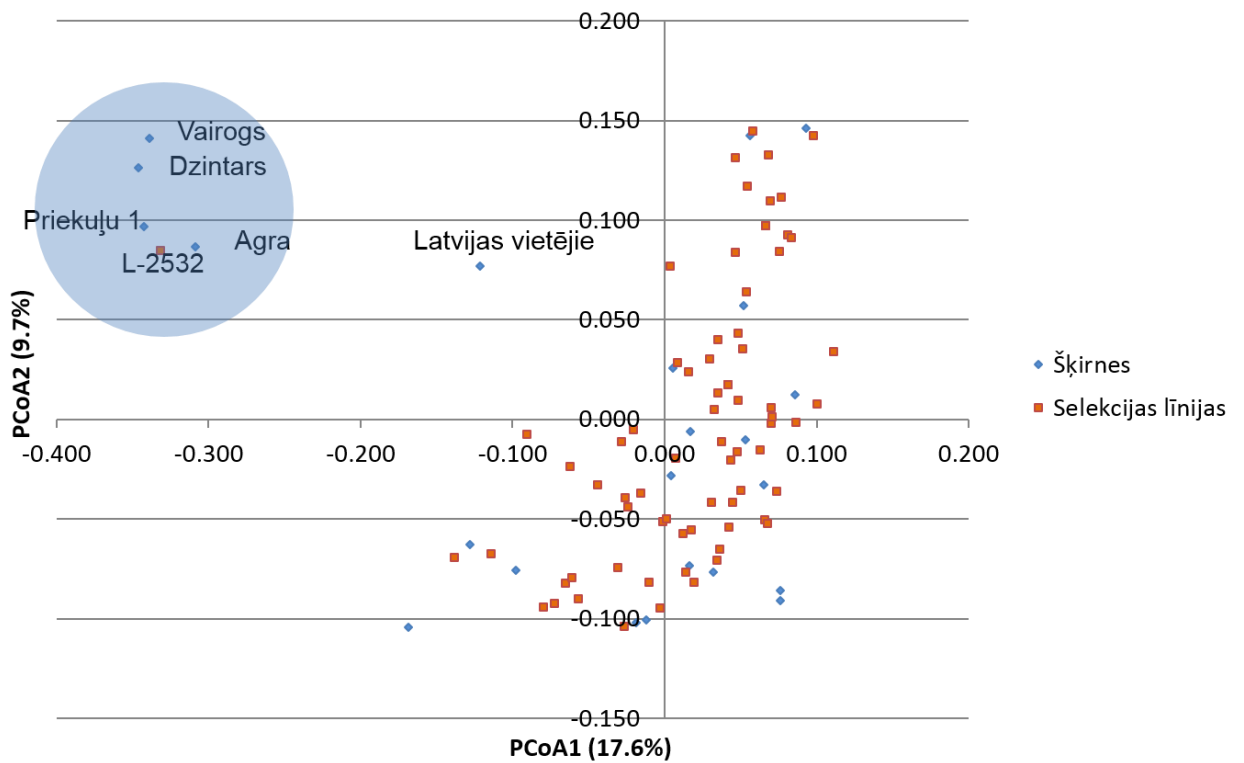
19. attēls. Kailgraudu un plēkšņainajiem miežiem 2007. – 2009. gadā Priekuļos un Stendē izvērtēto agronomisko pazīmju iedzimstamība ( $h^2$ , %)

### 3.7. Beta-glikānu satura graudos kartēšana Latvijas miežu kartēšanas populācijā

Ar Illumina Golden Gate tehnoloģiju tika kartēti 1536 lokusi deviņdesmit piecām Latvijas miežu šķirnēm un selekcijas līnijām. Pēc kvalitātes kontroles (zemas kvalitātes signāli, pārmērīgs heterozigoto lokusu skaits, nulles alēles) tika atstāti 1368 lokusi, no tiem 1273 ir kartēti miežu ģenētiskajās kartēs (Close *et al.*, 2009). Asociāciju kartēšanai tikai izmantoti tikai tādi marķieri, kam MAF bija lielāka par 0.1.

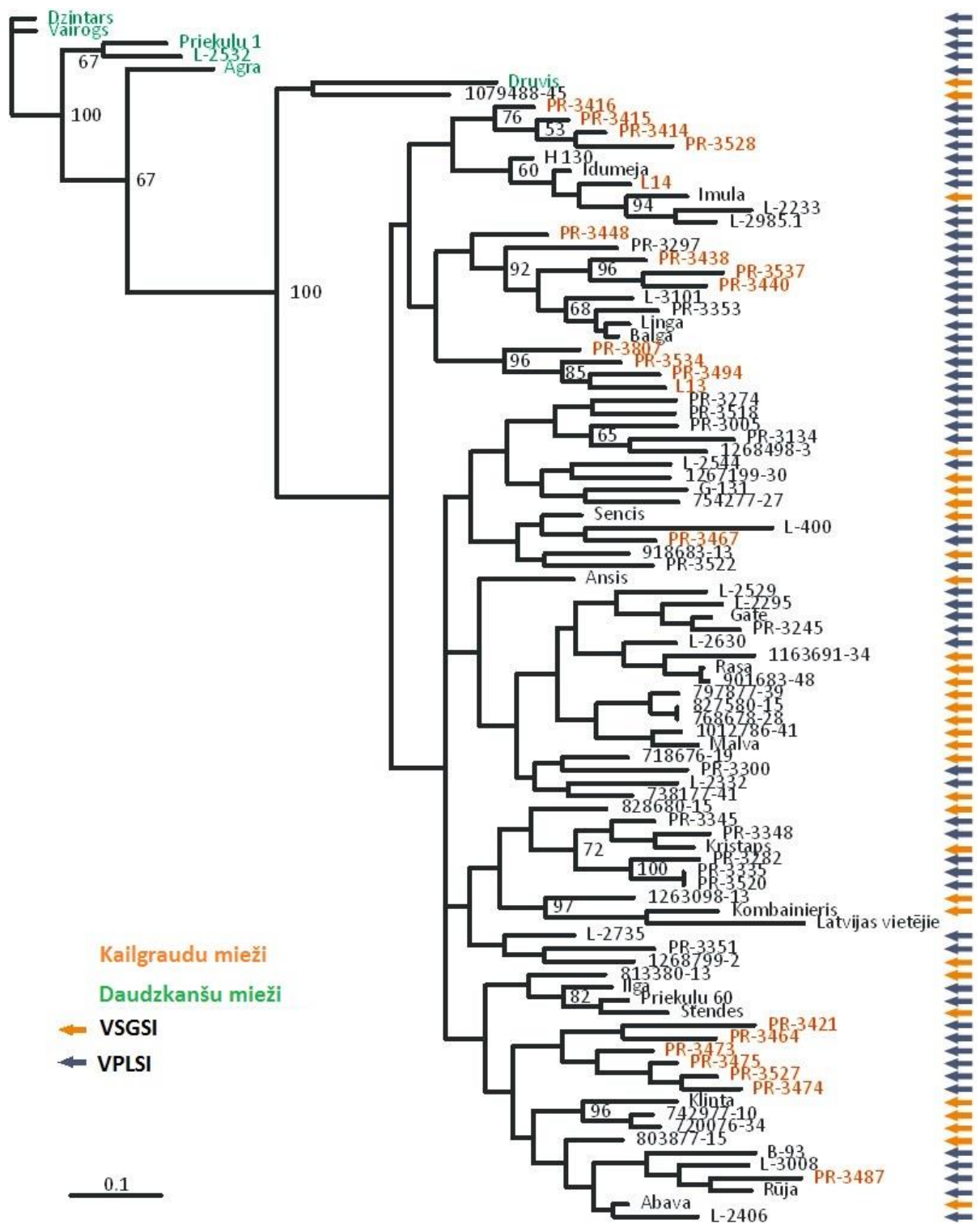
Ar principiālo komponentu analīzi populācijā tika pārbaudīta genotipu viendabība. Tika novērots, ka divkanšu miežu paraugi (gan šķirnes, gan selekcijas līnijas) veido vienu kompakto klāsteri, bet daudzkanšu mieži - atsevišķu grupu (20. attēls). Šādu sadalījumu apstiprināja arī miežu radniecības atveidojums dendrogrammā (21. attēls) – seškanšu mieži veidoja atsevišķu atzaru un seškanšu mieži no tālākas analīzes tika izslēgti.



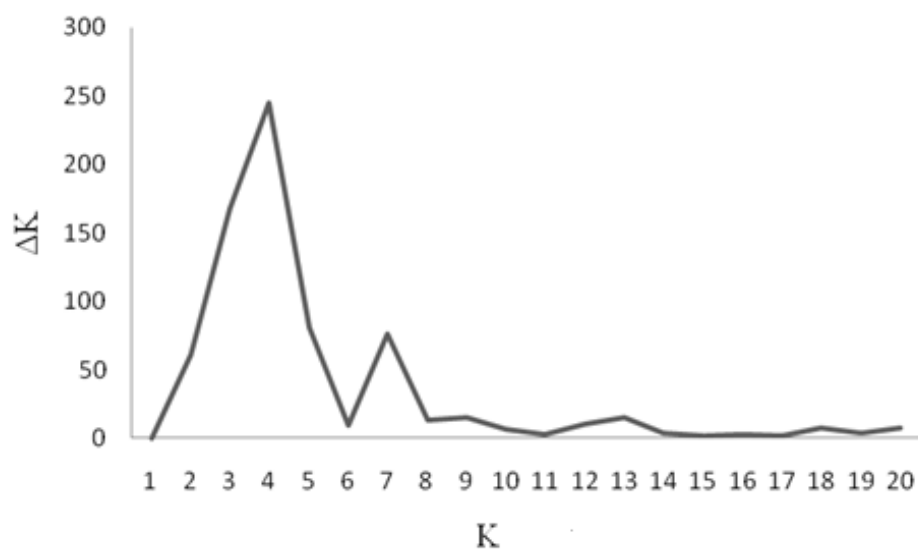


20. attēls. Principiālo komponentu analīze asociāciju kartēšanas populācijā pop\_LV.

Lai noteiktu paraugu strukturēšanos klāsteros (K), tika izmantota datorprogramma *Structure*. Augstākā  $\Delta K$  vērtība tika iegūta četriem klāsteriem, norādot, tas ir ticamākais klāsteru skaits šajā populācijā (22. attēls). Varbūtības paraugiem piederēt katrā no attiecīgajiem klāsteriem tika apkopotas kā Q matrica un izmantotas asociāciju kartēšanā.



21. attēls. Miežu populācijas pop\_LV dendrogramma. (VSGSI – selekcionēts Valsts Stendes graudaugu selekcijas institūtā, VPLSI- selekcionēts Valsts Priekulu laukaugu selekcijas institūtā).

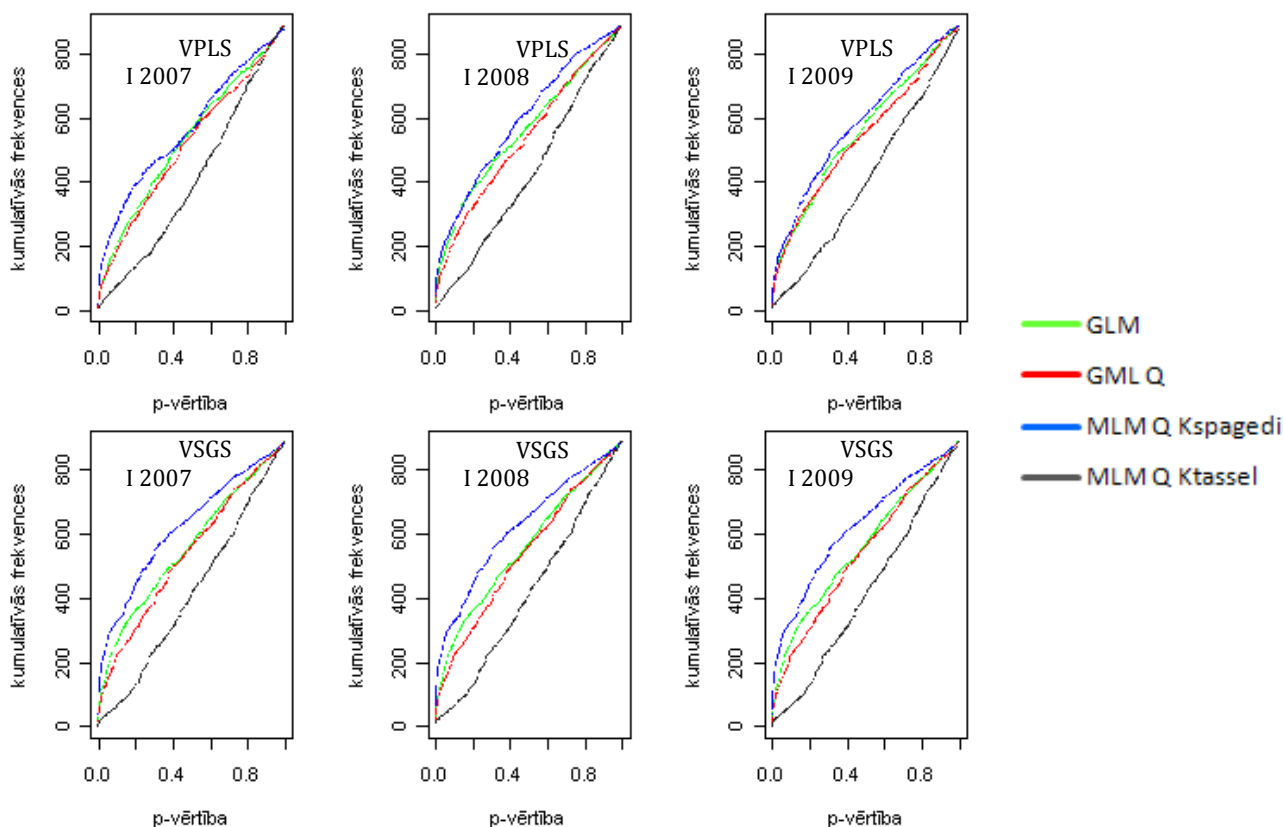


22. attēls. Klāsteru (K) daudzuma populācijā noteikšana, nosakot maksimālo  $\Delta K$

Asociāciju kartēšana tika veikta, izmantojot četrus dažādus statistiskos modeļus: GLM, GLM ar Q matricu, MLM ar Q un divām K matricām. Modeļi savstarpēji tika salīdzināti, izmantojot p-vērtību kumulatīvo sadalījumu. Ideālā gadījumā sadalījumam būtu jāatbilst  $45^\circ$  taisnei, bet trīs no modeļiem bija nobīdījušies uz viltus pozitīvo pusi, tādēļ kartēšanai tika izmantots modelis MLM + Q +  $K_{\text{tassel}}$ , kura p vērtību sadalījums bija vistuvāk  $45^\circ$  taisnei (23. attēls).

Tā kā gadam, audzēšanas vietai un audzēšanas vietas un gada mijiedarbībai bija liela ietekme uz beta-glikānu saturu graudos, asociāciju kartēšana tika veikta katrai audzēšanas vietai katrā gadā atsevišķi. Visās vidēs tika identificēti trīs ar pazīmi asociēti SNP marķieri, kas pārsniedza būtiskuma sliekšni – 1\_0673 (7H hromosoma 114.58 cM), 2\_0880 (7H 116.68) un 1\_1445 (116.68 cM). Šajā reģionā (7H hromosoma bin 7) iepriekš kartēts *nud* gēns, kas nosaka kailgraudu fenotipu (Taketa *et al.*, 2004). Iepriekšējos pētījumos ir noskaidrots, ka kailgraudu miežos ir augstāks beta-glikānu saturs (Fastnaught *et al.*, 1996). Tādēļ visiem paraugiem tika genotipēts *nud* lokuss ar marķieri, kuru izveidojis Taketa *et al.* (2008), un tika atkārtota asociāciju kartēšana, iekļaujot šo lokusu. Šim marķierim tika atrasta statistiski būtiska asociācija, p vērtība dažādās vidēs/gados variēja no  $6.34 \times 10^{-16}$  līdz  $5.01 \times 10^{-38}$ .

Lai pārbaudītu kailgraudainības ietekmi uz beta-glikānu saturu, tie tika izslēgti no asociāciju kartēšanas. Kartējot tikai 67 plēkšņaino miežu populāciju, netika konstatēta neviena statistiski būtiska marķiera-pazīmes asociācija.



23. attēls. Četru asociāciju kartēšanas modeļu marķieru-pazīmes asociāciju p-vērtību kumulatīvās frekvences.

### 3.8. Asociāciju kartēšana populācijā bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartēšanai

#### 3.8.1. Fenotipiskais novērtējums

Paraugu fenotipiskai novērtēšanai divās saimniekošanas sistēmās (bioloģiskā, konvencionālā) (S) tika izmantots statistiskais modelis, kurā audzēšanas sistēma tika definēta kā divu audzēšanas vietu kombinācija vienas sistēmas ietvaros. Sistēmas ietekme bija būtiska pazīmēm “graudu raža” (GY) (13. tabula), “zelmeņa augstums” (CH), “augu augsnes noseģums” (CGC), “termālais laiks līdz ziedēšanai” (HED) un “augu garums pilngatavībā” (PH). Lielāka graudu raža tika iegūta konvencionālā audzēšanas sistēmā (14. tabula). Bioloģiskos audzēšanas apstākļos bija nepieciešamas vairāk akumulētu grādu, lai sasniegtu vārpošanas stadiju (HED).

Genotips (G) kā galvenais faktors bija nozīmīgs visām pētāmajām pazīmēm, savukārt genotipa un sistēmas mijiedarbība bija būtiska pazīmēm “graudu raža” (GY), “zelmeņa augstums”

(CH), “augu augsnes noseģums” (CGC), “karoglapas platums” (WFL), “lapu noliekšanās leņķis” (LAN), “proteīna saturs graudos” (PRO) un “tilpummasa” (VOL).

**13. tabula. Ar dispersijas analīzi (ANOVA) aprēķinātās saimniekošanas sistēmas, ģenotipa un to mijiedarbības p vērtības (būtiskās treknrakstā).**

Pazīmes	Pazīmju grupa	Saīsinājums	Sistēma	Ģenotips	Ģenotips ×Sistēma
Cera forma	Pazīmes	GWH	0.113	<.001	0.299
Zelmeņa augstums	saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm (WSA)	CH	<b>0.035</b>	<.001	<.001
Labības augsnes noseģums		CGC	<b>0.002</b>	<.001	<b>0.036</b>
Augšanas tips		CWH	0.482	<.001	0.723
Karoglapas garums		LFL	0.388	<.001	0.457
Karoglapas platums		WFL	0.201	<.001	0.005
Lapu noliekšanās leņķis		LAN	0.756	<.001	<.001
Auga augstums		PH	0.053	<.001	0.345
Termālais laiks līdz ziedēšanai	Pazīmes saistītas ar nezāļu konkurētspēju un barības vielu izmantošanas efektivitāti (NUE)	HED	<.001	<.001	0.054
Termālais laiks līdz pilngatavībai		MAT	<b>0.034</b>	<.001	0.253
Produktīvo stiebru skaits		NT	0.125	<.001	0.667
Cerošana		TCAP	0.705	<.001	0.659
Graudu raža		GY	<b>0.006</b>	<.001	<b>0.002</b>
Proteīna saturs graudos	saistītas ar barības vielu izmantošanas efektivitāti (NUE)	PRO	0.520	<.001	<b>0.038</b>
Cietes saturs graudos		SCH	0.222	<.001	0.639
beta-glikānu saturs graudos		β GLU	0.746	<.001	0.994
Tūkstoš graudu masa		TGW	0.589	<.001	0.120
Tilpummasa		VOL	0.536	<.001	<b>0.021</b>

Lai salīdzinātu paraugu fenotipiskās izpausmes bioloģiskos un konvencionālos audzēšanas apstākļos, tika aprēķināti Pīrsona korelācijas koeficienti (14. tabula). Bioloģiskajā audzēšanas sistēmā, salīdzinot ar konvenciālo, sistēmas ietvaros bija zemāki korelācijas koeficienti starp

abām audzēšanas vietām, pazīmēm, kas saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm, un graudu ražu, kas liecina, ka bioloģiskos audzēšanas apstākļos šīm pazīmēm ir augstāka mainība. Izņēmumi ir pazīmes beta-glikānu saturs graudos un tilpummasa, kam konvencionālos audzēšanas apstākļos ir lielāks korelācijas koeficients starp audzēšanas vietām nekā bioloģiskos.

**14. tabula. Pazīmju vidējās vērtības konvencionālā (C) un bioloģiskā (O) audzēšanas sistēmā un Pīrsona korelācijas koeficienti starp audzēšanas gadiem un starp genotipiem vienas audzēšanas sistēmas ietvaros un starp abām audzēšanas sistēmām.**

Pazīme	Pazīmju vidējās vērtības		Pīrsona korelācijas koeficients (r)		
	C	O	C	O	Starp C - O
GY, t ha <sup>-1</sup>	4.05*	2.27	0.44	0.29	0.35
GWH, balles	5	5	0.78	0.65	0.70
CH, cm	24*	20	0.73	0.60	0.63
CGC, %	44**	24	0.36	0.36	0.31
CWH, balles	4	4	0.73	0.67	0.71
LFL, cm	11.7	10.9	0.42	0.35	0.37
WFL, cm	8.4	7.8	0.70	0.67	0.68
LAN, balles	4	4	0.77	0.69	0.68
PH, cm	83	73	0.64	0.57	0.58
HED, CDD	740***	809	0.75	0.71	0.72
MAT, CDD	92*	100	0.53	0.61	0.54
NT, skaits	513	419	0.28	0.12	0.16
TCAP, stiebru skaits			0.31	0.14	0.18
augam	2.8	2.6			
PRO, %	13.0	13.5	0.67	0.52	0.56
PROY, t ha <sup>-1</sup>	0.5	0.3	0.27	0.24	0.27
SCH, %	61.0	61.5	0.51	0.59	0.56
GLU, %	4.7	4.8	0.53	0.63	0.58
TGW, g	45.45	43.85	0.67	0.67	0.65
VOL, g l <sup>-1</sup>	69.0	70.0	0.57	0.90	0.70

\* būtiskums pie  $P = 0.05$ , \*\* -  $P = 0.01$ , \*\*\* -  $P = 0.001$

GWH- cera forma, CH- zelmeņa augstums, CGC – labības augsnes noseģums, CWH – augšanas tips, LFL- karoglapas garums, WFL- karoglapas platums, LAN – lapu noliekšanās leņķis, PH- auga augstums, HED – termālais laiks līdz ziedēšanai, MAT – termālais laiks līdz pilngatavībai, NT- produktīvo stiebru skaits, TCAP – cerošana, GY – graudu raža, PRO – proteīna saturs graudos, SCH – cietes saturs graudos, β GLU – beta glikānu saturs graudos, TGW – tūkstoš graudu masa, VOL – tilpummasa.

Iedzīstamības koeficienti tika aprēķināti, statistiskajā modelī iekļaujot trīs gadus un četras audzēšanas vietas (pa divām katrā no abām audzēšanas sistēmām) (15. tabula). Ļoti zema iedzīstamība ( $<0.2$ ) bija pazīmēm “produktīvo stiebru skaits”, “cerošanas koeficients” un “augu augsnes noseģums”, kas liecina par to, ka šo pazīmju variāciju galvenokārt veido vides, nevis ģenotipa ietekme. Pazīmes ar augstu iedzīstamību ( $>0.6$ ) bija “cera forma”, “karoglapas platums”, “lapu noliekšanās leņķis”, “termālais laiks līdz ziedēšanai”, “tīlpummasa” un “tūkstoš graudu masa”.

Starp pazīmju vidējām vērtībām vienas audzēšanas sistēmas ietvaros tika noteikti korelācijas koeficienti. Tika konstatēts, ka attiecības starp pazīmēm ir līdzīgas abās audzēšanas sistēmās (16., 17. tabula). Pazīmēm, kas saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm, piemēram, zelmeņa augstums un labības augsnes noseģums, korelācijas koeficienti augstāki bija bioloģiskajā audzēšanas sistēmā (attiecīgi 0.38 un 0.54), salīdzinot ar konvencionāliem audzēšanas apstākļiem (0.19 un 0.32). Nezāles bioloģiskajos laukos var būt ražu ierobežojošs faktors, tomēr pazīmju “nezāļu augsnes noseģums” un “graudu raža” korelācijas koeficients bija neliels, negatīvs un statistiski nebūtisks. Graudaugu attīstības fāzē ZDK 31-32 korelācijas koeficienti starp pazīmēm “zelmeņa augstums”, “labības augsnes noseģums”, “augšanas tips” un “nezāļu augsnes noseģums” nebija augsti. Daļēji to varētu skaidrot ar ecēšanu laukā O1. Negatīvā korelācija starp pazīmi “graudu raža” un “termālais laiks līdz ziedēšanai” lielāks bija bioloģiskajā audzēšanas sistēmā ( $-0.27$ ), salīdzinot ar konvencionālo ( $-0.08$ ), kas norāda, ka vēlīniem paraugiem ir mazāka raža, sevišķi bioloģiskos audzēšanas apstākļos. Abos audzēšanas apstākļos pazīmei “termālais laiks līdz ziedēšanai” negatīva korelācija ar lielāko daļu no pazīmēm, kas saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm, norādot, ka agrīniem paraugiem varētu būt intensīvāka augšana agrīnās attīstības stadijās, kā arī augstāks zelmenis. Pazīme “produktīvo stiebru skaits”, kurai graudaugu attīstības fāzē ZDK 31-32 bija būtisks korelācijas koeficients, ar pazīmi labības augsnes noseģums ( $r=0.26$ ,  $p<0.01$ ) var veicināt auga konkurētspēju ar nezālēm un augstāku ražu bioloģiskos audzēšanas apstākļos.

15. tabula. Pazīmju iedzīstamība ( $h^2$ ) un faktoru ietekmes īpatsvars konvencionālos (C) un bioloģiskos (O) audzēšanas apstākļos.  $V_G$ - genotipa dispersija  $V_{G \times E}$  – genotipa un vides mijiedarbības dispersija,  $V_E$  – audzēšanas vietas (vienas audzēšanas sistēmas ietvaros) dispersija.

Audzēšanas sistēma	C				O				
	Pazīmes	$h^2$	$V_G$	$V_{G \times E}$	$V_E$	$h^2$	$V_G$	$V_{G \times E}$	$V_E$
GY		0.36	16	29	55	0.28	9	23	68
GWH		0.73	71	27	2	0.61	60	38	2
CH		0.62	53	33	14	0.56	32	26	42
CGC		0.19	12	51	37	0.22	14	48	38
CWH		0.58	47	34	18	0.61	59	38	3
LFL		0.29	16	38	47	0.25	21	62	17
WFL		0.66	54	28	18	0.66	59	31	10
LAN		0.78	74	20	6	0.69	62	28	10
PH		0.58	41	30	29	0.55	38	31	31
HED		0.70	41	17	42	0.68	38	18	44
MAT		0.42	11	15	74	0.50	11	11	79
NT		0.11	7	54	40	0.10	7	64	28
TCAP		0.11	8	65	27	0.07	3	43	53
PRO		0.49	21	22	58	0.61	40	26	34
PROY		0.24	9	29	61	0.23	8	25	68
SCH		0.49	32	32	36	0.47	31	35	34
GLU		0.39	31	48	21	0.43	33	44	23
TGW		0.63	25	15	61	0.65	32	18	50
VOL		0.82	58	13	29	0.88	79	11	10

GWH- cera forma, CH- zelmeņa augstums, CGC – labības augsnes noseģums, CWH – augšanas tips, LFL- karoglapas garums, WFL- karoglapas platums, LAN – lapu noliekšanās leņķis, PH- auga augstums, HED – termālais laiks līdz ziedēšanai, MAT – termālais laiks līdz pilngatavībai, NT- produktīvo stiebru skaits, TCAP – cerošana, GY – graudu raža, PRO – proteīna saturs graudos, SCH – cietes saturs graudos,  $\beta$  GLU – beta glikānu saturs graudos, TGW – tūkstoš graudu masa, VOL – tilpummasa.



**16. tabula. Korelācijas koeficientu matrica visām pazīmēm konvencionālajā audzēšanas sistēmā (n = 154). (Pazīmju akronīmus skat. 13. tabulā).**

	GY	GWH	CH	CGC	LAN	CWH	LFL	WFL	HED	PH	NT	TCAP	MAT	TGW	VOL	PRO	PROY	SCH	GLU
GY	1.000																		
GWH	-0.010	1.000																	
CH	0.190	-0.693	1.000																
CGC	0.325	0.179	0.352	1.000															
LAN	-0.023	-0.367	0.742	0.346	1.000														
CWH	-0.159	0.723	-0.813	-0.109	-0.545	1.000													
LFL	-0.048	-0.334	0.505	0.255	0.476	-0.322	1.000												
WFL	-0.155	-0.434	0.454	0.188	0.293	-0.394	0.622	1.000											
HED	-0.082	0.447	-0.605	-0.209	-0.452	0.580	-0.397	-0.393	1.000										
PH	-0.126	-0.284	0.598	0.327	0.598	-0.429	0.405	0.430	-0.242	1.000									
NT	0.355	0.200	-0.257	0.000	-0.347	0.199	-0.364	-0.397	0.022	-0.408	1.000								
TCAP	-0.234	0.376	-0.610	-0.424	-0.462	0.566	-0.345	-0.497	0.335	-0.450	0.476	1.000							
MAT	0.096	0.375	-0.460	-0.145	-0.367	0.434	-0.326	-0.383	0.804	-0.156	0.113	0.254	1.000						
TGW	0.511	-0.097	0.232	0.110	0.138	-0.166	0.153	-0.069	0.014	0.062	-0.072	-0.267	0.189	1.000					
VOL	-0.296	-0.108	0.110	0.009	0.119	-0.046	0.149	0.079	-0.016	0.183	-0.108	0.030	-0.091	-0.240	1.000				
PRO	-0.566	-0.158	0.259	0.065	0.305	-0.142	0.245	0.234	-0.146	0.459	-0.284	-0.039	-0.157	-0.295	0.558	1.000			
PROY	0.871	-0.103	0.384	0.429	0.161	-0.280	0.087	-0.065	-0.192	0.116	0.262	-0.307	0.018	0.447	-0.062	-0.095	1.000		
SCH	0.035	0.191	-0.402	-0.222	-0.332	0.324	-0.167	-0.237	0.300	-0.353	0.161	0.270	0.187	-0.111	0.521	-0.266	-0.146	1.000	
GLU	-0.470	-0.122	0.234	0.125	0.275	-0.107	0.121	0.207	-0.115	0.368	-0.311	-0.142	-0.233	-0.325	0.574	0.753	-0.150	-0.027	1.000

17. tabula. Korelācijas koeficientu matrica visām pazīmēm bioloģiskajā audzēšanas sistēmā (n = 154). (Pazīmju akronīmus skat. 13. tabulā).

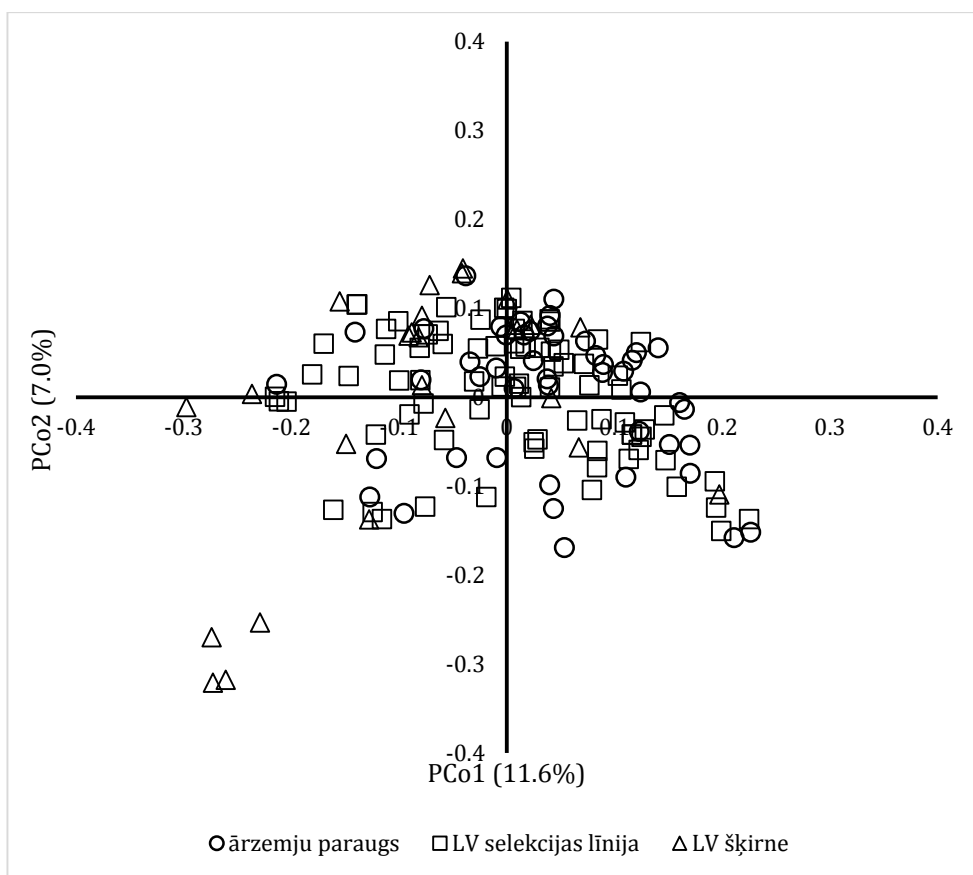
	GY	GWH	CH	CGC	LAN	WEED	CWH	LFL	WFL	HED	PH	NT	TCAP	MAT	TGW	VOL	PRO	PROY	SCH	GLU
GY	1.000																			
GWH	-0.160	1.000																		
CH	0.381	-0.751	1.000																	
CGC	0.531	0.189	0.237	1.000																
LAN	0.120	-0.322	0.642	0.245	1.000															
WEED	-0.119	0.002	-0.138	-0.228	-0.106	1.000														
CWH	-0.331	0.696	-0.836	-0.145	-0.539	0.133	1.000													
LFL	0.029	-0.292	0.365	-0.025	0.393	-0.017	-0.275	1.000												
WFL	-0.065	-0.470	0.384	-0.081	0.178	0.039	-0.414	0.603	1.000											
HED	-0.271	0.473	-0.577	-0.115	-0.327	0.172	0.561	-0.311	-0.363	1.000										
PH	-0.006	-0.240	0.545	0.090	0.590	-0.046	-0.459	0.374	0.340	-0.178	1.000									
NT	0.281	0.267	-0.087	0.285	-0.145	-0.207	0.080	-0.270	-0.384	0.010	-0.267	1.000								
TCAP	-0.223	0.231	-0.374	-0.295	-0.359	-0.020	0.336	-0.276	-0.342	0.253	-0.275	0.442	1.000							
MAT	0.010	0.357	-0.328	0.003	-0.197	0.104	0.339	-0.137	-0.269	0.720	0.057	0.038	0.111	1.000						
TGW	0.519	-0.168	0.331	0.251	0.266	-0.035	-0.256	0.187	-0.035	-0.068	0.146	0.037	-0.180	0.210	1.000					
VOL	-0.196	-0.132	0.179	-0.022	0.216	0.042	-0.143	0.161	0.112	-0.078	0.323	-0.003	-0.007	-0.081	-0.256	1.000				
PRO	-0.428	-0.102	0.193	-0.120	0.240	-0.058	-0.133	0.180	0.222	-0.044	0.439	-0.131	-0.093	-0.022	-0.150	0.523	1.000			
PROY	0.893	-0.231	0.526	0.525	0.257	-0.158	-0.437	0.119	0.026	-0.333	0.207	0.246	-0.295	-0.009	0.501	0.020	0.015	1.000		
SCH	-0.016	0.203	-0.325	-0.126	-0.228	0.194	0.310	-0.161	-0.250	0.192	-0.248	0.067	0.202	0.052	-0.220	0.426	-0.353	-0.215	1.000	
GLU	-0.275	-0.083	0.245	0.037	0.321	-0.008	-0.182	0.116	0.266	-0.097	0.438	-0.197	-0.248	-0.170	-0.139	0.469	0.681	0.015	-0.141	1.000

GWH- cera forma, CH- zelmeņa augstums, CGC – labības augsnes noseģums, CWH – augšanas tips, LFL- karoglapas garums, WFL- karoglapas platums, LAN – lapu noliekšanās leņķis, PH- auga augstums, HED – termālais laiks līdz ziedēšanai, MAT – termālais laiks līdz pilngatavībai, NT- produktīvo stiebru skaits, TCAP – cerošana, GY – graudu raža, PRO – proteīna saturs graudos, SCH – cietes saturs graudos, β GLU – beta glikānu saturs graudos, TGW – tūkstoš graudu masa, VOL – tilpummasa.

### 3.8.2. Nelīdzsvarotā saistība un populācijas struktūra

Visi asociāciju kartēšanas populācijā pop\_BIO ietilpstošie paraugi tika genotipēti 1536 SNP lokusos. Katram lokusam tika aprēķināta MAF un 445 SNP, kuriem frekvence bija mazāka par 0.1, tika izslēgti no turpmākas analīzes. Vēl 36 marķieri tika izslēgti, jo tie nebija kartēti ģenētiskajās kartēs, tālākai datu apstrādei atstājot 1055 marķierus.

SNP polimorfismi tika izmantoti principiālo komponentu analīzei. Tā rāda paraugu sadalījumu pēc to izcelsmes (ārvalstu vai Latvijas) un Latvijas izcelsmes paraugiem arī statusu (šķirne vai selekcijas līnija) (24. attēls). Novērojams, ka visi divkanšu paraugi neatkarīgi no izcelsmes vietas veido vienu klāsteri, izņemot četras Latvijas izcelsmes šķirnes apakšējā kreisajā kvadrantā, kas veido atsevišķu grupu un atbilst visiem populācijā esošiem daudzkanšu miežiem. Pirmie divi faktori skaidro 18.6% no varianšu kopas.

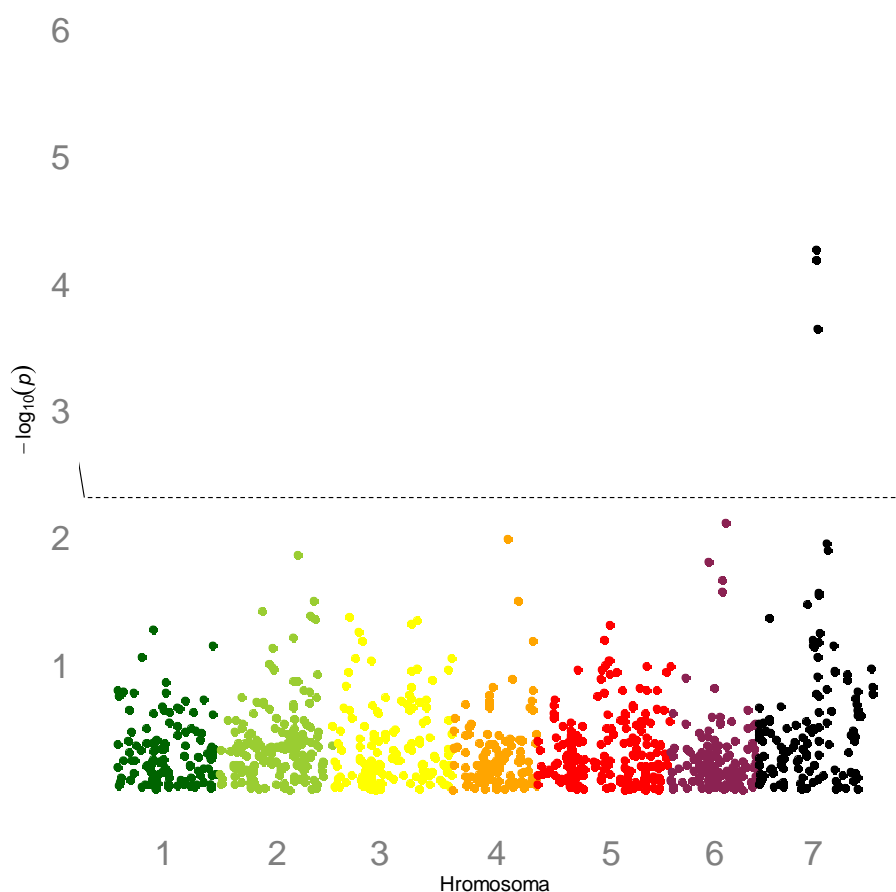


24. attēls. Asociāciju kartēšanas populācijā pop\_BIO iekļauto paraugu principiālo komponentu analīze

Aprēķinot nelīdzsvaroto saistību starp marķieriem, tika izvēlēts būtiskuma sliekšnis  $R^2 > 0.2$ . Konstatēts, ka LD starp marķieriem saglabājas vidēji 4.2 cM attālumā (mediāna 2.2 cM).

### 3.8.3. Asociāciju kartēšana

Asociāciju kartēšanu iespējams veikt, izmantojot dažādus statistiskos modeļus. Pētījumā tika pārbaudīti četri dažādi modeļi (GLM, GLM ar Q matricu, MLM ar K matricu, MLM ar K un Q matricām). Lai atrastu piemērotāko – modeli ar iespējami maz nepatiesi pozitīviem rezultātiem, modeļu kumulatīvās p-vērtības tika attēlotas grafiski. Ideālā gadījumā sadalījumam būtu jāatbilst 45° taisnei.



25. attēls. Asociāciju kartēšanas rezultāti populācijā pop\_BIO pazīmei “graudu tips” (plēkšņainie vai kailgraudu): marķieru – asociāciju p-vērtību grafisks attēlojums pa hromosomām. Pārtrauktā līnija norāda būtiskuma sliekšni ( $p \leq 0.005$  attiecīgi  $-\log_{10}p \geq 2.3$ ).

P-vērtību kumulatīvais sadalījums modeļiem MLM ar K matricu un MLM ar Q and K matricām lielākajai daļai pazīmju bija tuvu viendabīgam sadalījumam, tomēr pazīmēm “auga garums” un “produktīvo stiebru skaits” bioloģiskajos audzēšanas apstākļos modeļa MLM ar Q and K matricām p-vērtību kumulatīvais sadalījuma bija novirzījies, tādēļ asociāciju kartēšanai tika izmantots modelis MLM ar K matricu (9. pielikums).

18. tabula. Pārskats par asociāciju kartēšanas populācijā pop\_BIO identificētiem QTL.

Pazīme	Kopējais QTL skaits	QTL skaits bioloģiskā audzēšanas sistēmā	QTL skaits konvencionālā audzēšanas sistēmā	QTL abās audzēšanas sistēmās	Pielikums ar būtisko asociāciju uzskaitījumu
GY	14	5	6	3	10. pielikums
GWH	6	1	2	3	11. pielikums
CH	6	3	1	2	12. pielikums
CGC	7	4	2	1	13. pielikums
CWH	4	3	1	0	14. pielikums
LFL	5	2	3	0	15. pielikums
WFL	8	5	2	1	16. pielikums
LAN	7	4	1	2	17. pielikums
PH	10	7	0	3	18. pielikums
HED	10	3	3	4	19. pielikums
MAT	8	2	3	3	20. pielikums
NT	7	3	4	0	21. pielikums
TCAP	1	0	1	0	22. pielikums
PRO	9	1	3	5	23. pielikums
SCH	5	2	1	2	24. pielikums
β GLU	10	2	7	1	25. pielikums
TGW	13	10	3	0	26. pielikums
VOL	6	3	1	2	27. pielikums
Kopā	136	60	44	32	

GWH- cera forma, CH- zelmeņa augstums, CGC – labības augsnes nosejums, CWH – augšanas tips, LFL- karoglapas garums, WFL- karoglapas platums, LAN – lapu noliekšanās leņķis, PH- auga augstums, HED – termālais laiks līdz ziedēšanai, MAT – termālais laiks līdz pilngatavībai, NT- produktīvo stiebru skaits, TCAP – cerošana, GY – graudu raža, PRO – proteīna saturs graudos, SCH – cietes saturs graudos, β GLU – beta glikānu saturs graudos, TGW – tūkstoš graudu masa, VOL – tūpumasa.

Lai pārbaudītu kartēšanas precizitāti, asociāciju kartēšana tika veikta pazīmei “graudu tips” (kailgraudu/plēkšņainie), kam ir zināms viens galvenais gēns *Nud*, kas atrodas uz 7H hromosomas 7 bin7 (Taketa *et al.*, 2006). Ar asociāciju kartēšanas metodi kā statistiski būtiskas tika identificētas asociācijas starp pazīmi “graudu tips” un SNP marķieriem 4594-971, 1272-459, Consensus GBS0132-4, kuri atrodas 7H hromosomā uz Bin7 (25. attēls). Arī asociāciju kartēšanas populācijā pop\_LV šajā apgabalā tika atrasta saistība starp marķieriem un graudu tipu (Mezaka *et al.*, 2011).

Pēc asociāciju kartēšanas tika atlasītas būtiskās ( $p \leq 0.005$ , attiecīgi  $-\log_{10} p \geq 2.3$ ) marķieru-pazīmju asociācijas. Būtiskas marķieru – pazīmju asociācijas, kas atradās ne vairāk kā 5 – 10 cM attālumā, tika apvienotas vienā QTL. Kopā visām 18 pazīmēm tika atrasti 136 QTL (18. tabula). 48 no visiem QTL sakrita ar iepriekš kartētiem gēniem vai QTL.

## 4. Diskusija

### 4.1. Graudu sadīgšanas vārpās novērtēšanas metodikas izstrāde

Graudu sadīgšana vārpās ir nozīmīga lauksaimniecības problēma gados, kad ražas vākšanas laikā ir ilgstošas lietavas. Selekcijas gaitā pazīmi nevar izvērtēt katru gadu, jo ne vienmēr meteoroloģiskie apstākļi ir pazīmes attīstību veicinoši apstākļi. Pazīmes izvērtēšana laboratoriski ļauj izvērtēt paraugus katru gadu. Selekcijas darba efektīvai veikšanai lietderīgi būtu sadīgšanu vārpās izvērtēt laboratorijas apstākļos noteiktu laiku pēc ražas novākšanas, jo graudu pilngatavības periodā ražas novākšanas dēļ parasti ir cilvēkresursu trūkums. Tādēļ tika salīdzināta dīgšanas testa uzsākšanas laika ietekme uz graudu sadīgšanu vārpās. Sadīgušo graudu skaits bija būtiski lielāks, ja dīdēšana tika uzsākta četras nedēļas pēc vārpu nogriešanas (10. attēls), ko var skaidrot ar pakāpenisku miera perioda zudumu. Korelācija starp sadīgušo graudu skaitu laboratorijas apstākļos un sadīgšanas pakāpi lauka apstākļos visaugstākā bija dīdēšanu uzsākot uzreiz pēc graudu nogatavošanās un sadīgušos graudus skaitot 7 vai 10 dienas pēc dīdēšanas sākuma. Selekcijas programmās laboratorijā iegūtajiem rezultātiem jābūt pēc iespējas atbilstīgākiem lauka apstākļos novērojamajiem, tādēļ optimāli būtu uzsākt testu uzreiz pēc vārpu nogriešanas, un sadīgušo graudu skaitu noteikt desmitajā dienā pēc testēšanas sākuma, lai gan tas nav izdevīgi no darbu organizācijas viedokļa. Pazīmes “graudu sadīgšanas vārpās” fizioloģisko un ģenētisko faktoru pētīšanai miežos izmantotas dažādas netiešās dīdēšanas metodes – graudu dīdēšana Petri platēs starp filtrpapīriem (Chono *et al.*, 2006), vārpu dīdēšana mitruma kamerā (Ullrich *et al.*, 2008), simulētos lietus apstākļos (King and Von Wettstein-Knowles, 2000), taču līdz šim nav veikts izvērtējums, kura ir piemērotākā metode paraugu novērtēšanai selekcijā miežiem. Šādi pētījumi veikti kviešiem (Paterson *et al.*, 1989) un tritikālei (Derycke *et al.*, 2002). Laboratorijā un laukā iegūto pārbaužu rezultāti salīdzināti tikai pētījumos ar tritikāli, secinot, ka laboratoriska dīdēšana vārpās (pretstatā izkultu graudu dīdēšanai) ir ar augstāku korelācijas koeficientu.

### 4.2. Piemērotākās metodes vārpu fuzariozes izturības izvērtēšanai

Miežu selekcijas programmā AREI Priekuļu pētniecības centrā vārpu fuzariozes novērtēšanai sākotnēji tika adaptēta nogrieztu vārpu metode, jo to izmantojot nepieciešams mazāk cilvēkresursu nekā inficēšanai lauka apstākļos un tai ir priekšrocības, ja lauka apstākļos ir zems gaisa mitrums vai citi vārpu fuzariozes attīstībai nepiemēroti vides apstākļi. Ņemot vērā publicētos pētījumus, kas rāda, ka starp infekcijas pakāpi sējumos lauka apstākļos un siltumnīcas apstākļos ir zema korelācija (Steffenson *et al.*, 2003), tika izlemts salīdzināt inokulāciju lauka apstākļos ar nogrieztu vārpu metodi. Salīdzinot dažādus izmēģinājumus piecu gadu garumā,

netika iegūti viennozīmīgi rezultāti – starp atsevišķiem izmēģinājumiem bija statistiski būtiskas korelācijas, starp citiem nebūtiskas (3. tabula).

Vārpu fuzariozes attīstību vērtējot ar inokulācijas metodi, tika konstatēta augsta iedzimstamība, kas nozīmē, ka pazīme ir izmantojama kartēšanā. Korelācijas starp inficēšanās pakāpi pa gadiem kolekcijas paraugiem bija augstas, kas sakrīt ar Buerstmayr *et al.* (2004) novēroto. 143 dažādu paraugu kolekcijā korelācija starp vērtējumiem divos gados bija 0.72 ( $p < 0.0001$ ). 2011. – 2012. gadā ar inokulācijas metodi inficēto paraugu vidū būtiski zemāka par vidējo infekcijas pakāpi inficēšanās bija paraugiem ar zināmu izturību – ‘Russian 6’, ‘Fredrickson’, ‘Harbin’ (Buerstmayr *et al.*, 2004; Hori *et al.*, 2006, 2005; Rudd *et al.*, 2001; Sato *et al.*, 2008). Ieņēmīgajai kontrolei ‘Fontana’ inficēšanās pakāpe bija būtiski augstāka par vidējo (4. tabula).

Pārbaudot dažādu sējumu veidu (rinās vai lauka vidū) ietekmi uz inficēšanās pakāpi, tika konstatēts, ka sējumos lauciņa iekšienē ir būtiski ( $p < 0.01$ ) augstāka inficēšanās pakāpe nekā sējumos rindās. Tas skaidrojams ar mikrovides ietekmi: tā kā lauciņa iekšienē ir mazāka vēja ietekme, ir augstāks gaisa mitrums nekā sējumiem atsevišķās rindās (Brennan *et al.*, 2005).

Rezultāti liecina, ka selekcijas līniju pārbaudi var veikt gan sējot materiālu rindās, gan pārbaudot lauciņu iekšienē, taču augstāka infekcijas pakāpe ir sējumos lauciņu vidū. Ja pieejamie resursi ir ierobežoti, pārbaudes selekcijas vajadzībām var veikt bez atkārtojumiem.

### 4.3. RIL populāciju izvērtējums

Izpratne par kvantitatīvo pazīmju ģenētisko pamatu ir nozīmīga selekcijas darbā. Kvantitatīvās pazīmes kontrolē daudz gēnu, tādēļ pētniecībai nepieciešamas īpašas metodes un stratēģijas. Fenotipēšanas precizitātei ir īpaša nozīme, jo no fenotipēšanas datu precizitātes ir atkarīga QTL kartēšanas rezultātu precizitāte. Jo precīzāki fenotipēšanas dati, jo augstāka iedzimstamība, kas palielina QTL noteikšanas statistisko precizitāti (Xu *et al.*, 2005). Iedzimstamība daļēji ir atkarīga no tā, cik lielā mērā fenotipēšanas datiem piemīt atkārtojamība dažādās vidēs, audzēšanas vietās un gados. Tādēļ fenotipēšanu ieteicams veikt dažādās vidēs, lai noteiktu, vai vienā vidē identificētās marķiera – pazīmes asociācijas ir izmantojamas citās vidēs (Xu and Crouch, 2008).

Lielām populācijām genotipēšana (molekulāro marķieru datu iegūšana) un fenotipēšana (lauka apstākļos, siltumnīcās vai laboratoriski) parasti ir dārga, sevišķi, ja pētāmā pazīme nosakāma plašos lauka pētījumos vai nepieciešamas dārgas analīzes. Tādēļ kartējošās populācijas lielums, kā arī atkārtojumu un testēšanas vidu skaits bieži ir ierobežots (Semagn *et al.*, 2010).



Literatūrā par QTL kartēšanu norādīts, ka ir iespējams iegūt pietiekami labus fenotipiskos datus interesējošai pazīmei, lai veiktu kartēšanu, izmantojot 100 – 150 pēcnācējus (Bernardo, 2008). Šajā pētījumā populācijās tika iegūtas 86 – 117 rekombinantās līnijas. Fenotipēšanas izmaksas un komplikācija ir galvenie iemesli ierobežotai RIL līniju izmantošanai, īpaši, ja pētāmā pazīme ir kompleksa un fenotipēšana lauka apstākļos sarežģīta.

Ņemot vērā, ka zinātniskajā literatūrā publicētie QTL bieži vien ir atkarīgi no konkrētiem genotipiem un to mijiedarbības ar vidi, tika izveidotas RIL populācijas pazīmju vārpu fuzariozes izturības,  $\beta$ -glikānu satura graudos un graudu sadīgšanas vārpās izturības kartēšanai Latvijas apstākļos selekcionāru izmantotā materiālā. No vecākaugiem ar kontrastējošu pētāmo pazīmi izveidotas RIL populācijas līdz šim ir izmantotas dažādu pazīmju kvantitatīvo pazīmju lokusu noteikšanai, piemēram, pazīmēm “sadīgšana vārpās” (Ullrich *et al.*, 2008), “izturība pret vārpu fuzariozi” (Ma *et al.*, 2000) un “ $\beta$ -glikānu saturs graudos” (Li *et al.*, 2008).

Graudu sadīgšanu vārpās lauka apstākļos nav iespējams izvērtēt katru gadu, jo ne vienmēr klimatiski apstākļi ir piemēroti, lai graudi vārpās sadīgtu. Lai veiktu izlasi selekcijas programmas ietvaros un nodrošinātu iespēju iegūt informāciju katru gadu, tika adaptēta netiešās testēšanas metode, vārpas diedzējot laboratorijas apstākļos. Tā tika izmantota arī RIL līniju fenotipēšanai. Līdz šim veiktie pētījumi Latvijas miežu selekcijas programmās ir apstiprinājuši, ka pastāv pietiekama ģenētiskā daudzveidība, lai būtu iespējama izlase pēc izturības pret sadīgšanu vārpās (Legzdina *et al.*, 2010). RIL populāciju izveidei izmantotie vecākaugi tika atlasīti, ņemot vērā rezultātus lauka apstākļos un laboratorijā, tā, lai starp vecākaugiem būtu acīmredzama atšķirība sadīgušo graudu daudzumā. Tas bija labs priekšnoteikums, lai izveidotu RIL populācijas ‘PR 3642’  $\times$  ‘CDC Rattan’ un ‘CDC Freedom’  $\times$  ‘Samson’, kurām novērota būtiska atšķirība starp paraugiem un augsta mainība (6. tabula). Korelācijas koeficienti starp gadiem bija zemi, kas skaidrojami ar meteoroloģisko apstākļu atšķirībām vārpu novākšanas laikā, jo, piemēram, 2010. gadā bija lietains laiks un vārpas jau pirms testēšanas bija mitras, bet 2011. gadā vārpu novākšanas laikā nebija nokrišņu.

Lai izvēlētos vecākaugus vārpu fuzariozes izturības kartēšanai, tika izmantoti iepriekšējo pētījumu rezultāti (Buerstmayr *et al.*, 2004). RIL populācijas ‘Fontana’  $\times$  ‘ND 16461’ vārpu fuzariozes izturības izvērtēšanā tika izmantotas divas metodes. Iegūtie rezultāti liecināja, ka pastāv liela atšķirība starp ieņēmīgo un izturīgo vecākaugu, kā arī liela variācija RIL līniju starpā (7. tabula). Korelācijas koeficienti starp trīs gados iegūtiem rezultātiem bija zemi. Jāņem vērā, ka 2010. gadā tika izmantota atšķirīga testēšanas metode. Dill-Macky (2003) ir secinājis, ka viena no galvenajām problēmām izturības pret fuzariozi pētījumos ir atkārtojamu eksperimenta rezultātu iegūšana. Zemi korelācijas koeficienti starp iegūtajiem rezultātiem lauka un laboratorijas

apstākļos ir arī Rudd *et al.* pētījumos (Rudd *et al.*, 2001). Inficēšanās procesā būtiska nozīme ir meteoroloģiskajiem apstākļiem, kas var ietekmēt infekcijas pakāpi. Dažkārt var izveidoties nozīmīga vides un genotipa mijiedarbība, un zema korelācija starp eksperimentiem (Mesfin *et al.*, 2003), īpaši, ja pētījumā izmantotajiem paraugiem ir būtiski atšķirīgs ziedēšanas laiks (Buerstmayr *et al.*, 2004).

Abās RIL populācijās, kas izveidotas beta-glikānu satura graudos izvērtēšanai, novērota ievērojama pazīmes variācija un būtiskas atšķirības starp vecākaugiem. Populācija 'KM-2084' × 'Justina' sastāvēja no kailgraudu un plēkšņainajām līnijām. Šī pētījuma rezultāti apstiprina, ka krustojot kailgraudu un plēkšņainos miežus, iespējams iegūt plēkšņainās līnijas ar paaugstinātu beta-glikānu saturu un kailgraudu līnijas ar samazinātu beta-glikānu saturu (Bleidere and Belicka, 2009). Tas sniedz iespēju palielināt daudzveidību plēkšņainajos miežos. Beta-glikānu saturs kailgraudu miežos bija būtiski lielāks nekā plēkšņainajos, un tiek uzskatīts, ka *nud* lokus var ietekmēt beta-glikānu saturu graudos, tas jāņem vērā kartējot QTL (Mezaka *et al.*, 2011).

Visām pētītajām pazīmēm bija būtiska atšķirība starp vecākaugiem un RIL līnijām tika novērota liela mainība. Vairākos gadījumos populācijās novērotā mainība pārsniedza vecākaugu rādītājus, norādot uz transgresīvo skaldīšanos.

#### 4.4. Agronomisko pazīmju mainība Latvijas miežu kartēšanas populācijā

Selekcijā šķirņu agronomiskajām pazīmēm ir liela nozīme, tām jāatbilst zemnieku prasībām. Jaunu ideotipu izveidei nepieciešama pazīmju ģenētiskā mainība selekcionāra darba kolekcijās. Ražas un citu pazīmju ģenētiskā mainība plaši pētīta dažādos gados un vietās (Dickin *et al.*, 2012; Esparza Martínez and Foster, 1998; Ingver *et al.*, 2010; Kolodinska-Brantestam *et al.*, 2010; Nurminiemi *et al.*, 2002). Šajā pētījumā visām pētāmajām agronomiskajām pazīmēm tika konstatēta būtiska mainība. Pazīmēm "sēja-vārpošana" un "inficēšanās ar miltrasu" tika konstatēts vislielākais genotipa faktora ietekmes īpatsvars gan kailgraudu, gan plēkšņainajiem miežiem.

Visām pētāmajām pazīmēm mainība bija atkarīga ne tikai no genotipa, bet arī vides. Gadam bija būtiska ietekme uz visām pētītajām pazīmēm, turklāt fenoloģiskajām pazīmēm (veģetācijas periods) šis faktors bija ar vislielāko ietekmes īpatsvaru (9., 10. tabula). Fenoloģisko pazīmi – "periods no sējas līdz vārpošanai" – galvenokārt ietekmēja gada un vides mijiedarbība. Lielo gada ietekmi uz fenoloģiskajām pazīmēm var saistīt ar temperatūras atšķirībām dažādās audzēšanas sezonās. 2007. gadā meteoroloģiskie apstākļi miežu augšanai bija nelabvēlīgi, jo bija augsta gaisa temperatūra un maz nokrišņu (7., 8. pielikums). Ir zināms, ka līdz ar temperatūras paaugstināšanos samazinās veģetācijas perioda ilgums. Līdzīgus rezultātus ieguvuši Przulj un Momcilovic (2010).

Ražas veidošanās ir atkarīga no auga fotosintētiskās aktivitātes – samazinoties veģetācijas perioda ilgumam, samazinās kopējā fotosintēze, tādējādi arī raža (Araus *et al.*, 2008). Būtiskas atšķirības starp gadiem tika novērotas visām pētāmajām pazīmēm, izņemot veldrēšanas 2008. un 2009. gadā.

Gada un genotipa mijiedarbība bija būtiska visām pētāmajām pazīmēm abiem miežu veidiem, vislielākais šī faktora ietekmes īpatsvars bija pazīmēm “inficēšanās ar tīklplankumainību”. Saprast genotipa un vides mijiedarbību, kā arī genotipa un gada mijiedarbību ir nozīmīgi selekcijā, īpaši veidojot ideotipu, atlasot vecākaugus un izlasot pēc vēlamās pazīmes (Jackson *et al.*, 1996). Ražai tika konstatēta maza iedzimstamības vērtība, jo šo pazīmi ietekmē daudz gēnu, kā arī vide. Vislielākā iedzimstamība tika konstatēta fenoloģiskajām pazīmēm, šādus rezultātus ieguvuši arī Przulj un Momcilovic (Przulj and Momcilovic, 2010).

#### 4.5. Beta-glikānu satura kartēšana Latvijas miežu kartēšanas populācijā

Ar asociāciju kartēšanas metodi populācijā pop\_LV tika kartēts beta-glikānu saturs graudos. Asociāciju kartēšana iekļauj daudzkārtēju testēšanu, kas var veicināt nepatiesi pozitīvu asociāciju veidošanos. Lai to novērstu, tika izmantotas vairākas metodes. Pirmkārt, pētījumā tika iekļauti marķieri ar MAF frekvenci lielāku par 0.1, ko rekomendē izmantot augu populācijās ar kompleksu izcelsmi, kas iekļauj radniecību starp paraugiem, līdz ar to – iespējamām kopīgām retām alēlēm. Otrkārt, tika izmantota viskonservatīvākā metode būtiskuma noteikšanai – Bonferroni metode (Balding, 2006). Tā kā augsta vides un genotipa ietekme var ietekmēt fenotipu, fenotipēšana tika veikta vairākos gados (2007-2009) un vidēs (Stende, Priekuļi). Asociācijas tika uzskatītas par būtiskām tikai tad, ja tās bija būtiskas abās vidēs un visos trīs gados.

Asociāciju kartēšanas rezultātus var ietekmēt populācijas struktūra. Lai to novērstu, tiek ieteikts izmantot jauktu modeli (MLM) (Zhao *et al.*, 2007). Šajā pētījumā tika izmantoti četri statistiskie modeļi – vispārējais lineārais modelis (GLM), GLM ar Q matricu, un divi MLM, iekļaujot Q un K matricas (vienā gadījumā K matrica aprēķināta ar datorprogrammu *Tassel*, otrā – ar *Spagedi*). Grafiski tika attēlotas p-vērtību kumulatīvās frekvences, lai atrastu modeli, kam tās pieaug vispakāpeniskāk. Šādam modelim ir vismazāk nepatiesi pozitīvu rezultātu. Šajā pētījumā tāds bija modelis MLM ar Q un  $K_{tassel}$  matricām.

Ar beta-glikānu saturu graudos būtiski bija asociēti trīs marķieri 7H hromosomas bin 7 apgabalā: 1\_0673, 2\_0880 un 1\_1445. Šajā apgabalā iepriekš populācijā ‘CDC Bold’ × ‘TR251’ ir kartēts beta-glikānu saturs graudos (Li *et al.*, 2008). Mūsdienu plēkšņaino miežu asociāciju kartēšanas populācijā uz 7H hromosomas beta-glikānu saturu nosakoši gēni nav atrasti (Houston

*et al.*, 2014). Šajā apgabalā ir kartēti arī divi gēni ar ietekmi uz beta-glikānu saturu graudos – recesīvs gēns, kas nosaka beta-glikānu iztrūkumu graudos (*bgl*) (Tonooka *et al.*, 2009), un kailgraudu fenotipu nosakošs gēns – *nud* (Taketa *et al.*, 2004). Lai pārbaudītu vai pašam *nud* gēnam ir ietekme uz beta-glikānu saturu graudos, tas tika genotipēts, un rezultāti iekļauti asociāciju kartēšanā. Asociācija starp *nud* lokusu un beta-glikānu saturu graudos bija būtiska un lielāka nekā pārējiem trīs identificētajiem marķieriem, tātad tas ietekmē beta-glikānu saturu graudos.

Lai gan asociāciju kartēšanai tikai izmantots neliels paraugu skaits, tika identificēts *NUD* gēns, kas ietekmē beta-glikānu saturu graudos. Iegūtie rezultāti apstiprina Zhao *et al.* (2007), ka mazās, strukturētās populācijās iespējams identificēt marķierus ar ietekmi uz pazīmes mainību. Palielinot paraugu skaitu, iespējams, varētu atrast QTL ar mazāku ietekmi uz pētāmo pazīmi.

#### 4.6. Asociāciju kartēšana populācijā bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu paraugu kartēšanai

Augošais pieprasījums pēc bioloģiskā saimniekošanas sistēmā audzētiem produktiem veicinās nepieciešamību pēc šim saimniekošanas veidam piemērotām šķirnēm. Bioloģiski saimniekojot, ir ierobežota minerālvielu, pesticīdu, fungicīdu, herbicīdu lietošana tādēļ vēlamas šķirnes, kas efektīvi izmanto pieejamās barības vielas, ir izturīgas pret slimībām, kaitēkļiem, ar labu konkurētspēju pret nezālēm (Lammerts van Bueren, 2002; Wolfe *et al.*, 2008). Selekcijas darba pamatā ir zināšanas par kultūraugu fizioloģiju, ģenētiku, arvien pieaug molekulāro marķieru izmantošana agrīnā genotipu atlasē. Lai kartētu bioloģiskajā lauksaimniecībā nozīmīgas pazīmes, ar mērķi atrast QTL, ko varētu izmantot selekcijā vēlamo genotipu atlasē, tika izveidota asociāciju kartēšanas populācija pop\_BIO, kura sastāv no 153 vasaras miežu paraugiem.

Ģenētiskās daudzveidības novērtēšanai populācijā un paraugu strukturēšanai pēc izcelsmes, tika izmantota principiālo komponentu analīze (24. attēls). Visi divkanšu paraugi veidoja vienu klāsteri, neatkarīgi no izcelsmes vai parauga statusa (šķirne vai selekcijas līnija), savukārt daudzkanšu mieži veidoja citu grupu atstatus (apakšējais kreisais kvadrants). Šāds paraugu sadalījums saskan ar miežu izcelsmes vēsturi (Pourkheirandish and Komatsuda, 2007), selekcijas vēsturi un atbilst ģenētiskās daudzveidības pētījumiem daudzkanšu un divkanšu miežos (Malysheva-Otto *et al.*, 2006; Matthies *et al.*, 2014; Pasam *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2009). Latvijas izcelsmes paraugi veidoja vienu klāsteri ar ārvalstu izcelsmes paraugiem, norādot uz to kopējo izcelsmi: Latvijas šķirņu un selekcijas līniju vecākaugi ir vācu, morāviešu un skandināvu paraugi (Gaike and Gaike, 1997). Radniecību apstiprina iepriekšējie pētījumi par Latvijas miežu ģenētisko daudzveidību (Brantestam *et al.*, 2012; Kokina and Rostoks, 2008; Kolodinska Brantestam *et al.* 2004; Kolodinska Brantestam *et al.*, 2007; Sjakste *et al.*, 2003).

Asociāciju kartēšanu lielā mērā ietekmē populācijas struktūra, tā var veicināt viltus pozitīvu asociāciju veidošanos. Lai to novērstu, izmanto statistiskos modeļus, iekļaujot informāciju par radniecību paraugu starpā. Šajā pētījumā tika pārbaudīti četri statistiskie modeļi, par labāko atzīts MLM ar K matricu. Šāda modeļa pārākumu par GLM modeļiem parāda arī citi pētījumi (Malosetti *et al.*, 2011; Mora *et al.*, 2016).

Ar asociāciju kartēšanas metodi katrai pazīmei tika identificēti 0 – 14 QTL, kopumā 136 QTL, 48 no tiem atradās reģionos, kur iepriekš atrašanās noteikta dažādiem miežu QTL (10. pielikums – 27. pielikums). Lai gan 32 QTL tika identificēti abās audzēšanas sistēmās, lielākā daļa – 104 – tikai vienā no sistēmām, kaut arī pazīmju iedzimstamība abās audzēšanas sistēmās bija līdzīga (15. tabula). Atšķirīgu QTL atrašana dažādās vidēs apstiprinās arī citos pētījumos (Varshney *et al.*, 2012). Lielākoties agronomiskās pazīmes ir kvantitatīvas, tādēļ to QTL kartēšanu ietekmē dažādi faktori: populāciju struktūra, vides apstākļi, pazīmju novērtēšanas metodika utt. Uz visām septiņām hromosomām tika identificēti reģioni, kopskaitā 35, kuros QTL tika atrasti vairākām pazīmēm (19. tabula). Tas norāda uz savstarpējo pazīmju mijiedarbību, ko apstiprina atrastās korelācijas starp pazīmēm (16., 17. tabula). Īpaši nozīmīgi bioloģiskajai lauksaimniecībai ir QTL, kas atrasti tikai šajā audzēšanas sistēmā, tika identificēti pieci šādi reģioni, un tos būtu nepieciešams pārbaudīt tālākos pētījumos: 1H hromosoma 15.5-24.86 cM, 4H hromosoma 55.63-61.04 cM, 5H hromosoma 2.81 cM, 5H hromosoma 179.06-180.71 cM, 7H hromosoma 63.66 cM (19. tabula).

Šķirnes ar augstu konkurētspēju ar nezālēm ir īpaši nozīmīgas bioloģiskajā lauksaimniecībā (Huel and Hucl, 1996; Lemerle *et al.*, 2006; Mason and Spaner, 2006). Auga konkurētspēja ietver šādus aspektus: 1) laukauga spēja tolerēt nezāles un saglabāt augstu ražu; 2) augu spēju nomākt nezāļu augšanu un vairošanos. Augu konkurētspēja ar nezālēm ir saistīta ar dažādām augu morfoloģiskajām un fizioloģiskajām pazīmēm un to mijiedarbību (Mason and Spaner, 2006), piemēram, izpētīts, ka miežiem zelmeņa augstums negatīvi korelē ar nezāļu sauso masu; kā arī augšanas tips augšanas fāzē GS 39 saistīts ar nezāļu sauso masu: jo stāvāka bija auga forma, jo mazāka nezāļu masa (Piliksera *et al.*, 2013). Savukārt šajā pētījumā korelācija starp pazīmēm “auga augšanas tips” un “nezāļu augsnes noseģums” ir tikai neliela, pozitīva un nebūtiska ( $r=0.13$ ;  $p \geq 0.05$ ). To daļēji var skaidrot ar to, ka nezāļu ierobežošanai tika izmantota ecēšana. Ar pazīmi “nezāļu augsnes noseģums” negatīvi korelēja pazīmes “lapu noliekšanās leņķis”, “labības augsnes noseģums” un “termālais laiks līdz ziedēšanai”, kas norāda, ka vēlīna ziedēšana varētu būt saistīta ar stāvāku karoglapu noliekšanās leņķi (t. i. karoglapas ar stiebru veido lielāku leņķi) un vājāku labības augsnes noseģumu, kas nav vēlams bioloģiskos audzēšanas apstākļos, kur augam jākonkurē ar nezālēm, sevišķi augšanas periodā līdz ziedēšanai. Līdzīgas kopsakarības – lielāka

nezāļu sausne vēlāk ziedošu paraugu lauciņos – novēroja arī Piliksere *et al.* (2013). Lai nodrošinātu labu augsnes noseģumu, augam būtu jābūt ar platākām, garākām un stāvākām karoglapām. Šāda auga forma saskan ar augu fizioloģijas pamatprincipiem, jo lapu virsmas laukumam ir ietekme uz auga fotosintētisko aktivitāti (Zhang *et al.*, 2015). Horizontāli novietotas lapas uztver vairāk saules gaismas un pieaug fotosintētiskā aktivitāte, turklāt tās vairāk noēno nezāles (Sinclair and Sheehy, 1999; Sinclair and Vadez, 2002).

**19. tabula. QTL identificēti vairākām pazīmēm ≤10 cM lielā ģenoma reģionā.**

Nr.	Pazīmes	Audzēšanas sistēma	CHR	cM	Atbilstošs QTL	Literatūra
1	CGC, CH, GY, TGW	org	1	15.25-23.86		
2	GWH, GY, WFL	org, conv	1	52.46-60.19	SPM	(Rode <i>et al.</i> , 2012)
3	GLU, NT	conv	1	126.01	HVFT3	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
4	HED, MAT, CWH, WFL	org, conv	2	50.49-52.47	QTL3_HD, QTL11_PH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
5	HED, MAT	org, conv	2	59.90-65.04	HVFT4, QFtHEB25-2c	(Faure <i>et al.</i> , 2007)
6	LAN, PRO, GLU	org, conv	2	78.03-85.92	eps2, vrs1	(Laurie <i>et al.</i> , 1995; Pourkheirandish and Komatsuda, 2007)
7	GY, HED, GWH	org, conv	2	113.48-120.80	QTL6_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
8	HED, NT, WFL, LFL	org, conv	3	42.06-44.76	QHtHaMo-3H	(Hayes <i>et al.</i> , 1993; Marquez-Cedillo <i>et al.</i> , 2001)
9	PH, GLU, LAN, GWH, WFL, CH	org, conv	3	112.66-117.10		
10	PH, PRO, LFL, HED, CH, MAT, TGW	org, conv	3	123.68-130.82	Qcp3a, sdw1/denso	(Abdel-Haleem <i>et al.</i> , 2010; Yin <i>et al.</i> , 1999)
11	TGW, GY, CWH	org, conv	4	1.64-5.55		
12	GLU, GY, TGW	org, conv	4	19.52-28.40	int-c	(Pourkheirandish and Komatsuda, 2007)
13	VOL, SCH, NT, GY, CGC	org	4	55.63-61.04		
14	PRO, GLU	org, conv	4	82.43	QGpc.HaTR-4H.2	(Mather <i>et al.</i> , 1997)
15	LFL, NT	org, conv	4	92.38		
16	NT, GY	org	5	2.81		
17	CGC, GY, PH	org, conv	5	94.43-102.00		
18	GY, LFL, GWH	org, conv	5	132.63-137.16	SPM	(Rode <i>et al.</i> , 2012)
19	TGW, WFL	org	5	179.06-180.71		
20	CGC, PH, LAN	org, conv	6	0.00-6.07	QTL11_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)

## 9. tabulas turpinājums.

21	PRO, PH, VOL, SCH	org, conv	6	12.54-22.35	QTL17_SC, QTL15_PH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
22	TGW, VOL, SCH	org, conv	6	42.36-44.77		
23	TGW, GLU	org, conv	6	52.75-55.94	QTL17_TGW	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
24	PH, NT, GLU, CH	org, conv	6	60.23-67.70	QTL14_HD, β- gluc	(Mohammadi <i>et al.</i> , 2014; Pasam <i>et al.</i> , 2012)
25	LAN, CH	org, conv	6	71.87-72.54		
26	GLU, PRO	conv	6	90.74		
27	LFL, MAT, HED, TGW	org, conv	6	97.39-105.60		
28	PRO, GY, TGW	org, conv	7	0.62-4.89		
29	MAT, HED	org, conv	7	38.32	<i>HvFT1</i> , VmH3	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
30	PRO, CH	org	7	63.66		
31	VOL, SCH, WFL, MAT	org, conv	7	70.40-73.75	QTW7H.70	(Pauli <i>et al.</i> , 2014)
32	TGW, GLU, PRO, GY	org, conv	7	83.44-84.92	11_11445, nud	(Comadran <i>et al.</i> , 2011; Taketa <i>et al.</i> , 2006)
33	TGW, VOL, SCH	org, conv	7	98.35-101.32		
34	TW, GY	conv	7	109.61-110.99		
35	CWH, CH, GWH	org, conv	7	128.36		

GWH- cera forma, CH- zelmeņa augstums, CGC – labības augsnes noseģums, CWH – augšanas tips, LFL- karoglapas garums, WFL- karoglapas platums, LAN – lapu noliekšanās leņķis, PH- auga augstums, HED – termālais laiks līdz ziedēšanai, MAT – termālais laiks līdz pilngatavībai, NT- produktīvo stiebru skaits, TCAP – cerošana, GY – graudu raža, PRO – proteīna saturs graudos, SCH – cietes saturs graudos, β GLU – beta glikānu saturs graudos, TGW – tūkstoš graudu masa, VOL – tilpummasa.

Divpadsmit pētāmās pazīmes ir saistītas ar konkurētspēju ar nezālēm, no tām pusei tika atrasti QTL, kas saistīti ar ziedēšanas laika regulāciju, tā apstiprinot fenotipisko novērojumu datus, ka pazīmes savā starpā ir saistītas. Pazīmēm “termālais laiks līdz ziedēšanai” un “termālais laiks līdz pilngatavībai” lielākā daļa būtisko QTL sakrita ar iepriekš kartētajiem ziedēšanu regulējošiem gēniem, trīs no tiem (*QTL3\_HD*, *HVFT4/eam6* un *HvFT1*) (20. pielikums) bija kopīgi arī abām pētāmajām pazīmēm. Pazīme “lapu noliekšanās leņķis” tika kartēta uz 2H hromosomas apgabalā, kur iepriekš kartēts agrīnuma lokus *eps2* (17. pielikums), savukārt pazīmei “karoglapas platums” atrastais QTL sakrīt ar iepriekš kartētu ziedēšanas QTL (16. pielikums). Pazīmei “labības augsnes noseģums” divi QTL atbilda iepriekš kartētiem ziedēšanas laika QTL (13. pielikums). QTL pazīmei “produktīvo stiebru skaits” sakrita gan ar iepriekš kartētu ziedēšanas lokusu, gan ziedēšanu regulējošu gēnu *HvFT3*. Starp pazīmēm “termālais laiks līdz ziedēšanai” un “produktīvo stiebru skaits” bija pozitīva korelācija bioloģiskos ( $r = 0.240$ ,  $p = 0.01$ ) un konvencionālos audzēšanas apstākļos ( $r = 0.351$ ;  $p = 0.01$ ).

10 no 12 pazīmēm, saistītām ar nezāļu konkurētspēju, tika atrasti ar pazīmi saistīti QTL, kas atradās genoma reģionos, kur iepriekš atrasti ar auga garumu saistīti gēni. Asociāciju kartēšanas populācijā pop\_BIO iekļautās šķirnes aptver vairāk nekā gadsimtu – senākās reģistrētas 1901. gadā. Šajā laika periodā augu selekcijā noritēja tā sauktā zaļā revolūcija – pundurainības gēnu ieviešana. Augiem, kam ir šie gēni, raksturīgs samazināts auga garums, tādējādi arī lielāka izturība pret veldri un augstāks ražīgums (Kuczyńska *et al.*, 2013). Viens no šādiem pundurainības gēniem ir *sdw1*, ar kuru asociācijas tika atrastas pazīmēm saistītām ar konkurētspēju ar nezālēm: auga garums, zelmeņa garums, termālais laiks līdz ziedēšanai, termālais laiks līdz pilngatavībai un karoglapas garums. Pazīmei “auga augstums pilngatavībā” tika atrastas asociācijas ar QTL, kas atrodas reģionos, kur kartēti citi selekcijā nozīmīgi pundurainības gēni – *sdw3*, *uzu* (18. pielikums).

Barības vielu uzņemšanas efektivitāte ir kompleksa pazīme; īpaši svarīga tā ir bioloģiskajā audzēšanas sistēmā, kur barības vielu, īpaši slāpekļa, pieejamība ir ierobežota. Slāpekļa pieejamības ierobežojums graudaugu vēlinās attīstības stadijās var novest pie zema proteīna satura graudos (Baresel *et al.*, 2008; Nass *et al.*, 2003). Augsta barības vielu uzņemšanas efektivitāte ļauj nodrošināt pietiekamu graudu un proteīna ražu arī bioloģiskos saimniekošanas apstākļos (Baresel *et al.*, 2005). Barības vielu uzņemšanas efektivitāti tiešā veidā noteikt ir dārgi un resursietilpīgi. Selekcijas darbam nozīmīgi, ja pazīmes var noteikt ātri, jo izvērtējamo paraugu skaits ir liels. Barības vielu uzņemšanas efektivitāte tika noteikta netieši – nosakot graudu ražu, proteīna saturu graudos un proteīnu ražu, tūkstoš graudu masu u.c.

Pētījumā apstiprinājās, ka bioloģiskā audzēšanas sistēmā, salīdzinot ar konvencionālo, pavasarī augi ir īsāki un to augsnes noseģums ir mazāks (14. tabula), ko var skaidrot ar vēlināku mineralizāciju un nitrifikāciju bioloģiskos audzēšanas apstākļos agri pavasarī, jo konvencionālos audzēšanas apstākļos pirms sējas augsnē tika iestrādāti kompleksie minerālmēsli, kas viegli šķīst ūdenī un augam uzreiz ir pieejami, bet bioloģiskos apstākļos barības vielas ir grūtāk pieejamas, kā arī kopējais slāpekļa daudzums ir mazāks (4., 5., 6. pielikums). Mazāks auga garums bioloģiskos audzēšanas apstākļos saglabājās arī vēlākās attīstības stadijās, tika iegūta mazāka graudu raža, proteīna raža, graudiem bija mazāks svars.

Grauda tips – plēkšņains vai kailgraudu – ir pazīme, ko kontrolē viens gēns – *Nud*. Tas atrodas uz 7H hromosomas un kodē etilēna atbildes faktoru (ERF) ģimenes transkripcijas faktoru (Taketa *et al.*, 2008). Asociāciju kartēšanas populācijā, kurā bija iekļauti gan kailgraudu, gan plēkšņainie mieži, četrām pazīmēm, kas saistītas ar barības vielu uzņemšanas efektivitāti, graudu raža, beta-glikānu un proteīna saturs graudos, tūkstoš graudu masa, parādījās saistība starp pazīmi un *nud* lokusu. Kailgraudu miežiem bija zemāka graudu raža un proteīna raža, bet augstāks beta-glikānu



saturs graudos gan konvencionāli, gan bioloģiski apsaimniekotos laukos. Viens no skaidrojumiem ir tas, ka, kuļot kailgraudu miežus, tiem atdala plēksnes, tādējādi uz plēkšņu rēķina samazinās raža un vienlaicīgi arī izmainās grauda sastāvs. Vēl viens iemesls ir selekcijas vēsture – plēkšņainie mieži selekcionēti jau izsenis un izdevies iegūt augstražīgas šķirnes, bet kailgraudu miežu selekcija uzsākta tikai nesen, kā arī asociāciju populācijai paraugi tika izvēlēti, lai pārstāvētu dažādas bioloģiskajai daudzveidībai nozīmīgas pazīmes, nevis izvēlēti pēc ražības.

Lai nodrošinātu mūsdienu vajadzībām atbilstošas miežu šķirnes, jāpieliek lielas pūles, lai selekcijas gaitā izlasītu labākos paraugus pēc īpaši izvēlētām pazīmēm. Šis pētījums parāda kopsakarības un mijiedarbību starp bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgām pazīmēm. Kartētie QTL ļauj izprast pazīmju komplekso iedzimstamību – katru no pazīmēm nosaka vairāki QTL ar nelielu ietekmi uz pazīmes izpausmi. Papildus jau zināmajiem QTL pētījumā noteikti daudzi jauni, līdz šim nezināmi QTL. Kartēto QTL izmantošana selekcijā ir atkarīga gan no selekcijā izmantotajiem miežu paraugiem, gan no pieejamajām molekulāro marķieru genotipēšanas platformām. Ņemot vērā tehnoloģiskās iespējas, arvien krītošās cenas ātras caurlaidspējas (*high-throughput* angl.) iekārtām, cena par katru iegūto datu vienību sarūk, un arī QTL ar nelielu ietekmi izmantošana genomiskajā selekcijā kļūst iespējama.

## 5. Secinājumi

1. Šķirņu un selekcijas līniju lauksaimnieciskā ražošanā svarīgu īpašību fenotipēšana deva iespēju kompleksi, vairākās vietās un gados izvērtēt to ražu, stabilitāti, izturību pret slimībām un graudu kvalitāti, dodot ražotājiem iespēju informēti izvēlēties audzēšanas mērķim atbilstošāko šķirni. Kompleksa pazīmju izvērtēšana perspektīvajās selekcijas līnijās veicināja šķirņu 'Austris', 'Jumara', 'Rubiola' un 'Irbe' reģistrāciju.
2. Konvencionālos un bioloģiskos apstākļos ar asociāciju kartēšanas metodi iespējams identificēt gan vienādus QTL, gan katrai videi specifiskus QTL. Bioloģiskā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartējošā populācijā bioloģiskos audzēšanas apstākļos tika identificēti pieci genoma, kuros QTL tika atrasti vairākām pazīmēm un kam nepieciešama tālāka izpēte.
3. Ar asociāciju kartēšanas metodi Latvijas kailgraudu un plēkšņaino miežu populācijā galvenais beta - glikānu saturu graudos nosakošais QTL tika kartēts uz 7H hromosomas bin 7 reģionā, kur iepriekš kartēts *nud* lokuss, kas būtiski asociēts ar beta - glikānu saturu graudos, ļaujot secināt, ka tas ir galvenais beta - glikānu saturu graudos nosakošais faktors pētītajā populācijā.
4. Latvijas miežu populācijā beta - glikānu saturu graudos nosakošais QTL apstiprina iepriekš populācijā 'CDC Bold' × 'TR251' kartēto beta - glikānu saturošo QTL. Bioloģiskajā lauksaimniecībā nozīmīgu pazīmju kartējošā populācijā astoņpadsmit pazīmēm tika identificēti 136 QTL, 48 no tiem apstiprināja iepriekš kartētus QTL.
5. Nelielā miežu populācijā ar 89 paraugiem iespējams identificēt pazīmi nosakošo galveno gēnu, QTL ar nelielu ietekmi uz pazīmes mainību identifikācijai nepieciešams lielāks paraugu skaits.
6. Selekcijas programmās izturības pret sadīgšanu vārpās novērtēšanai laboratorijas apstākļos tiek ieteikta vārpu inkubēšana starp mitriem filtrpapīriem Petri platēs 20 °C temperatūrā ar 16h gaismas un 8h tumsas fotoperiodu, veicot sadīgušo graudu uzskaiti 10. dienā pēc diedzēšanas uzsākšanas, diedzēšanu uzsākot graudu pilngatavības stadijā.
7. Graudu sadīgšanas vārpās izturības uzlabošanai selekcijā kā izturības avotus iespējams izmantot Latvijas selekcijas līniju 'PR-3484' un Kanādas šķirni 'CDC Rattan'.
8. Vārpu fuzariozes izturību selekcijas materiālā vienlīdz labi var noteikt gan ar nogriezto vārpu metodi, gan lauka apstākļos.
9. Vārpu fuzariozes izturības pārbaudi, inokulējot vārpas lauka apstākļos, var veikt gan sējot materiālu rindās, gan lauciņos. Augiem lauciņu vidū infekcijas pakāpe ir augstāka nekā rindās sētiem augiem.

## 6. Tēzes aizstāvēšanai

Asociāciju kartēšanas rezultātus ietekmē populāciju struktūra – viltus pozitīvu rezultātu novēršanai datu analīzē jāiekļauj informācija par radniecību populācijas paraugu starpā.

Asociāciju kartēšanu iespējams veikt fenotipējot gan bioloģiskos, gan konvencionālos audzēšanas apstākļos; visus QTL konkrētiem audzēšanas apstākļiem var atrast tikai attiecīgajā vidē.

Asociāciju kartēšanas populācijā iekļauto šķirņu selekcijas vēsture ietekmē kartēšanas rezultātus. Pazīmēm ar augstu iedzimstamību identificētie QTL atbilst genoma lokusiem, kas nosaka selekcijas procesā pēdējā gadsimta laikā būtiski izmainītas pazīmes, piemēram, auga garums. Ar asociāciju kartēšanas metodi iespējams apstiprināt iepriekš ar asociāciju kartēšanu vai kvantitatīvo pazīmju lokusu kartēšanu identificētus QTL pazīmēm ar augstu iedzimstamību, piemēram, ziedēšanas laiks, auga garums.

## Pateicības

Liels paldies darba vadītājam asociētajam profesoram Dr. biol. Nilam Rostokam par atbalstu un palīdzību darba tapšanā. Īpašs paldies Dr. agr. Lindai Legzdiņai, kas deva lielu ieguldījumu šī promocijas darba izstrādē.

Liels paldies Agroresursu un ekonomikas institūta kolektīvam par atbalstu darba tapšanas laikā, īpaši Dr. agr. Mārai Bleiderei par ideju apmaiņu, Stendes lauka izmēģinājumiem un kopīgiem labāka risinājuma meklējumiem, kā arī Dacei Pilikserei, Indrai Beinarovičai, Daigai Vilcānei, Aina Kokarei un Gunai Sprūdei par ieguldījumu fenotipēšanas izmēģinājumos.

Paldies Latvijas Augu aizsardzības pētījumu centram par vārpu fuzariozes inokulācijas materiāla nodrošināšanu.

Paldies profesoram Dipl. Ing., Dr. nat. techn. Hermann Buerstmayr par fuzariozes izturīga augu materiāla nodrošināšanu.

Paldies profesoram PhD Robbie Waugh un James Hutton Institute (Dundee, Scotland, Lielbritānija) par genotipēšanas datiem.

Paldies Agnesei Kokinai par *nud* gēna genotipēšanu.

Paldies manai ģimenei, draugiem un kolēģiem par atbalstu, pacietību, sapratni un motivāciju.

Darbs tapis ar finansiālu Eiropas Sociālā fonda (ESF) atbalstu projektam “Videi draudzīgu un ilgtspējīgu laukaugu šķirņu selekcijas tehnoloģiju izstrāde, pilnveidošana un ieviešana praksē” (Nr. 2009/0218/1DP/1.1.1.2.0/09/APIA/VIAA/099) un Valsts Pētījumu Programmas atbalstu projektam “Latvijas laukaugu sugu daudzveidības izvērtējums un selekcijas optimizācija, pielietojot modernās biotehnoloģijas metodes”.

## Literatūra

- Abbaszadeh, K., Baghizadeh, A., Hassani, H.S., Eftekhari, A., 2014. QTLs analysis for important quantitative traits related to yield in barley (*Hordeum vulgare* L.) using RAPD molecular marker. *Annu. Res. Rev. Biol.* 4, 3615.
- Abdel-Haleem, H., Bowman, J., Giroux, M., Kanazin, V., Talbert, H., Surber, L., Blake, T., 2010. Quantitative trait loci of acid detergent fiber and grain chemical composition in hulled × hull-less barley population. *Euphytica* 172, 405–418. doi:10.1007/s10681-009-0066-6
- Abou-Elwafa, S.F., 2016. Association mapping for yield and yield-contributing traits in barley under drought conditions with genome-based SSR markers. *C. R. Biol.* 339, 153–162. doi:10.1016/j.crvi.2016.03.001
- Abu Qamar, M., Liu, Z.H., Faris, J.D., Chao, S., Edwards, M.C., Lai, Z., Franckowiak, J.D., Friesen, T.L., 2008. A region of barley chromosome 6H harbors multiple major genes associated with net type net blotch resistance. *Theor. Appl. Genet.* 117, 1261–1270. doi:10.1007/s00122-008-0860-x
- Agusti, J., Greb, T., 2013. Going with the wind - Adaptive dynamics of plant secondary meristems. *Mech. Dev.* 130, 34–44. doi:10.1016/j.mod.2012.05.011
- Al-Tabbal, J. a., H. Al-Fraihat, A., 2012. Genetic variation, heritability, phenotypic and genotypic correlation studies for yield and yield components in promising barley genotypes. *J. Agric. Sci.* 4, 193–210. doi:10.5539/jas.v4n3p193
- Allaby, R., Brown, T.A., 2003. AFLP data and the origins of domesticated crops. *Genome* 46, 448–453. doi:10.1139/G03-025
- Allan Feurtado, J., Kermode, A.R., 2007. A merging of paths: abscisic acid and hormonal cross-talk in the control of seed dormancy maintenance and alleviation, in: *Seed Development, Dormancy and Germination*. pp. 176–223. doi:10.1002/9780470988848.ch8
- Alonso-Blanco, C., Méndez-Vigo, B., 2014. Genetic architecture of naturally occurring quantitative traits in plants: An updated synthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* doi:10.1016/j.pbi.2014.01.002
- Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *Eur. J. Agron.* 41, 92–102. doi:10.1016/j.eja.2012.04.002
- Amabile, R.F., Faleiro, F.G., Capettini, F., Júnior, W.Q.R., Peixoto, J.R., de Almeida, B.C., 2014. Genetic variability of elite barley genotypes for brazilian savanna irrigated systems based on RAPD markers= Variabilidade genética de acessos elite de cevada para sistemas irrigados no cerrado com base em marcadores RAPD. *Biosci. J.* 30.
- Andersson, A.A.M., Elfverson, C., Andersson, R., Regner, S., Aman, P., 1999. Chemical and physical characteristics of different barley samples. *J. Sci. Food Agric.* 79, 979–986.
- Araus, J.L., Slafer, G. a., Royo, C., Serret, M.D., 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 27, 377–412. doi:10.1080/07352680802467736
- Arruda, M.P., Lipka, A.E., Brown, P.J., Krill, A.M., Thurber, C., Brown-Guedira, G., Dong, Y., Foresman, B.J., Kolb, F.L., 2016. Comparing genomic selection and marker-assisted selection for *Fusarium* head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum*). *Mol. Breed.* 36, 1–11.
- Asare, E.K., Jaiswal, S., Maley, J., B??ga, M., Sammynaiken, R., Rosnagel, B.G., Chibbar, R.N., 2011. Barley grain constituents, starch composition, and structure affect starch in vitro enzymatic hydrolysis. *J. Agric. Food Chem.* 59, 4743–4754. doi:10.1021/jf200054e
- Asif, M., Yang, R.C., Navabi, A., Iqbal, M., Kamran, A., Lara, E.P., Randhawa, H., Pozniak, C., Spaner, D., 2015. Mapping QTL, selection differentials, and the effect of Rht-B1 under organic and conventionally managed systems in the attila × cdc go spring wheat mapping

- population. *Crop Sci.* 55, 1129–1142. doi:10.2135/cropsci2014.01.0080
- Azevedo, C.F., Resende, M.D. V, Silva, F.F., Viana, J.M.S., Valente, M.S.F., Jr, M.F.R.R., Oliveira, E.J., 2016. New accuracy estimators for genomic selection with application in a cassava (*Manihot esculenta*) breeding program.
- Azhaguvel, P., Komatsuda, T., 2007. A phylogenetic analysis based on nucleotide sequence of a marker linked to the brittle rachis locus indicates a diphyletic origin of barley. *Ann. Bot.* 100, 1009–1015. doi:10.1093/aob/mcm129
- Babb, S., Muehlbauer, G.J., 2003. Genetic and morphological characterization of the barley unculm2 (*cul2*) mutant. *Theor. Appl. Genet.* 106, 846–57. doi:10.1007/s00122-002-1104-0
- Backes, G., Graner, A., Foroughi-Wehr, B., Fischbeck, G., Wenzel, G., Jahoor, A., 1995. Localization of quantitative trait loci (QTL) for agronomic important characters by the use of a RFLP map in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 90, 294–302. doi:10.1007/BF00222217
- Backes, G., Hatz, B., Jahoor, A., Fischbeck, G., 2003. RFLP diversity within and between major groups of barley in Europe. *Plant Breed.* 122, 291–299. doi:10.1046/j.1439-0523.2003.00810.x
- Badr, A., Muller, K., Schafer-Pregl, R., El Rabey, H., Effgen, S., Ibrahim, H.H., Pozzi, C., Rohde, W., Salamini, F., 2000. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Mol Biol Evol* 17, 499–510. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330
- Bayer, M.M., Rapazote-Flores, P., Ganal, M., Hedley, P.E., Macaulay, M., Plieske, J., Ramsay, L., Russell, J., Shaw, P.D., Thomas, W., Waugh, R., 2017. Development and evaluation of a barley 50k iSelect SNP array. *Front. Plant Sci.*
- Balding, D.J., 2006. A tutorial on statistical methods for population association studies. *Nat. Rev. Genet.* 7, 781–791. doi:10.1038/nrg1916
- Baloch, A.W., Baloch, M.J., Ali, M., Baloch, M., Jogi, Q., Baloch, A.M., Baloch, I.A., Weining, S., 2016. Genetic diversity and structure analysis in wild and landraces of barley from Jordan by using ISJ markers. *Pak. J. Bot* 48, 637–644.
- Baresel, J.P., Reents, H.J., Zimmermann, G., 2005. Field evaluation criteria for nitrogen uptake and nitrogen use efficiency, in: COST SUSVAR/ECO-PB Proceedings. pp. 49–54.
- Baresel, J.P., Zimmermann, G., Reents, H.J., 2008. Effects of genotype and environment on N uptake and N partition in organically grown winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in Germany. *Euphytica* 163, 347–354. doi:10.1007/s10681-008-9718-1
- Barua, U.M., Chalmers, K.J., Thomas, W.T.B., Hackett, C.A., Lea, V., Jack, P., Forester, B.P., Waugh, R., Powell, W., 1993. Molecular mapping of genes determining height, time to heading, and growth habit in barley (*Hordeum vulgare*). *Genome* 36. doi:10.1139/g93-143
- Baum, M., Grando, S., Backes, G., Jahoor, A., Sabbagh, A., Ceccarelli, S., 2003. QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross “Arta” $\times$  *H. spontaneum* 41-1. *Theor. Appl. Genet.* 107, 1215–1225.
- Becker, J., Heun, M., 1995. Barley microsatellites: allele variation and mapping. *Plant Mol. Biol.* 27, 835–845. doi:10.1007/BF00020238
- Bernardo, R., 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci.* doi:10.2135/cropsci2008.03.0131
- Bertholdsson, N.O., 2005. Early vigour and allelopathy - Two useful traits for enhanced barley and wheat competitiveness against weeds. *Weed Res.* 45, 94–102. doi:10.1111/j.1365-3180.2004.00442.x
- Bird, A.R., Flory, C., Davies, D.A., Usher, S., Topping, D.L., 2004. A novel barley cultivar (Himalaya 292) with a specific gene mutation in starch synthase IIa raises large bowel starch and short-chain fatty acids in rats. *J Nutr* 134, 831–835.
- Blake T, Blake V, Bowman J, A.-H.H., 2011. Barley: production, improvement and uses.
- Bleidere, M., Belicka, I., 2009. Characteristic of grain quality for early generation lines in the crossings between covered and hullless barley. *Res. Rural Dev.* 2009 - Annu. 15Th Int. Sci. Conf. Proc. 14–20.

- Bleidere, M., Gaile, Z., 2012. Grain quality traits important in feed barley. *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B. Nat. Exact, Appl. Sci.* 66, 1–9. doi:10.2478/v10046-011-0039-8
- Bleidere, M., Mežaka, I., Legzdina, L., Grunte, I., Beinaroviča, I., Rostoks, N., 2012. Variation of spring barley agronomic traits significant for adaptation to climate change in Latvian breeding programmes. *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B Nat. Exact, Appl. Sci.* 66. doi:10.2478/v10046-011-0043-z
- Boyer, J.S., 1982. Plant productivity and environment. *Science* (80-. ). 218, 443–448. doi:10.1126/science.218.4571.443
- Borén, M., Glaring, M.A., Ghebremedhin, H., Olsson, H., Blennow, A., Jansson, C., 2008. Molecular and physicochemical characterization of the high-amylose barley mutant Amo1. *J. Cereal Sci.* 47, 79–89.
- Borén, M., Larsson, H., Falk, A., Jansson, C., 2004. The barley starch granule proteome—internalized granule polypeptides of the mature endosperm. *Plant Sci.* 166, 617–626. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.028
- Börner, A., Buck-Sorlin, G.H., Hayes, P.M., Malyshev, S., Korzun, V., 2002. Molecular mapping of major genes and quantitative trait loci determining flowering time in response to photoperiod in barley. *Plant Breed.* 121, 129–132. doi:10.1046/j.1439-0523.2002.00691.x
- Borràs-Gelonch, G., Slafer, G.A., Casas, A.M., van Eeuwijk, F., Romagosa, I., 2010. Genetic control of pre-heading phases and other traits related to development in a double-haploid barley (*Hordeum vulgare* L.) population. *F. Crop. Res.* 119, 36–47. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.013
- Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., Davis, R.W., 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32, 314–31.
- Bottalico, A., Perrone, G., 2002. Toxigenic *Fusarium* species and mycotoxins associated with head blight in small-grain cereals in Europe. *Eur. J. Plant Pathol.* 108, 611–624. doi:10.1023/A:1020635214971
- Bowman, J.G.P., Blake, T.K., Surber, L.M.M., Habernicht, D.K., Bockelman, H., 2001. Feed-quality variation in the barley core collection of the USDA National Small Grains Collection. *Crop Sci.* 41, 863–870. doi:10.2135/cropsci2001.413863x
- Bradbury, P.J., Zhang, Z., Kroon, D.E., Casstevens, T.M., Ramdoss, Y., Buckler, E.S., 2007. TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23, 2633–2635. doi:10.1093/bioinformatics/btm308
- Brantestam, A., Isaak, R., Stine, T., Jens, W., Roland, von B., 2012. Genetic profiles and diversity of Baltic spring barley material. *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B. Nat. Exact, Appl. Sci.* doi:10.2478/v10046-011-0040-2
- Brennan, J.M., Egan, D., Cooke, B.M., Doohan, F.M., 2005. Effect of temperature on head blight of wheat caused by *Fusarium culmorum* and *F. graminearum*. *Plant Pathol.* 54, 156–160. doi:10.1111/j.1365-3059.2005.01157.x
- Brunava, L., Zute, S., Alsiņa, I., 2015. Veldres noteikšanas paņēmieni salīdzinājums auzām piengatavības stadijā 2014. gadā, in: *Līdzsvarota Lauksaimniecība 2015*. LLU, Jelgava, pp. 203–206.
- Buerstmayr, H., Legzdina, L., Steiner, B., Lemmens, M., 2004. Variation for resistance to *Fusarium* head blight in spring barley. *Euphytica* 137, 279–290. doi:10.1023/B:EUPH.0000040440.99352.b9
- Buerstmayr, H., Lemmens, M., Hartl, L., Doldi, L., Steiner, B., Stierschneider, M., Ruckebauer, P., 2002. Molecular mapping of QTLs for *Fusarium* head blight resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (type II resistance). *Theor. Appl. Genet.* 104, 84–91. doi:10.1007/s001220200009
- Buerstmayr, H., Steiner, B., Lemmens, M., Ruckebauer, P., 2000. Resistance to *Fusarium* head blight in winter wheat: Heritability and trait associations. *Crop Sci.* 40, 1012–1018.

doi:10.1080/02652030802136188

- Bundock, P.C., Cross, M.J., Shapter, F.M., Henry, R.J., 2006. Robust allele-specific polymerase chain reaction markers developed for single nucleotide polymorphisms in expressed barley sequences. *Theor. Appl. Genet.* 112, 358–365. doi:10.1007/s00122-005-0137-6
- Büschges, R., Hollricher, K., Panstruga, R., Simons, G., Wolter, M., Frijters, a, van Daelen, R., van der Lee, T., Diergaarde, P., Groenendijk, J., Töpsch, S., Vos, P., Salamini, F., Schulze-Lefert, P., 1997. The barley Mlo gene: a novel control element of plant pathogen resistance. *Cell* 88, 695–705. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81912-1
- Cai, S., Yu, G., Chen, X., Huang, Y., Jiang, X., Zhang, G., Jin, X., 2013. Grain protein content variation and its association analysis in barley. *BMC Plant Biol.* 13, 35. doi:10.1186/1471-2229-13-35
- Cakir, M., Gupta, S., Platz, G.J., Ablett, G.A., Loughman, R., Emebiri, L.C., Poulsen, D., Li, C.D., Lance B, R.C.M., Galwey, N.W., Jones, M.G.K., Appels, R., 2003. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres f. teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 54, 1369–1377. doi:10.1071/AR02229
- Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica* 107, 51–59.
- Caldwell, K.S., Russell, J., Langridge, P., Powell, W., 2006. Extreme population-dependent linkage disequilibrium detected in an inbreeding plant species, *Hordeum vulgare*. *Genetics* 172, 557–567. doi:10.1534/genetics.104.038489
- Campoli, C., Pankin, A., Drosse, B., Casao, C.M., Davis, S.J., von Korff, M., 2013. HvLUX1 is a candidate gene underlying the early maturity 10 locus in barley: phylogeny, diversity, and interactions with the circadian clock and photoperiodic pathways. *New Phytol.* 199, 1045–1059. doi:10.1111/nph.12346
- Canci, P.C., Nduulu, L.M., Muehlbauer, G.J., Dill-Macky, R., Rasmusson, D.C., Smith, K.P., 2004. Validation of quantitative trait loci for *Fusarium* head blight and kernel discoloration in barley. *Mol. Breed.* 14, 91–104. doi:10.1023/B:MOLB.0000037998.27661.58
- Carpici, E.B., Celik, N., 2012. Correlation and path coefficient analyses of grain yield and yield components in two-rowed of barley (*Hordeum vulgare* convar. *distichon*) varieties. *Not. Sci. Biol.* 4, 128.
- Casao, M.C., Igartua, E., Karsai, I., Lasa, J.M., Gracia, M.P., Casas, A.M., 2011. Expression analysis of vernalization and day-length response genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) indicates that VRNH2 is a repressor of PPDH2 (HvFT3) under long days. *J. Exp. Bot.* 62, 1939–1949. doi:10.1093/jxb/erq382
- Chaure, P., Gurr, S.J., Spanu, P., 2000. Stable transformation of *Erysiphe graminis* an obligate biotrophic pathogen of barley. *Nat. Biotechnol.* 18, 205–207. doi:10.1038/72666
- Chen, G., Habib, A., Wei, Y., Zheng, Y.-L., Shabala, S., Zhou, M., Liu, C., 2015. Enhancing *Fusarium* crown rot resistance by pyramiding large-effect QTL in barley. *Mol. Breed.* 35, 1–8.
- Chen, Y., Lübberstedt, T., 2010. Molecular basis of trait correlations. *Trends Plant Sci.* doi:10.1016/j.tplants.2010.05.004
- Chono, M., Honda, I., Shinoda, S., Kushiro, T., Kamiya, Y., Nambara, E., Kawakami, N., Kaneko, S., Watanabe, Y., 2006. Field studies on the regulation of abscisic acid content and germinability during grain development of barley: Molecular and chemical analysis of pre-harvest sprouting. *J. Exp. Bot.* 57, 2421–2434. doi:10.1093/jxb/erj215
- Chono, M., Honda, I., Zeniya, H., Yoneyama, K., Saisho, D., Takeda, K., Takatsuto, S., Hoshino, T., Watanabe, Y., 2003. A semidwarf phenotype of barley uzu results from a nucleotide substitution in the gene encoding a putative brassinosteroid receptor. *Plant Physiol.* 133, 1209–1219. doi:10.1104/pp.103.026195
- Civáň, P., Brown, T.A., 2017. A novel mutation conferring the nonbrittle phenotype of cultivated barley. *New Phytol.* 214, 468–472. doi:10.1111/nph.14377
- Close, T.J., Bhat, P.R., Lonardi, S., Wu, Y., Rostoks, N., Ramsay, L., Druka, A., Stein, N.,



- Svensson, J.T., Wanamaker, S., Bozdog, S., Roose, M.L., Moscou, M.J., Chao, S., Varshney, R.K., Szucs, P., Sato, K., Hayes, P.M., Matthews, D.E., Kleinhofs, A., Muehlbauer, G.J., DeYoung, J., Marshall, D.F., Madishetty, K., Fenton, R.D., Condamine, P., Graner, A., Waugh, R., 2009. Development and implementation of high-throughput SNP genotyping in barley. *BMC Genomics* 10, 582. doi:10.1186/1471-2164-10-582
- Cockram, J., Jones, H., Leigh, F.J., O'Sullivan, D., Powell, W., Laurie, D.A., Greenland, A.J., 2007. Control of flowering time in temperate cereals: Genes, domestication, and sustainable productivity. *J. Exp. Bot.* doi:10.1093/jxb/erm042
- Cockram, J., Jones, H., Norris, C., O'Sullivan, D.M., 2012. Evaluation of diagnostic molecular markers for DUS phenotypic assessment in the cereal crop, barley (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 125, 1735–1749. doi:10.1007/s00122-012-1950-3
- Cockram, J., White, J., Leigh, F.J., Lea, V.J., Chiapparino, E., Laurie, D. a, Mackay, I.J., Powell, W., O'Sullivan, D.M., 2008. Association mapping of partitioning loci in barley. *BMC Genet.* 9, 16. doi:10.1186/1471-2156-9-16
- Cockram, J., White, J., Zuluaga, D.L., Smith, D., Comadran, J., Macaulay, M., Luo, Z., Kearsey, M.J., Werner, P., Harrap, D., Tapsell, C., Liu, H., Hedley, P.E., Stein, N., Schulte, D., Steuernagel, B., Marshall, D.F., Thomas, W.T.B., Ramsay, L., Mackay, I., Balding, D.J., Waugh, R., O'Sullivan, D.M., 2010. Genome-wide association mapping to candidate polymorphism resolution in the unsequenced barley genome. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107. doi:10.1073/pnas.1010179107
- Comadran, J., Ramsay, L., MacKenzie, K., Hayes, P., Close, T.J., Muehlbauer, G., Stein, N., Waugh, R., 2011. Patterns of polymorphism and linkage disequilibrium in cultivated barley. *Theor. Appl. Genet.* 122, 523–531. doi:10.1007/s00122-010-1466-7
- Coventry, S.J., Barr, A.R., Eglinton, J.K., McDonald, G.K., 2003. The determinants and genome locations influencing grain weight and size in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 54, 1103–1115. doi:10.1071/AR02194
- CSP, 2016. Atsevišķu graudaugu kultūru kopražā un ražība [WWW Document]. URL [http://data.csb.gov.lv/pxweb/lv/lauks/lauks\\_\\_ikgad\\_\\_03Augk/?tablelist=true&rxid=81b5935a-b86f-4cdc-bfeb-b675d2da3042](http://data.csb.gov.lv/pxweb/lv/lauks/lauks__ikgad__03Augk/?tablelist=true&rxid=81b5935a-b86f-4cdc-bfeb-b675d2da3042) (accessed 1.1.16).
- Cuesta-Marcos, A., Szucs, P., Close, T.J., Filichkin, T., Muehlbauer, G.J., Smith, K.P., Hayes, P.M., 2010. Genome-wide SNPs and re-sequencing of growth habit and inflorescence genes in barley: implications for association mapping in germplasm arrays varying in size and structure. *BMC Genomics* 11, 707. doi:10.1186/1471-2164-11-707
- Dabbert, T., Okagaki, R.J., Cho, S., Boddu, J., Muehlbauer, G.J., 2009. The genetics of barley low-tillering mutants: Absent lower laterals (als). *Theor. Appl. Genet.* 118, 1351–1360. doi:10.1007/s00122-009-0985-6
- Dabbert, T., Okagaki, R.J., Cho, S., Heinen, S., Boddu, J., Muehlbauer, G.J., 2010. The genetics of barley low-tillering mutants: Low number of tillers-1 (Int1). *Theor. Appl. Genet.* 121, 705–715. doi:10.1007/s00122-010-1342-5
- Dahleen, L.S., Agrama, H.A., Horsley, R.D., Steffenson, B.J., Schwarz, P.B., Mesfin, A., Franckowiak, J.D., 2003. Identification of QTLs associated with *Fusarium* head blight resistance in Zhedar 2 barley. *Theor. Appl. Genet.* 108, 95–104. doi:10.1007/s00122-003-1409-7
- Dawson, I.K., Chalmers, K.J., Waugh, R., Powell, W., 1993. Detection and analysis of genetic variation in *Hordeum Spontaneum* populations from Israel using RAPD markers. *Mol. Ecol.* 2, 151–159.
- de la Pena, R.C., Smith, K.P., Capettini, F., Muehlbauer, G.J., Gallo-Meagher, M., Dill-Macky, R., Somers, D. a, Rasmusson, D.C., 1999. Quantitative trait loci associated with resistance to *Fusarium* head blight and kernel discoloration in barley. *Theor. Appl. Genet.* 99, 561–9. doi:10.1007/s001220051269
- Derycke, V., Haesaert, G., Latré, J., Struik, P.C., 2002. Relation between laboratory sprouting resistance tests and field observations in triticale ( $\times$  *Triticosecale* Wittmack) genotypes.

- Proc. 5th Int. Triticale Symp. Radzików, Poland, 30 June - 5 July, 2002. Vol. I oral Present.
- Desjardins, A.E., 2007. Fusarium mycotoxins: chemistry, genetics and biology. *Plant Pathol.* 56, 337–337. doi:10.1111/j.1365-3059.2006.01505.x
- Desta, Z.A., Ortiz, R., 2014. Genomic selection: Genome-wide prediction in plant improvement. *Trends Plant Sci.* doi:10.1016/j.tplants.2014.05.006
- Devos, K.M., 2005. Updating the “crop circle.” *Curr. Opin. Plant Biol.* 8, 155–162. doi:10.1016/j.pbi.2005.01.005
- Dickin, E., Steele, K., Edwards-Jones, G., Wright, D., 2012. Agronomic diversity of naked barley (*Hordeum vulgare* L.): A potential resource for breeding new food barley for Europe. *Euphytica* 184, 85–99. doi:10.1007/s10681-011-0567-y
- Digel, B., Tavakol, E., Verderio, G., Tondelli, A., Xu, X., Cattivelli, L., Rossini, L., von Korff, M., 2016. Photoperiod1 (Ppd-H1) controls leaf size. *Plant Physiol.* 172, 405–415. doi:10.1104/pp.16.00977
- Dill-Macky, R., 2003. Inoculation methods and evaluation of Fusarium head blight resistance in wheat. *Fusarium head blight wheat barley* 184–210.
- Dostálová, Y., Hřivna, L., Kotková, B., Burešová, I., Janečková, M., Šottníková, V., 2015. Effect of nitrogen and sulphur fertilization on the quality of barley protein. *Plant, Soil Environ.* 61, 399–404.
- Druka, A., Franckowiak, J., Lundqvist, U., Bonar, N., Alexander, J., Houston, K., Radovic, S., Shahinnia, F., Vendramin, V., Morgante, M., Stein, N., Waugh, R., 2011. Genetic dissection of barley morphology and development. *Plant Physiol* 155, 617–627. doi:10.1104/pp.110.166249
- Druka, A., Sato, K., Muehlbauer, G.J., 2010. Genome analysis: the state of knowledge of barley genes, in: *Barley*. Wiley-Blackwell, pp. 85–111. doi:10.1002/9780470958636.ch4
- Dubcovsky, J., 2004. Marker-assisted selection in public breeding programs: The wheat experience.
- Dunford, R.P., Griffiths, S., Christodoulou, V., Laurie, D.A., 2005. Characterisation of a barley (*Hordeum vulgare* L.) homologue of the Arabidopsis flowering time regulator GIGANTEA. *Theor. Appl. Genet.* 110, 925–931. doi:10.1007/s00122-004-1912-5
- Dwivedi, S.L., Crouch, J.H., Mackill, D.J., Xu, Y., Blair, M.W., Ragot, M., Upadhyaya, H.D., Ortiz, R., 2007. The molecularization of public sector crop breeding: progress, problems, and prospects. *Adv. Agron.* 95, 163–318. doi:10.1016/S0065-2113(07)95003-8
- Edney, M.J., 1996. Barley, in: *Cereal Grain Quality*. Springer, pp. 113–151.
- Ehrenbergerová, J., Vaculová, K., Psota, V., Havlová, P., Serhantova, V., 2003. Effects of cropping system and genotype on variability in important phytonutrients content of the barley grain for direct food use. *Plant soil Environ.* 49, 443–450.
- El Rabey, H., Abdellatif, K.F., Ebrahim, M.K.H., Abbas, N., Khan, J.A., Komor, E., 2013. Phylogenetic relationships between Mediterranean and middle-asian wild species of the genus *Hordeum* L. as revealed by biochemical and molecular markers. *Pakistan J. Biol. Sci.* 16, 168.
- Emebiri, L., Michael, P., Moody, D.B., Ogonnaya, F.C., Black, C., 2009. Pyramiding QTLs to improve malting quality in barley: gains in phenotype and genetic diversity. *Mol. Breed.* 23, 219–228.
- Emebiri, L.C., Platz, G., Moody, D.B., 2005. Disease resistance genes in a doubled haploid population of two-rowed barley segregating for malting quality attributes. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 49–56. doi:10.1071/AR04102
- Emebiria, L.C., Moody, D.B., Horsley, R., Panozzo, J., Read, B.J., 2005. The genetic control of grain protein content variation in a doubled haploid population derived from a cross between Australian and North American two-rowed barley lines. *J Cereal Sci* 41. doi:10.1016/j.jcs.2004.08.012
- Esparza Martínez, J.H., Foster, A.E., 1998. Genetic analysis of heading date and other agronomic characters in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Euphytica* 99, 145–153.

- doi:10.1023/A:1018380617288
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol. Ecol.* 14, 2611–2620.  
doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- FAO, 2016. FAOSTAT [WWW Document]. URL <http://faostat.fao.org/beta/en/#data/QC> (accessed 1.1.16).
- Fastnought, C.E., Berglund, P.T., Helm, E.T., Fox, G.J., 1996. Genetic and environmental variation in beta-glucan content and quality parameters of barley for food. *Crop Sci.* 36, 941–946.
- Faure, S., Higgins, J., Turner, A., Laurie, D.A., 2007. The FLOWERING LOCUS T-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics* 176, 599–609.  
doi:10.1534/genetics.106.069500
- Faure, S., Turner, A.S., Gruszka, D., Christodoulou, V., Davis, S.J., von Korff, M., Laurie, D.A., 2012. Mutation at the circadian clock gene EARLY MATURITY 8 adapts domesticated barley (*Hordeum vulgare*) to short growing seasons. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 8328–8333. doi:10.1073/pnas.1120496109
- Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *F. Crop. Res.* 105, 15–21. doi:10.1016/j.fcr.2007.04.002
- Foley, M.E., Fennimore, S. a, 1998. Genetic basis for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 8, 173–182. doi:10.1017/S0960258500004086
- Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Davies, W.J., Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R., Martre, P., Calderini, D.F., Griffiths, S., Reynolds, M.P., 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* doi:10.1093/jxb/erq300
- Fox, G., Panozzo, J., Li, C., 2003. Molecular basis of barley quality. *Crop Pasture* 54, 1081–1101. doi:10.1071/AR02237
- Franckowiak, J.D., 1997. Revised linkage maps for morphological markers in barley, *Hordeum vulgare*. *Barley Genet. Newsl.*
- Friesen, T.L., Faris, J.D., Lai, Z., Steffenson, B.J., 2006. Identification and chromosomal location of major genes for resistance to *Pyrenophora teres* in a doubled-haploid barley population. *Genome* 49, 855–859. doi:10.1139/G06-024
- Gaike, V., Gaike, M., 1997. The genetic origin of Latvian spring barley varieties., in: Ruzgas, V., Lemežis, E., Apanavičiene, M., Basiulis, A., Bilis, J. (Eds.), *Proceedings of the International Conference “Plant Breeding: Theories, Achievements and Problems.”* pp. 52–57.
- Gambin, B.L., Coyos, T., Di Mauro, G., Borrás, L., Garibaldi, L.A., 2016. Exploring genotype, management, and environmental variables influencing grain yield of late-sown maize in central Argentina. *Agric. Syst.* 146, 11–19.
- Ganal, M.W., Altmann, T., Röder, M.S., 2009. SNP identification in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* doi:10.1016/j.pbi.2008.12.009
- Gao, W., Clancy, J.A., Han, F., Prada, D., Kleinhofs, A., Ullrich, S.E., 2003. Molecular dissection of a dormancy QTL region near the chromosome 7 (5H) L telomere in barley. *Theor. Appl. Genet.* 107, 552–559. doi:10.1007/s00122-003-1281-5
- Giancarla, V., Emilian, M., Radu, S., Sorin, C., Sorina, P., Cerasela, P., 2012. The use of RAPD and ISSR markers for genetic diversity among some barley cultivars. *Rom. Biotechnol. Lett.* 17, 7493–7503.
- Giese, H., Holm-Jensen, A.G., Mathiassen, H., Kjaer, B., Rasmussen, S.K., Bay, H., Jensen, J., 1994. Distribution of RAPD markers on a linkage map of barley. *Hereditas* 120, 267–273. doi:10.1111/j.1601-5223.1994.00267.x
- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2003a. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. *F. Crop. Res.* 81, 29–38. doi:10.1016/S0378-4290(02)00196-X

- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2003b. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *F. Crop. Res.* 81, 17–27. doi:10.1016/S0378-4290(02)00195-8
- Gordon, I.L., Byth, D.E., Balaam, L.N., 1972. Variance of heritability ratios estimated from phenotypic variance components. *Biometrics* 28, 401–415. doi:10.2307/2556156
- Gottwald, S., Stein, N., B??rner, A., Sasaki, T., Graner, A., 2004. The gibberellic-acid insensitive dwarfing gene *sdw3* of barley is located on chromosome 2HS in a region that shows high colinearity with rice chromosome 7L. *Mol. Genet. Genomics* 271, 426–436. doi:10.1007/s00438-004-0993-9
- Graner, A., Jahoor, A., Schondelmaier, J., Siedler, H., Pillen, K., Fischbeck, G., Wenzel, G., Herrmann, R.G., 1991. Construction of an RFLP map of barley. *Theor. Appl. Genet.* 83, 250–256. doi:10.1007/BF00226259
- Grewal, T.S., Rosnagel, B.G., Pozniak, C.J., Scoles, G.J., 2008. Mapping quantitative trait loci associated with barley net blotch resistance. *Theor. Appl. Genet.* 116, 529–539. doi:10.1007/s00122-007-0688-9
- Griffiths, S., Dunford, R.P., Coupland, G., Laurie, D.A., 2003. The evolution of CONSTANS-like gene families in barley, rice and Arabidopsis. *Plant Physiol.* 131, 1855–1867. doi:10.1104/pp.102.016188.localization
- Guasmi, F., Elfalleh, W., Hannachi, H., Fères, K., Touil, L., Marzougui, N., Triki, T., Ferchichi, A., 2012. The use of ISSR and RAPD markers for genetic diversity among South Tunisian Barley. *ISrN Agron.* 2012.
- Guasmi, F., Marzougui, N., Sarray, N., Elfalleh, W., Ferchichi, A., 2009. RAPD markers in diversity detection and variety identification of South Tunisian barley. *J. Food, Agric. Environ.* 7, 528–533.
- Gubler, F., Hughes, T., Waterhouse, P., Jacobsen, J., 2008. Regulation of dormancy in barley by blue light and after-ripening: effects on abscisic acid and gibberellin metabolism. *Plant Physiol.* 147, 886–896.
- Guo, Y., Li, Y., Huang, Y., Jarvis, D., Sato, K., Kato, K., Tsuyuzaki, H., Chen, L., Long, C., 2012. Genetic diversity analysis of hulless barley from Shangri-la region revealed by SSR and AFLP markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 59, 1543–1552.
- Gupta, M., Abu-Ghannam, N., Gallagher, E., 2010. Barley for brewing: Characteristic changes during malting, brewing and applications of its by-products. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.* 9, 318–328. doi:10.1111/j.1541-4337.2010.00112.x
- Guvvala, L.D., Koradi, P., Shenoy, V., Marella, L.S., 2013. Making an Indian traditional rice variety Mahsuri, bacterial blight resistant using marker-assisted selection. *J. Crop Sci. Biotechnol.* 16, 111–121. doi:10.1007/s12892-013-0009-6
- Hayes, P.M., Liu, B.H., Knapp, S.J., Chen, F., Jones, B., Blake, T., Franckowiak, J., Rasmusson, D., Sorrells, M., Ullrich, S.E., Wesenberg, D., Kleinhofs, A., 1993. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germ plasm. *Theor. Appl. Genet. Int. J. Plant Breed. Res.* 87, 392–401. doi:10.1007/BF01184929
- Hajmansoor, S., Bihamta, M.R., Alisoltani, A., 2013. Genetic diversity among and within Iranian and non-Iranian barely (*Hordeum vulgare* L.) genotypes using SSR and storage proteins markers. *Biochem. Syst. Ecol.* 46, 7–17.
- Hamblin, M.T., Close, T.J., Bhat, P.R., Chao, S., Kling, J.G., Abraham, K.J., Blake, T., Brooks, W.S., Cooper, B., Griffey, C.A., Hayes, P.M., Hole, D.J., Horsley, R.D., Obert, D.E., Smith, K.P., Ullrich, S.E., Muehlbauer, G.J., Jannink, J.L., 2010. Population structure and linkage disequilibrium in U.S. barley germplasm: Implications for association mapping. *Crop Sci.* 50, 556–566. doi:10.2135/cropsci2009.04.0198
- Han, F., Ullrich, S.E., Chirat, S., Menteur, S., Jestin, L., Sarrafi, A., Hayes, P.M., Jones, B.L., Blake, T.K., Wesenberg, D.M., Kleinhofs, A., Kilian, A., 1995. Mapping of  $\beta$ -glucan content and  $\beta$ -glucanase activity loci in barley grain and malt. *Theor. Appl. Genet.* 91, 921–927. doi:10.1007/BF00223901

- Han, F., Ullrich, S.E., Clancy, J.A., Romagosa, I., 1999. Inheritance and fine mapping of a major barley seed dormancy QTL. *Plant Sci.* 143, 113–118. doi:10.1016/S0168-9452(99)00028-X
- Hardy, O.J., Vekemans, X., 2002. SPAGeDI: A versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2, 618–620. doi:10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x
- Harlan, J.R., Zohary, D., 1966. Distribution of wild wheats and barley. *Science* 153, 1074–80. doi:10.1126/science.153.3740.1074
- Hebelstrup, K.H., Nielsen, M.M., Carciofi, M., Andrzejczak, O., Shaik, S.S., Blennow, A., Palcic, M.M., 2017. Waxy and non-waxy barley cultivars exhibit differences in the targeting and catalytic activity of GBSS1a. *J. Exp. Bot.* 68, 931–941.
- Hellewell, K.B., Rasmusson, D.C., Meagher, M.G., 2000. Enhancing yield of semidwarf barley. *Crop Sci* 40. doi:10.2135/cropsci2000.402352x
- Hori, K., Kobayashi, T., Sato, K., Takeda, K., 2005. QTL analysis of Fusarium head blight resistance using a high-density linkage map in barley. *Theor Appl Genet* 1–12.
- Hori, K., Kobayashi, T., Shimizu, A., Sato, K., Takeda, K., Kawasaki, S., 2003. Efficient construction of high-density linkage map and its application to QTL analysis in barley. *Theor. Appl. Genet.* 107, 806–813. doi:10.1007/s00122-003-1342-9
- Hori, K., Sato, K., Kobayashi, T., Takeda, K., 2006. QTL analysis of fusarium head blight severity in recombinant inbred population derived from a cross between two-rowed barley varieties. *Breed. Sci.* 56, 25–30. doi:10.1270/jsbbs.56.25
- Horsley, R.D., Schmierer, D., Maier, C., Kudrna, D., Urrea, C.A., Steffenson, B.J., Schwarz, P.B., Franckowiak, J.D., Green, M.J., Zhang, B., Kleinhofs, A., 2006. Identification of QTLs associated with fusarium head blight resistance in Barley Accession CIho 4196. *Crop Sci.* 46, 145–156. doi:10.2135/cropsci2005.0247
- Houston, K., Russell, J., Schreiber, M., Halpin, C., Oakey, H., Washington, J.M., Booth, A., Shirley, N., Burton, R.A., Fincher, G.B., Waugh, R., 2014. A genome wide association scan for (1,3;1,4)- $\beta$ -glucan content in the grain of contemporary 2-row Spring and Winter barleys. *BMC Genomics* 15, 907. doi:10.1186/1471-2164-15-907
- Howard, T.P., Fahy, B., Craggs, A., Mumford, R., Leigh, F., Howell, P., Greenland, A., Smith, A.M., 2012. Barley mutants with low rates of endosperm starch synthesis have low grain dormancy and high susceptibility to preharvest sprouting. *New Phytol.* 194, 158–167. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.04040.x
- Hua, W., Zhang, X., Zhu, J., Shang, Y., Wang, J., Jia, Q., Li, C., Yang, J., 2015. A study of genetic diversity of colored barley (*Hordeum vulgare* L.) using SSR markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 62, 395–406.
- Huang, X.Q., Cöster, H., Ganai, M.W., Röder, M.S., 2003. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106, 1379–1389. doi:10.1007/s00122-002-1179-7
- Hübner, S., Günther, T., Flavell, A., Fridman, E., Graner, A., Korol, A., Schmid, K.J., 2012. Islands and streams: Clusters and gene flow in wild barley populations from the Levant. *Mol. Ecol.* 21, 1115–1129. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05434.x
- Huel, D.G., Hucl, P., 1996. Genotypic variation for competitive ability in spring wheat. *Plant Breed.* 115, 325–329. doi:10.1111/j.1439-0523.1996.tb00927.x
- Hussien, A., Tavakol, E., Horner, D.S., Muñoz-Amatriaín, M., Muehlbauer, G.J., Rossini, L., 2014. Genetics of tillering in rice and barley. *Plant Genome* 7, 1–20. doi:10.3835/plantgenome2013.10.0032
- Yap, R., Hsu, Y., Wu, Y., Lin, Y., Kuo, C., 2016. Multiplex PCR genotyping for five bacterial blight resistance genes applied to marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa*). *Plant Breed.* 135, 309–317.
- Yin, X., Stam, P., Dourleijn, C.J., Kropff, M.J., 1999. AFLP mapping of quantitative trait loci for yield-determining physiological characters in spring barley. *Theor. Appl. Genet.* 99, 244–253. doi:10.1007/s001220051230

- Ingver, A., Tamm, I., Tamm, Ü., Kangor, T., Koppel, R., 2010. The characteristics of spring cereals in changing weather in Estonia. *Agron. Res.* 8, 553–562.
- International Barley Genome Sequencing, C., Mayer, K.F., Waugh, R., Brown, J.W., Schulman, A., Langridge, P., Platzer, M., Fincher, G.B., Muehlbauer, G.J., Sato, K., Close, T.J., Wise, R.P., Stein, N., 2012. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome. *Nature* 491, 711–716. doi:10.1038/nature11543
- Ipek, M., Sahin, N., Ipek, A., Cansev, A., Simon, P.W., 2015. Development and validation of new SSR markers from expressed regions in the garlic genome. *Sci. Agric.* 72, 41–46. doi:10.1590/0103-9016-2014-0138 41
- Itoh, H., Tatsumi, T., Sakamoto, T., Otomo, K., Toyomasu, T., Kitano, H., Ashikari, M., Ichihara, S., Matsuoka, M., 2004. A rice semi-dwarf gene, Tan-Ginbozu (D35), encodes the gibberellin biosynthesis enzyme, ent-kaurene oxidase. *Plant Mol Biol* 54. doi:10.1023/B:PLAN.0000038261.21060.47
- Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W.H., Vroh Bi, I., Yamasaki, M., Doebley, J.F., McMullen, M.D., Gaut, B.S., Nielsen, D.M., Holland, J.B., Kresovich, S., Buckler, E.S., 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat. Genet.* 38, 203–208. doi:10.1038/ng1702
- Yu, W., Tan, X., Zou, W., Hu, Z., Fox, G.P., Gidley, M.J., Gilbert, R.G., 2017. Relationships between protein content, starch molecular structure and grain size in barley. *Carbohydr. Polym.* 155, 271–279.
- Yunbi, X., 2010. *Molecular plant breeding*. CAB International, Mexico. doi:10.2135/cropsci2010.12.0004br
- Jackson, P., Robertson, M., Cooper, M., Hammer, G., 1996. The role of physiological understanding in plant breeding; From a breeding perspective. *F. Crop. Res.* 49, 11–37. doi:10.1016/S0378-4290(96)01012-X
- Jia, Q., Zhang, X.-Q., Westcott, S., Broughton, S., Cakir, M., Yang, J., Lance, R., Li, C., 2011. Expression level of a gibberellin 20-oxidase gene is associated with multiple agronomic and quality traits in barley. *Theor. Appl. Genet.* 122, 1451–1460. doi:10.1007/s00122-011-1544-5
- Jia, Q.J., Zhang, J.J., Westcott, S., Zhang, X.Q., Bellgard, M., Lance, R., Li, C.D., 2009. GA-20 oxidase as a candidate for the semidwarf gene *sdw1/denso* in barley. *Funct Integr. Genomics* 9. doi:10.1007/s10142-009-0120-4
- Jöst, M., Hensel, G., Kappel, C., Druka, A., Sicard, A., Hohmann, U., Beier, S., Himmelbach, A., Waugh, R., Kumlehn, J., Stein, N., Lenhard, M., 2016. The INDETERMINATE DOMAIN protein BROAD LEAF1 limits barley leaf width by restricting lateral proliferation. *Curr. Biol.* 26, 903–909. doi:10.1016/j.cub.2016.01.047
- Juskiw, P.E., Helm, J.H., Salmon, D.F., 2011. Breeding of feed grains for Western Canada. *Am J Plant Sci Biotech* 5, 64–77.
- Kakraliya, S.K., Jat, R.D., Kumar, S., Choudhary, K.K., Prakash, J., Singh, L.K., 2017. Integrated nutrient management for improving, fertilizer use efficiency, soil biodiversity and productivity of wheat in irrigated rice wheat cropping system in Indo-Gangatic plains of India. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci* 6, 152–163.
- Kebrom, T.H., Spielmeier, W., Finnegan, E.J., 2013. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching. *Trends Plant Sci.* 18, 41–48. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2012.07.001
- Kikuchi, R., Kawahigashi, H., Ando, T., Tonooka, T., Handa, H., 2009. Molecular and functional characterization of PEBP genes in barley reveal the diversification of their roles in flowering. *Plant Physiol* 149, 1341–1353. doi:10.1104/pp.108.132134 [pii]
- Kim, H.-S., Park, K.-G., Baek, S.-B., Kim, J.-G., 2011. Inheritance of (1–3)(1–4)-beta-D-glucan content in barley (*Hordeum vulgare* L.). *J. Crop Sci. Biotechnol.* 14, 239–245.
- King, R.W., Von Wettstein-Knowles, P., 2000. Epicuticular waxes and regulation of ear wetting

- and pre-harvest sprouting in barley and wheat. *Euphytica* 112, 157–166.  
doi:10.1023/A:1003832031695
- Kirby, E.J.M., 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *F. Crop. Res.* 18, 127–140.
- Kjær, B., Jensen, J., Giese, H., 1995. Quantitative trait loci for heading date and straw characters in barley. *Genome* 38, 1098–1104. doi:10.1139/g95-146
- Kleinhofs, A., Kilian, A., Saghai Maroof, M.A., Biyashev, R.M., Hayes, P., Chen, F.Q., Lapitan, N., Fenwick, A., Blake, T.K., Kanazin, V., Ananiev, E., Dahleen, L., Kudrna, D., Bollinger, J., Knapp, S.J., Liu, B., Sorrells, M., Heun, M., Franckowiak, J.D., Hoffman, D., Skadsen, R., Steffenson, B.J., 1993. A molecular, isozyme and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theor. Appl. Genet.* 86, 705–712. doi:10.1007/BF00222660
- Kokare, A., Legzdina, L., Beinarovica, I., Maliepaard, C., Niks, R.E., van Bueren, E.T.L., 2014. Performance of spring barley (*Hordeum vulgare*) varieties under organic and conventional conditions. *Euphytica* 197, 279–293. doi:10.1007/s10681-014-1066-8
- Kokina, A., Rostoks, N., 2008. Genome-Wide and Mla Locus-Specific Characterisation of Latvian Barley Varieties, in: *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences.* pp. 103–109.
- Kölliker, R., Knorst, V., Studer, B., Boller, B., 2016. Single marker assisted introgression of crown rust resistance in an Italian ryegrass breeding program, in: *Breeding in a World of Scarcity.* Springer, pp. 163–167.
- Kolodinska-Brantestam, A., Von Bothmer, R., Rashal, I., Gullord, M., Martynov, S., Weibull, J., 2010. Variation of agronomic traits in nordic and baltic spring barley, in: *Proceedings of the 10th International Barley Genetics Symposium.* Alexandria, Egypt 5-10 Apr 2008. ICARDA, p. 39.
- Kolodinska Brantestam, A., von Bothmer, R., Rashal, I., Dayteg, C., Tuveesson, S., and Weibull, J., 2004. Kolodinska Brantestam, A., von Bothmer, R., Rashal, I., Dayteg, C., Tuveesson, S., and Weibull, J. Isozyme, ISSR and SSR analysis of genetic diversity in Nordic and Baltic spring barley. *Czech J Genet Plant Breed* 40, 32.
- Kolodinska Brantestam, A., von Bothmer, R., Dayteg, C., Rashal, I., Tuveesson, S., Weibull, J., 2007. Genetic diversity changes and relationships in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) germplasm of Nordic and Baltic areas as shown by SSR markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 54, 749–758. doi:10.1007/s10722-006-9159-4
- Komatsuda, T., Maxim, P., Senthil, N., Mano, Y., 2004. High-density AFLP map of nonbrittle rachis 1 (btr1) and 2 (btr2) genes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 109, 986–995. doi:10.1007/s00122-004-1710-0
- König, J., Perovic, D., Kopahnke, D., Ordon, F., 2013. Development of an efficient method for assessing resistance to the net type of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) in winter barley and mapping of quantitative trait loci for resistance. *Mol. Breed.* 32, 641–650.
- Konvalina, P., Stehno, Z., Capouchová, I., Zechner, E., Berger, S., Grausgruber, H., Janovská, D., Moudrý Sr., J., 2014. Differences in grain/straw ratio, protein content and yield in landraces and modern varieties of different wheat species under organic farming. *Euphytica* 199, 31–40. doi:10.1007/s10681-014-1162-9
- Korff, M. von, Wang, H., Léon, J., Pillen, K., 2006. AB-QTL analysis in spring barley: II. Detection of favourable exotic alleles for agronomic traits introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*). *Theor. Appl. Genet.* 112, 1221–1231. doi:10.1007/s00122-006-0223-4
- Kota, R., Rudd, S., Facius, A., Kolesov, G., Thiel, T., Zhang, H., Stein, N., Mayer, K., Graner, A., 2003. Snipping polymorphisms from large EST collections in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Genet. Genomics* 270, 24–33. doi:10.1007/s00438-003-0891-6
- Kraakman, A.T.W., Niks, R.E., Van den Berg, P.M.M.M., Stam, P., Van Eeuwijk, F.A., 2004. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics* 168, 435 LP-446.

- Kuczyńska, A., Mikołajczak, K., Ćwiek, H., 2014. Pleiotropic effects of the *sdw1* locus in barley populations representing different rounds of recombination. *Electron. J. Biotechnol.* 17, 217–223. doi:10.1016/j.ejbt.2014.07.005
- Kuczyńska, A., Surma, M., Adamski, T., Mikołajczak, K., Krystkowiak, K., Ogrodowicz, P., 2013. Effects of the semi-dwarfing *sdw1/denso* gene in barley. *J. Appl. Genet.* 54, 381–390. doi:10.1007/s13353-013-0165-x
- Kuhl, J.C., Novy, R.G., Whitworth, J.L., Dibble, M.S., Schneider, B., Hall, D., 2016. Development of molecular markers closely linked to the potato leafroll virus resistance gene, *Rlr etb*, for use in marker-assisted selection. *Am. J. Potato Res.* 1–10.
- Kwok, P.Y., Deng, Q., Zakeri, H., Taylor, S.L., Nickerson, D. a, 1996. Increasing the information content of STS-based genome maps: identifying polymorphisms in mapped STSs. *Genomics* 31, 123–126. doi:10.1006/geno.1996.0019
- Lahouar, L., Ghairi, F., El Arem, A., Medimagh, S., El Felah, M., Salem, H. Ben, Achour, L., 2017. Biochemical composition and nutritional evaluation of barley rihane (*Hordeum vulgare* L.). *African J. Tradit. Complement. Altern. Med.* 14, 310–317. doi:10.21010/ajtcam.v14i1.33
- Lammerts van Bueren, E., 2002. Organic plant breeding and propagation: concepts and strategies.
- Lammerts Van Bueren, E.T., Jones, S.S., Tamm, L., Murphy, K.M., Myers, J.R., Leifert, C., Messmer, M.M., 2011. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: A review. *NJAS - Wageningen J. Life Sci.* doi:10.1016/j.njas.2010.04.001
- Lammerts van Bueren, E.T., Struik, P.C., Jacobsen, E., 2002. Ecological concepts in organic farming and their consequences for an organic crop ideotype. *NJAS - Wageningen J. Life Sci.* 50, 1–26. doi:10.1016/S1573-5214(02)80001-X
- Lander, E.S., Schork, N.J., 1994. Genetic dissection of complex traits. *Science* (80-. ). 265, 2037–2048. doi:10.1126/science.8091226
- Laurie, D.A., Pratchett, N., Snape, J.W., Bezant, J.H., 1995. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome* 38, 575–585. doi:10.1139/g95-074
- Legzdina, L., Mezaka, I., Beinarovica, I., 2010. Hullless barley (*Hordeum vulgare* L.) resistance to pre-harvest sprouting: Diversity and development of method for testing of breeding material. *Agron. Res.* 8, 645–652.
- Lemerle, D., Smith, A., Verbeek, B., Koetz, E., Lockley, P., Martin, P., 2006. Incremental crop tolerance to weeds: A measure for selecting competitive ability in Australian wheats. *Euphytica* 149, 85–95. doi:10.1007/s10681-005-9056-5
- Li, C., Ni, P., Francki, M., Hunter, A., Zhang, Y., Schibeci, D., Li, H., Tarr, A., Wang, J., Cakir, M., Yu, J., Bellgard, M., Lance, R., Appels, R., 2004. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison. *Funct. Integr. Genomics* 4, 84–93. doi:10.1007/s10142-004-0104-3
- Li, H., Chen, G., Yan, W., 2015. Molecular characterization of barley 3H semi-dwarf genes. *PLoS One* 10. doi:10.1371/journal.pone.0120558
- Li, J., Båga, M., Rosnagel, B.G., Legge, W.G., Chibbar, R.N., 2008. Identification of quantitative trait loci for  $\beta$ -glucan concentration in barley grain. *J. Cereal Sci.* 48, 647–655. doi:10.1016/j.jcs.2008.02.004
- Li, J.Z., Huang, X.Q., Heinrichs, F., Ganai, M.W., Röder, M.S., 2006. Analysis of QTLs for yield components, agronomic traits, and disease resistance in an advanced backcross population of spring barley. *Genome* 49, 454–466. doi:10.1007/s00122-004-1847-x
- Liebman, M., Davis, A.S., 2000. Integration of soil, crop and weed management in low-external-input farming systems. *WEED Res.* 40, 27–48.
- Linkies, A., Müller, K., Morris, K., Turecková, V., Wenk, M., Cadman, C.S.C., Corbineau, F., Strnad, M., Lynn, J.R., Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2009. Ethylene interacts



- with abscisic acid to regulate endosperm rupture during germination: a comparative approach using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 21, 3803–3822. doi:10.1105/tpc.109.070201
- Liu, S.M., O’Brien, L., Moore, S.G., 2003. A single recessive gene confers effective resistance to powdery mildew of field pea grown in northern New South Wales. *Aust. J. Exp. Agric.* 43, 373–378.
- Liu, Z., Ellwood, S.R., Oliver, R.P., Friesen, T.L., 2011. *Pyrenophora teres*: Profile of an increasingly damaging barley pathogen. *Mol. Plant Pathol.* 12, 1–19. doi:10.1111/j.1364-3703.2010.00649.x
- Lohwasser, U., Arif, M.A.R., Börner, A., 2013. Discovery of loci determining pre-harvest sprouting and dormancy in wheat and barley applying segregation and association mapping. *Biol. Plant.* 57, 663–674.
- López-Castañeda, C., Richards, R.A., 1994. Variation in temperate cereals in rainfed environments III. Water use and water-use efficiency. *F. Crop. Res.* 39, 85–98. doi:10.1016/0378-4290(94)90011-6
- Lorenz, A.J., Hamblin, M.T., Jannink, J.-L., 2010. Performance of single nucleotide polymorphisms versus haplotypes for genome-wide association analysis in barley. *PLoS One* 5, e14079.
- Löschenberger, F., Fleck, A., Grausgruber, H., Hetzendorfer, H., Hof, G., Lafferty, J., Marn, M., Neumayer, A., Pfaffinger, G., Birschtzky, J., 2008. Breeding for organic agriculture: The example of winter wheat in Austria. *Euphytica* 163, 469–480. doi:10.1007/s10681-008-9709-2
- Lundqvist, U., 2009. Eighty years of Scandinavian barley mutation genetics and breeding. *Induc. plant Mutat. genomics era. Food Agric. Organ. United Nations, Rome* 39–43.
- Luo, Y., Sangha, J.S., Wang, S., Li, Z., Yang, J., Yin, Z., 2012. Marker-assisted breeding of Xa4, Xa21 and Xa27 in the restorer lines of hybrid rice for broad-spectrum and enhanced disease resistance to bacterial blight. *Mol. Breed.* 30, 1601–1610.
- Ma, Z., Steffenson, B.J., Prom, L.K., Lapitan, N.L., 2000. Mapping of quantitative trait Loci for fusarium head blight resistance in barley. *Phytopathology* 90, 1079–88. doi:10.1094/PHTO.2000.90.10.1079
- Mackay, T.F.C., Stone, E.A., Ayroles, J.F., 2009. The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nat. Rev. Genet.* 10, 565–577. doi:10.1038/nrg2612
- Mahajan, G., Chauhan, B.S., 2013. The role of cultivars in managing weeds in dry-seeded rice production systems. *Crop Prot.* 49, 52–57.
- Malik, A.H., Holm, L., Johansson, E., 2014. Governing plant development in barley (*Hordeum vulgare* L.): relation to protein composition and breakdown rates of protein polymers during malting. *J. Sci. Food Agric.* 94, 1559–1567. doi:10.1002/jsfa.6457
- Malysheva-Otto, L. V, Ganal, M.W., Röder, M.S., 2006. Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genet.* 7, 6. doi:10.1186/1471-2156-7-6
- Malosetti, M., van Eeuwijk, F.A., Boer, M.P., Casas, A.M., Elía, M., Moralejo, M., Bhat, P.R., Ramsay, L., Molina-Cano, J.L., 2011. Gene and QTL detection in a three-way barley cross under selection by a mixed model with kinship information using SNPs. *Theor. Appl. Genet.* 122, 1605–1616. doi:10.1007/s00122-011-1558-z
- Manninen, O., Kalendar, R., Robinson, J., Schulman, A.H., 2000. Application of BARE-1 retrotransposon markers to the mapping of a major resistance gene for net blotch in barley. *Mol. Gen. Genet.* 264, 325–334. doi:10.1007/s004380000326
- Manninen, O.M., Jalli, M., Kalendar, R., Schulman, a, Afanasenko, O., Robinson, J., 2006. Mapping of major spot-type and net-type net-blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819. *Genome* 49, 1564–1571. doi:10.1139/g06-119
- Marillia, E.F., Scoles, G.J., 1996. The use of RAPD markers in *Hordeum* phylogeny. *Genome* 39, 646–654. doi:10.1139/g96-082

- Marquez-Cedillo, L.A., Hayes, P.M., Kleinhofs, A., Legge, W.G., Rosnagel, B.G., Sato, K., Ullrich, S.E., Wesenberg, D.M., 2001. QTL analysis of agronomic traits in barley based on the doubled haploid progeny of two elite North American varieties representing different germplasm groups. *Theor. Appl. Genet.* 103, 625–637. doi:10.1007/PL00002919
- Mascher, M., Gundlach, H., Himmelbach, A., Beier, S., Twardziok, S.O., Wicker, T., Radchuk, V., Dockter, C., Hedley, P.E., Russell, J., Bayer, M., Ramsay, L., Liu, H., Haberer, G., Zhang, X.-Q., Zhang, Q., Barrero, R.A., Li, L., Taudien, S., Groth, M., Felder, M., Hastie, A., Šimková, H., Staňková, H., Vrána, J., Chan, S., Muñoz-Amatriaín, M., Ounit, R., Wanamaker, S., Bolser, D., Colmsee, C., Schmutzer, T., Aliyeva-Schnorr, L., Grasso, S., Tanskanen, J., Chailyan, A., Sampath, D., Heavens, D., Clissold, L., Cao, S., Chapman, B., Dai, F., Han, Y., Li, H., Li, X., Lin, C., McCooke, J.K., Tan, C., Wang, P., Wang, S., Yin, S., Zhou, G., Poland, J.A., Bellgard, M.I., Borisjuk, L., Houben, A., Doležel, J., Ayling, S., Lonardi, S., Kersey, P., Langridge, P., Muehlbauer, G.J., Clark, M.D., Caccamo, M., Schulman, A.H., Mayer, K.F.X., Platzer, M., Close, T.J., Scholz, U., Hansson, M., Zhang, G., Braumann, I., Spannagl, M., Li, C., Waugh, R., Stein, N., 2017. A chromosome conformation capture ordered sequence of the barley genome. *Nature* 544, 427–433. doi:10.1038/nature22043
- Mason, H., Navabi, A., Frick, B., O'Donovan, J., Spaner, D., 2007. Cultivar and seeding rate effects on the competitive ability of spring cereals grown under organic production in Northern Canada. *Agron. J.* 99, 1199–1207. doi:10.2134/agronj2006.0262
- Mason, H., Spaner, D., 2006. Competitive ability of wheat in conventional and organic management systems: A review of the literature. *Can. J. Plant Sci.* 86, 333–343.
- Massman, J., Cooper, B., Horsley, R., Neate, S., Dill-Macky, R., Chao, S., Dong, Y., Schwarz, P., Muehlbauer, G.J., Smith, K.P., 2011. Genome-wide association mapping of Fusarium head blight resistance in contemporary barley breeding germplasm. *Mol. Breed.* 27, 439–454. doi:10.1007/s11032-010-9442-0
- Mather, D.E., Tinker, N.A., LaBerge, D.E., Edney, M., Jones, B.L., Rosnagel, B.G., Legge, W.G., Briggs, K.G., Irvine, R.B., Falk, D.E., Kasha, K.J., 1997. Regions of the genome that affect grain and malt quality in a North American two-row Barley Cross. *Crop Sci.* 37, 544–554. doi:10.2135/cropsci1997.0011183X003700020039x
- Matthies, I.E., Malosetti, M., Röder, M.S., Van Eeuwijk, F., 2014. Genome-wide association mapping for kernel and malting quality traits using historical European barley records. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0110046
- McAllister, T.A., Yang, W.Z., Oba, M., 2011. Matching processing with grain size, in: *Proceedings of the Western Nutrition Conference.* pp. 149–163.
- McCouch, S.R., Zhao, K., Wright, M., Tung, C.-W., Ebana, K., Thomson, M., Reynolds, A., Wang, D., DeClerck, G., Ali, M.L., McClung, A., Eizenga, G., Bustamante, C., 2010. Development of genome-wide SNP assays for rice. *Breed. Sci.* 60, 524–535. doi:10.1270/jsbbs.60.524
- Mesfin, A., Smith, K.P., Dill-Macky, R., Evans, C.K., Waugh, R., Gustus, C.D., Muehlbauer, G.J., 2003. Quantitative trait loci for fusarium head blight resistance in barley detected in a two-rowed by six-rowed population. *Crop Sci.* 43, 307. doi:10.2135/cropsci2003.0307
- Mezaka, I., Bleidere, M., Legzdina, L., Rostoks, N., 2011. Whole genome association mapping identifies naked grain locus NUD as determinant of beta-glucan content in barley. *Zemdirbyste-Agriculture* 98, 283–292.
- Miah, G., Rafii, M.Y., Ismail, M.R., Puteh, A.B., Rahim, H.A., Latif, M.A., 2015. Recurrent parent genome recovery analysis in a marker-assisted backcrossing program of rice (*Oryza sativa* L.). *C. R. Biol.* 338, 83–94.
- Miedaner, T., Korzun, V., 2012. Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding. *Phytopathology* 102, 560–6. doi:10.1094/PHYTO-05-11-0157
- Mylonas, I.G., Georgiadis, A., Apostolidis, A.P., Bladenopoulos, K., Koutsika-Sotiriou, M., 2014. Barley cultivar discrimination and hybrid purity control using RAPD markers. *Rom.*

- Biotechnol. Lett. 19, 9421.
- Miralles, D.J., Richards, R.A., Slafer, G.A., 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Funct. Plant Biol.* 27, 931–940.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *J. Agric. Sci.* 145, 139–149. doi:10.1017/s0021859607006752
- Mittler, R., 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci.* doi:10.1016/j.tplants.2005.11.002
- Mohammadi, M., Endelman, J.B., Nair, S., Chao, S., Jones, S.S., Muehlbauer, G.J., Ullrich, S.E., Baik, B.K., Wise, M.L., Smith, K.P., 2014. Association mapping of grain hardness, polyphenol oxidase, total phenolics, amylose content, and  $\beta$ -glucan in US barley breeding germplasm. *Mol. Breed.* 34, 1229–1243. doi:10.1007/s11032-014-0112-5
- Molina-Cano, J.L., Moralejo, M., Elía, M., Muñoz, P., Russell, J.R., Pérez-Vendrell, A.M., Ciudad, F., Swanston, J.S., 2007. QTL analysis of a cross between European and North American malting barleys reveals a putative candidate gene for  $\beta$ -glucan content on chromosome 1H. *Mol. Breed.* 19, 275–284. doi:10.1007/s11032-006-9075-5
- Mora, F., Quitral, Y.A., Matus, I., Russell, J., Waugh, R., del Pozo, A., 2016. SNP-based QTL mapping of 15 complex traits in barley under rain-fed and well-watered conditions by a mixed modeling approach. *Front. Plant Sci.* 7. doi:10.3389/fpls.2016.00909
- Moragues, M., Comadran, J., Waugh, R., Milne, I., Flavell, A.J., Russell, J.R., 2010. Effects of ascertainment bias and marker number on estimations of barley diversity from high-throughput SNP genotype data. *Theor. Appl. Genet.* 120, 1525–1534. doi:10.1007/s00122-010-1273-1
- Morell, M.K., Kosar-Hashemi, B., Cmiel, M., Samuel, M.S., Chandler, P., Rahman, S., Buleon, A., Batey, I.L., Li, Z., 2003. Barley sex6 mutants lack starch synthase Ila activity and contain a starch with novel properties. *Plant J.* 34, 173–185. doi:10.1046/j.1365-313X.2003.01712.x
- Nass, H.G., Ivany, J.A., MacLeod, J.A., 2003. Agronomic performance and quality of spring wheat and soybean cultivars under organic culture. *Am. J. Altern. Agric.* doi:10.1079/AJAA200348
- Nelissen, H., Gonzalez, N., Inzé, D., 2016. Leaf growth in dicots and monocots: So different yet so alike. *Curr. Opin. Plant Biol.* doi:10.1016/j.pbi.2016.06.009
- Nesvadba, Z., Vyhnanek, T., Jeziskova, I., Tvaruzek, L., Spunarova, M., Spunar, J., 2006. Evaluation of spring barley genotypes with different susceptibility to *Fusarium* head blight using molecular markers. *Plant soil Environ.* 52, 485.
- Nyachiro, J., Zantinge, J., Helm, J.H., Juskiw, P.E., Salmon, D., Cortez, M., 2002. Pre-harvest sprouting resistance and seed dormancy complex traits in barley. *Barley Newsl.* 45.
- Nordborg, M., Borevitz, J.O., Bergelson, J., Berry, C.C., Chory, J., Hagenblad, J., Kreitman, M., Maloof, J.N., Noyes, T., Oefner, P.J., Stahl, E.A., Weigel, D., 2002. The extent of linkage disequilibrium in *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Genet.* 30, 190–3. doi:10.1038/ng813
- Nurminiemäki, M., Madsen, S., Rognli, O.A., Bjørnstad, Å., Ortiz, R., 2002. Analysis of the genotype-by-environment interaction of spring barley tested in the Nordic Region of Europe: Relationships among stability statistics for grain yield. *Euphytica* 127, 123–132. doi:10.1023/A:1019953712284
- O'Boyle, P.D., Brooks, W.S., Steffenson, B.J., Stromberg, E.L., Griffey, C.A., 2011. Genetic characterization of barley net blotch resistance genes. *Plant Dis.* 95, 19–23.
- O'Donovan, J.T., Blackshaw, R.E., Harker, K.N., Clayton, G.W., Moyer, J.R., Dossdall, L.M., Maurice, D.C., Turkington, T.K., 2007. Integrated approaches to managing weeds in spring-sown crops in western Canada. *Crop Prot.* 26, 390–398. doi:10.1016/j.cropro.2005.09.018
- O, T., I, P., J, P., L, L., 2008. Vārpu fuzariozes izplatība un mikotoksīnu risks ziemas kviešu sējumos Latvijā. *Latv. J. Agron.* 10, 197–201.
- Oscarsson, M., Andersson, R., Åman, P., Olofsson, S., Jonsson, A., 1998. Effects of cultivar, nitrogen fertilization rate and environment on yield and grain quality of barley. *J. Sci. Food*

- Agric. 78, 359–366. doi:10.1002/(SICI)1097-0010(199811)78:3<359::AID-JSFA126>3.0.CO;2-R
- Oscarsson, M., Parkkonen, T., Autio, K., Åman, P., 1997. Composition and microstructure of waxy, normal and high amylose barley samples. *J. Cereal Sci.* 26, 259–264.
- Palaisa, K.A., Morgante, M., Williams, M., Rafalski, A., 2003. Contrasting effects of selection on sequence diversity and linkage disequilibrium at two phytoene synthase loci. *PLANT CELL ONLINE* 15, 1795–1806. doi:10.1105/tpc.012526
- Paran, I., Zamir, D., 2003. Quantitative traits in plants: Beyond the QTL. *Trends Genet.* doi:10.1016/S0168-9525(03)00117-3
- Pasam, R.K., Sharma, R., Malosetti, M., van Eeuwijk, F.A., Haseneyer, G., Kilian, B., Graner, A., 2012. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biol.* doi:10.1186/1471-2229-12-16
- Paterson, A.H., Sorrells, M.E., Obendorf, R.L., 1989. Methods of evaluation for preharvest sprouting resistance in wheat breeding programs. *Can. J. Plant Sci.* 69, 681–689. doi:10.4141/cjps89-084
- Patwardhan, A., Ray, S., Roy, A., 2014. Molecular Markers in Phylogenetic Studies-A Review. *J. Phylogenetics Evol. Biol.* 2014.
- Pauli, D., Muehlbauer, G., Smith, K., Cooper, B., 2014. Association mapping of agronomic QTLs in US spring barley breeding germplasm. *Plants, Soils, Clim. Fac. Publ.* 1–58. doi:10.3835/plantgenome2013.11.0037
- Peleman, J.D., Van Der Voort, J.R., 2003. Breeding by design. *Trends Plant Sci.* doi:10.1016/S1360-1385(03)00134-1
- Perovic, D., Pržulj, N., Milovanovic, M., Prodanovic, S., Perovic, J., Kopahnke, D., Ordon, F., Graner, A., 2003. Characterisation of spring barley genetic resources in Yugoslavia. *Schriften zu Genet. Ressourcen* 301.
- Perry, D.J., Fernando, U., Lee, S.-J., 2014. Simple sequence repeat-based identification of Canadian malting barley varieties. *Can. J. Plant Sci.* 94, 485–496.
- Petersen, G., Seberg, O., 1998. Molecular studies on the phylogeny of the genus barley (*Hordeum*; Poaceae), in: Karp, A., Isaac, P.G., Ingram, D.S. (Eds.), *Molecular Fools for Screening Biodiversity: Plants and Animals*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 437–440. doi:10.1007/978-94-009-0019-6\_78
- Piffanelli, P., Ramsay, L., Waugh, R., Benabdelmouna, A., D’Hont, A., Hollricher, K., Jørgensen, J.H., Schulze-Lefert, P., Panstruga, R., 2004. A barley cultivation-associated polymorphism conveys resistance to powdery mildew. *Nature* 430, 887–891. doi:10.1038/nature02781
- Pilikšere, D., Straziņa, V., Vīcupe, Z., Jansone, Z., Legzdīņa, L., Beinaroviča, I., Kronberga, A., 2013. Cereal Breeding for Organic Farming: Crop Traits Related with Competitiveness Against Weeds. *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B. Nat. Exact, Appl. Sci.* 67, 272–276. doi:10.2478/prolas-2013-0048
- Pinson, S.R.M., Jia, Y., 2016. QTLs for early tiller production and relationships with rapid seedling growth and increased panicle number in rice. *Crop Sci.* 56, 505–519. doi:10.2135/cropsci2014.09.0667
- Pinson, S.R.M., Wang, Y., Tabien, R.E., 2015. Mapping and validation of quantitative trait loci associated with tiller production in rice. *Crop Sci.* 55, 1537–1551.
- Pourkheirandish, M., Komatsuda, T., 2007. The importance of barley genetics and domestication in a global perspective. *Ann. Bot.* doi:10.1093/aob/mcm139
- Prada, D., Ullrich, S.E., Molina-Cano, J.L., Cistue, L., Clancy, J.A., Romagosa, I., 2004. Genetic control of dormancy in a Triumph/Morex cross in barley. *Theor. Appl. Genet.* 109, 62–70.
- Pradhan, S.K., Nayak, D.K., Mohanty, S., Behera, L., Barik, S.R., Pandit, E., Lenka, S., Anandan, A., 2015. Pyramiding of three bacterial blight resistance genes for broad-spectrum resistance in deepwater rice variety, Jalmagna. *Rice* 8, 19. doi:10.1186/s12284-015-0051-8

- Price, A.L., Patterson, N.J., Plenge, R.M., Weinblatt, M.E., Shadick, N.A., Reich, D., 2006. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nat. Genet.* 38, 904–909.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x
- Przulj, N., Momcilovic, V., 2010. Characteristics of malting barley in Southern Europe I, in: *Proceedings of the 10th International Barley Genetics Symposium*. Alexandria, Egypt 5-10 Apr 2008. pp. 484–494.
- Qi, X., Lindhout, P., 1997. Development of AFLP markers in barley. *Mol. Gen. Genet.* 254, 330–336. doi:10.1007/s004380050423
- Qi, X., Stam, P., Lindhout, P., 1998. Use of locus-specific AFLP markers to construct a high-density molecular map in barley. *Theor. Appl. Genet.* 96, 376–384. doi:10.1007/s001220050752
- Rafalski, A., 2002. Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Curr. Opin. Plant Biol.* doi:10.1016/S1369-5266(02)00240-6
- Rahman, S., Bird, A., Regina, A., Li, Z., Philippe Ral, J., McMaugh, S., Topping, D., Morell, M., 2007. Resistant starch in cereals: Exploiting genetic engineering and genetic variation. *J. Cereal Sci.* 46, 251–260. doi:10.1016/j.jcs.2007.05.001
- Ramakrishnan, A.P., Ritland, C.E., Sevillano, R.H.B., Riseman, A., 2015. Review of potato molecular markers to enhance trait selection. *Am. J. Potato Res.* 92, 455–472.
- Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., Angus, W.J., 2009. Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* doi:10.1093/jxb/erp016
- Reynolds, M.P., Borlaug, N.E., 2006. Impacts of breeding on international collaborative wheat improvement. *J. Agric. Sci.* 144, 3. doi:10.1017/S0021859606005867
- Remington, D.L., Thornsberry, J.M., Matsuoka, Y., Wilson, L.M., Whitt, S.R., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M.M., Buckler, E.S., 2001. Structure of linkage disequilibrium and phenotypic associations in the maize genome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 11479–11484. doi:10.1073/pnas.201394398
- Ren, X., Sun, D., Guan, W., Sun, G., Li, C., 2010. Inheritance and identification of molecular markers associated with a novel dwarfing gene in barley. *BMC Genet.* 11, 89. doi:10.1186/1471-2156-11-89
- Ren, X., Wang, J., Liu, L., Sun, G., Li, C., Luo, H., Sun, D., 2016. SNP-based high density genetic map and mapping of btwd1 dwarfing gene in barley. *Sci. Rep.* 6, 31741. doi:10.1038/srep31741
- Ribaut, J.M., Betrán, J., 1999. Single large-scale marker-assisted selection (SLS-MAS). *Mol. Breed.* 5, 531–541. doi:10.1023/A:1009631718036
- Richards, R.A., 1991. Crop improvement for temperate Australia: Future opportunities. *F. Crop. Res.* 26, 141–169. doi:10.1016/0378-4290(91)90033-R
- Riedel, C., Habekuß, A., Schliephake, E., Niks, R., Broer, I., Ordon, F., 2011. Pyramiding of Ryd2 and Ryd3 conferring tolerance to a German isolate of Barley yellow dwarf virus-PAV (BYDV-PAV-ASL-1) leads to quantitative resistance against this isolate. *Theor. Appl. Genet.* 123, 69–76.
- Rode, J., Ahlemeyer, J., Friedt, W., Ordon, F., 2012. Identification of marker-trait associations in the German winter barley breeding gene pool (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Breed.* 30, 831–843.
- Roy, J.K., Smith, K.P., Muehlbauer, G.J., Chao, S., Close, T.J., Steffenson, B.J., 2010. Association mapping of spot blotch resistance in wild barley. *Mol. Breed.* 26, 243–256.
- Rostoks, N., Mudie, S., Cardle, L., Russell, J., Ramsay, L., Booth, A., Svensson, J.T., Wanamaker, S.I., Walia, H., Rodriguez, E.M., Hedley, P.E., Liu, H., Morris, J., Close, T.J., Marshall, D.F., Waugh, R., 2005. Genome-wide SNP discovery and linkage analysis in barley based on genes responsive to abiotic stress. *Mol. Genet. Genomics* 274, 515–527. doi:10.1007/s00438-005-0046-z

- Rostoks, N., Ramsay, L., MacKenzie, K., Cardle, L., Bhat, P.R., Roose, M.L., Svensson, J.T., Stein, N., Varshney, R.K., Marshall, D.F., Graner, A., Close, T.J., Waugh, R., 2006. Recent history of artificial outcrossing facilitates whole-genome association mapping in elite inbred crop varieties. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 18656–18661. doi:10.1073/pnas.0606133103
- Rudd, J.C., Horsley, R.D., McKendry, A.L., Elias, E.M., 2001. Host plant resistance genes for fusarium head blight: Sources, mechanisms, and utility in conventional breeding systems, in: *Crop Science*. pp. 620–627. doi:10.2135/cropsci2001.413611x
- Russell, J., Fuller, J., Young, G., Thomas, B., Taramino, G., Macaulay, M., Waugh, R., Powell, W., 1997. Discriminating between barley genotypes using microsatellite markers. *Genome* 40, 442–450.
- Saghai Maroof, M. a, Biyashev, R.M., Yang, G.P., Zhang, Q., Allard, R.W., 1994. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal locations, and population dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91, 5466–5470. doi:10.1073/pnas.91.12.5466
- Saisho, D., Tanno, K., Chono, M., Honda, I., Kitano, H., Takeda, K., 2004. Spontaneous brassinolide-insensitive barley mutants “uzu” adapted to east Asia. *Breed. Sci* 54. doi:10.1270/jsbbs.54.409
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. *Aust. J. Agric. Res.* 58, 39–45. doi:10.1071/AR06090
- Sameri, M., Takeda, K., Komatsuda, T., 2006. Quantitative Trait Loci Controlling Agronomic Traits in Recombinant Inbred Lines from a Cross of Oriental- and Occidental-type Barley Cultivars. *Breed. Sci.* 56, 243–252. doi:10.1270/jsbbs.56.243
- Sato, K., Hori, K., Takeda, K., 2008. Detection of Fusarium head blight resistance QTLs using five populations of top-cross progeny derived from two-row× two-row crosses in barley. *Mol. Breed.* 22, 517–526.
- Schmitz, G., Theres, K., 2005. Shoot and inflorescence branching. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8, 506–511.
- Schuster, S.C., 2007. Next-generation sequencing transforms today’s biology. *Nat. Methods* 5, 16–18. doi:10.1038/nmeth1156
- Schwarz, G., Michalek, W., Mohler, V., Wenzel, G., Jahoor, A., 1999. Chromosome landing at the Mla locus in barley (*Hordeum vulgare* L.) by means of high-resolution mapping with AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 98, 521–530. doi:10.1007/s001220051100
- Sears, R.G., Kronstad, W.E., Metzger, R.J., 1981. Inheritance of dwarf and semidwarf plant height in barley. *Crop Sci* 21. doi:10.2135/cropsci1981.0011183X002100060008x
- Seddaiu, G., Iocola, I., Farina, R., Orsini, R., Iezzi, G., Roggero, P.P., 2016. Long term effects of tillage practices and N fertilization in rainfed Mediterranean cropping systems: durum wheat, sunflower and maize grain yield. *Eur. J. Agron.* 77, 166–178.
- Semagn, K., Bjornstad, Å., Xu, Y., 2010. The genetic dissection of quantitative traits in crops. *Electron. J. Biotechnol.* doi:10.2225/vol13-issue5-fulltext-21
- Shakhatreh, Y., Baum, M., Haddad, N., Alrababah, M., Ceccarelli, S., 2016. Assessment of genetic diversity among Jordanian wild barley (*Hordeum spontaneum*) genotypes revealed by SSR markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 1–10.
- Sheoran, S., Raj, D., Antil, R.S., Mor, V.S., Dahiya, D.S., 2017. Productivity, seed quality and nutrient use efficiency of wheat (*Triticum aestivum*) under organic, inorganic and integrated nutrient management practices after twenty years of fertilization. *Cereal Res. Commun.* 45, 315–325.
- Shewry, P.R., 2007. Improving the protein content and composition of cereal grain. *J. Cereal Sci.* 46, 239–250. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2007.06.006
- Shin, J.S., Chao, S., Corpuz, L., Blake, T., 1990. A partial map of the barley genome incorporating restriction fragment length polymorphism, polymerase chain reaction, isozyme, and morphological marker loci. *Genome* 33, 803–10.

- Shu, X., Rasmussen, S.K., 2014. Quantification of amylose, amylopectin, and  $\beta$ -glucan in search for genes controlling the three major quality traits in barley by genome-wide association studies. *Front. Plant Sci.* doi:10.3389/fpls.2014.00197
- Siddique, K.H.M., Tennant, D., Perry, M.W., Belford, R.K., 1990. Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 431–447. doi:10.1071/AR9900431
- Silva, F., Nogueira, L.C., Gonçalves, C., Ferreira, A.A., Ferreira, I.M.P.L.V.O., Teixeira, N., 2008. Electrophoretic and {HPLC} methods for comparative study of the protein fractions of malts, worts and beers produced from Scarlett and Prestige barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. *Food Chem.* 106, 820–829. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.06.047
- Simons, G., van der Lee, T., Diergaarde, P., van Daelen, R., Groenendijk, J., Frijters, a, Büschges, R., Hollricher, K., Töpsch, S., Schulze-Lefert, P., Salamini, F., Zabeau, M., Vos, P., 1997. AFLP-based fine mapping of the Mlo gene to a 30-kb DNA segment of the barley genome. *Genomics* 44, 61–70. doi:10.1006/geno.1997.4844
- Sinclair, T.R., Sheehy, J.E., 1999. Erect leaves and photosynthesis in rice. *Science* (80-. ). 283, 1455c LP-1455c.
- Sinclair, T.R., Vadez, V., 2002. Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. *Plant Soil.* doi:10.1023/A:1020624015351
- Sjakste, T.G., Rashal, I., Röder, M.S., 2003. Inheritance of microsatellite alleles in pedigrees of Latvian barley varieties and related European ancestors. *Theor. Appl. Genet.* 106, 539–49. doi:10.1007/s00122-002-1045-7
- Skov Kristensen, P., Dockter, C., Lundqvist, U., Lu, Q., Gregersen, P.L., Thordal-Christensen, H., Hansson, M., 2016. Genetic mapping of the barley lodging resistance locus Erectoides-k. *Plant Breed.* 135, 420–428. doi:10.1111/pbr.12377
- Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist 's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117–128. doi:10.1111/j.1744-7348.2003.tb00237.x
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1997. Phyllochron in wheat as affected by photoperiod under two temperature regimes. *Aust. J. Plant Physiol.* 24, 151–158. doi:10.1071/PP96021
- Smedegård-Petersen, V., 1977. Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of net-spot blotch of barley. *Physiol. Plant Pathol.* 10. doi:10.1016/0048-4059(77)90024-8
- Smeeckens, S., 2000. Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 49–81. doi:10.1146/annurev.arplant.51.1.49
- Song, Y., Jane, J., 2000. Characterization of barley starches of waxy, normal, and high amylose varieties. *Carbohydr. Polym.* 41, 365–377. doi:10.1016/S0144-8617(99)00098-3
- Sparla, F., Falini, G., Botticella, E., Pirone, C., Talamè, V., Bovina, R., Salvi, S., Tuberosa, R., Sestili, F., Trost, P., 2014. New starch phenotypes produced by TILLING in barley. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0107779
- Steffenson, B.J., Leonard, K.J., Bushnell, W.R., 2003. Fusarium head blight of barley: impact, epidemics, management, and strategies for identifying and utilizing genetic resistance. *Fusarium head blight wheat barley* 241–295.
- Stracke, S., Börner, A., 1998. Molecular mapping of the photoperiod response gene ea7 in barley. *Theor. Appl. Genet.* 97, 797–800. doi:10.1007/s001220050958
- Stracke, S., Haseneyer, G., Veyrieras, J.-B., Geiger, H.H., Sauer, S., Graner, A., Piepho, H.-P., 2009. Association mapping reveals gene action and interactions in the determination of flowering time in barley. *Theor. Appl. Genet.* 118, 259–273.
- Struss, D., Plieske, J., 1998. The use of microsatellite markers for detection of genetic diversity in barley populations. *TAG Theor. Appl. Genet.* doi:10.1007/s001220050900
- Sullivan, P., Arendt, E., Gallagher, E., 2013. The increasing use of barley and barley by-products in the production of healthier baked goods. *Trends Food Sci. Technol.* 29, 124–134. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.tifs.2012.10.005
- Swanston, J.S., 1995. Effects on barley grain size, texture and modification during malting

- associated with three genes on chromosome 1. *J. Cereal Sci.* 22, 157–161.  
doi:10.1016/0733-5210(95)90045-4
- Takahashi, R., Hayashi, J., 1964. Linkage study of two complementary genes for brittle rachis in barley. *Berichte des Ohara Instituts für Landwirtsch. Biol. Okayama Univ.* 12, 99–105.
- Takashi, R., Yasuda, S., 1971. Genetics of earliness and growth habit in barley, in: *Barley Genetics II*. pp. 388–408.
- Takeda, K., 2004. Inheritance of the Fusarium head blight resistance in barley, in: *Proceedings of the 9th International Barley Genetics Symposium, Brno, Czech Republic*. pp. 302–307.
- Takeda, K., 1990. Selection response and parent-offspring correlation of the resistance to Fusarium head blight in barley. *Japanese J. Breed.* 40, 91–101.
- Taketa, S., Amano, S., Tsujino, Y., Sato, T., Saisho, D., Kakeda, K., Nomura, M., Suzuki, T., Matsumoto, T., Sato, K., Kanamori, H., Kawasaki, S., Takeda, K., 2008. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 4062–4067.  
doi:10.1073/pnas.0711034105
- Taketa, S., Awayama, T., Amano, S., Sakurai, Y., Ichii, M., 2006. High-resolution mapping of the nud locus controlling the naked caryopsis in barley. *Plant Breed.* 125, 337–342.  
doi:10.1111/j.1439-0523.2006.01207.x
- Taketa, S., Kikuchi, S., Awayama, T., Yamamoto, S., Ichii, M., Kawasaki, S., 2004. Monophyletic origin of naked barley inferred from molecular analyses of a marker closely linked to the naked caryopsis gene (nud). *Theor. Appl. Genet.* 108, 1236–1242.  
doi:10.1007/s00122-003-1560-1
- Tan, L., Li, X., Liu, F., Sun, X., Li, C., Zhu, Z., Fu, Y., Cai, H., Wang, X., Xie, D., Sun, C., 2008. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat. Genet.* 40, 1360–1364. doi:10.1038/ng.197
- Tautz, D., Renz, M., 1984. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Res.* 12, 4127–4138. doi:10.1093/nar/12.10.4127
- Tenaillon, M.I., Sawkins, M.C., Long, A.D., Gaut, R.L., Doebley, J.F., Gaut, B.S., 2001. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.). *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98, 9161–9166. doi:10.1073/pnas.151244298
- Teulat, B., Merah, O., Souyris, I., This, D., 2001. QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor. Appl. Genet.* 103, 774–787. doi:10.1007/s001220100619
- Thomas, W.T.B., Powell, W., Swanston, J.S., 1991. The Effects of Major Genes on Quantitatively Varying Characters in Barley .4. the Gpert and Denso Loci and Quality Characters. *Heredity (Edinb)*. 66, 381–389. doi:10.1038/hdy.1991.48
- Thormann, I., Reeves, P., Reilley, A., Engels, J.M.M., Lohwasser, U., Börner, A., Pillen, K., Richards, C.M., 2016. Geography of Genetic Structure in Barley Wild Relative *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* in Jordan. *PLoS One* 11, e0160745.
- Tyagi, K., Kumar, U., Prasad, L.C., Nandan, R., Chand, R., Joshi, A.K., 2007. Inheritance and identification of RAPD markers for resistance to spot blotch of barley caused by *Cochliobolus sativus* L. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 67, 309–314.
- Tyagi, S., Mir, R.R., Kaur, H., Chhuneja, P., Ramesh, B., Balyan, H.S., Gupta, P.K., 2014. Marker-assisted pyramiding of eight QTLs/genes for seven different traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breed.* 34, 167–175.
- Timonova, E.M., Leonova, I.N., Röder, M.S., Salina, E.A., 2013. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breed.* 31, 123–136.
- Todorovska, E., Trifonova, A., Atanassov, A., 2003. Genetic diversity among elite Bulgarian barley varieties evaluated by RFLP and RAPD markers. *Euphytica* 129, 325–336.  
doi:10.1023/A:1022205000732
- Tondelli, A., Xu, X., Moragues, M., Sharma, R., Schnaithmann, F., Ingvarsen, C., Manninen,



- O., Comadran, J., Russell, J., Waugh, R., Schulman, A.H., Pillen, K., Rasmussen, S.K., Kilian, B., Cattivelli, L., Thomas, W.T.B., Flavell, A.J., 2013. Structural and temporal variation in genetic diversity of European spring two-row barley cultivars and association mapping of quantitative traits. *Plant Gen* 6, 1–14. doi:10.3835/plantgenome2013.03.0007
- Tonooka, T., Aoki, E., Yoshioka, T., Taketa, S., 2009. A novel mutant gene for (1-3, 1-4)- $\beta$ -D-glucanless grain on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7H. *Breed. Sci.* 59, 47–54. doi:10.1270/jsbbs.59.47
- Turner, A., Beales, J., Faure, S., Dunford, R.P., Laurie, D.A., 2005. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science* 310, 1031–4. doi:10.1126/science.1117619
- Turuspekov, Y., Abugalieva, S., Ermekbayev, K., Sato, K., 2014. Genetic characterization of wild barley populations (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) from Kazakhstan based on genome wide SNP analysis. *Breed. Sci.* 64, 399–403. doi:10.1270/jsbbs.64.399
- Ullrich, S.E., 2002. Genetics and breeding of barley feed quality attributes.
- Ullrich, S.E., Clancy, J.A., Del Blanco, I.A., Lee, H., Jitkov, V.A., Han, F., Kleinhofs, A., Matsui, K., 2008. Genetic analysis of preharvest sprouting in a six-row barley cross. *Mol. Breed.* 21, 249–259. doi:10.1007/s11032-007-9125-7
- Ullrich, S.E., Lee, H., Clancy, J.A., del Blanco, I.A., Jitkov, V.A., Kleinhofs, A., Han, F., Prada, D., Romagosa, I., Molina-Cano, J.L., 2009. Genetic relationships between preharvest sprouting and dormancy in barley. *Euphytica* 168, 331–345. doi:10.1007/s10681-009-9936-1
- Urrea, C.A., Horsley, R.D., Steffenson, B.J., Schwarz, P.B., 2002. Heritability of Fusarium head blight resistance and deoxynivalenol accumulation from barley accession CIho 4196. *Crop Sci.* 42, 1404–1408. doi:10.2135/cropsci2002.1404
- Van Berloo, R., Stam, P., 1998. Marker-assisted selection in autogamous RIL populations: A simulation study. *Theor. Appl. Genet.* 96, 147–154. doi:10.1007/s001220050721
- Varshney, R.K., Paulo, M.J., Grando, S., van Eeuwijk, F.A., Keizer, L.C.P., Guo, P., Ceccarelli, S., Kilian, A., Baum, M., Graner, A., 2012. Genome wide association analyses for drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *F. Crop. Res.* 126, 171–180. doi:10.1016/j.fcr.2011.10.008
- Visscher, P.M., Hill, W.G., Wray, N.R., 2008. Heritability in the genomics era — concepts and misconceptions. *Nat. Rev. Genet.* 9, 255–266. doi:10.1038/nrg2322
- von Bothmer R, Jacobsen N, Baden C, Jørgensen RB, L.-L.I., 1991. An ecogeographical study of the genus *Hordeum*. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.
- Von Zitzewitz, J., Cuesta-Marcos, A., Condon, F., Castro, A.J., Chao, S., Corey, A., Filichkin, T., Fisk, S.P., Gutierrez, L., Haggard, K., 2011. The genetics of winterhardiness in barley: perspectives from genome-wide association mapping. *Plant Genome* 4, 76–91.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Lee, T. Van De, Hornes, M., Friters, A., Pot, J., Paleman, J., Kuiper, M., Zabeau, M., 1995. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res.* 23, 4407–4414. doi:10.1093/nar/23.21.4407
- Walker-Simmons, M., 1987. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol.* 84, 61–66. doi:10.1104/pp.84.1.61
- Wallwork, H., 2000. Cereal root and crown diseases. Grains Research and Development Corporation.
- Wang, G., Schmalenbach, I., von Korff, M., Léon, J., Kilian, B., Rode, J., Pillen, K., 2010. Association of barley photoperiod and vernalization genes with QTLs for flowering time and agronomic traits in a BC2DH population and a set of wild barley introgression lines. *Theor. Appl. Genet.* 120, 1559–1574. doi:10.1007/s00122-010-1276-y
- Wang, Y., Harding, S.E., Tosh, S.M., Jones, P.J., Ames, N.P., 2013. Barley beta-glucan consumption decreases serum cholesterol level and increases 7 alpha-hydroxy-4-cholesten-3-one level in hypercholesterolemic adults. *FASEB J.* 27, 1011–1078.

- Wang, J., Zhang, G., Chen, J., Wu, F., 2004. The changes of  $\beta$ -glucan content and  $\beta$ -glucanase activity in barley before and after malting and their relationships to malt qualities. *Food Chem.* 86, 223–228. doi:10.1016/j.foodchem.2003.08.020
- Wang, M., Jiang, N., Jia, T., Leach, L., Cockram, J., Waugh, R., Ramsay, L., Thomas, B., Luo, Z., 2012. Genome-wide association mapping of agronomic and morphologic traits in highly structured populations of barley cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 124, 233–246. doi:10.1007/s00122-011-1697-2
- Washington, J.M., Box, A., Karakousis, A., Barr, A.R., 2000. Developing Waxy Barley Cultivars for Food, Feed and Malt, in: *Barley Genetics VIII*. pp. 303–306.
- Waugh, R., Jannink, J.L., Muehlbauer, G.J., Ramsay, L., 2009. The emergence of whole genome association scans in barley. *Curr. Opin. Plant Biol.* doi:10.1016/j.pbi.2008.12.007
- Weerasena, J.S., Steffenson, B.J., Falk, A.B., 2004. Conversion of an amplified fragment length polymorphism marker into a co-dominant marker in the mapping of the Rph15 gene conferring resistance to barley leaf rust, *Puccinia hordei* Otth. *Theor. Appl. Genet.* 108, 712–719. doi:10.1007/s00122-003-1470-2
- Weibull, J., Walther, U., Sato, K., Habekuß, A., Kopahnke, D., Proeseler, G., 2003. Diversity in resistance to biotic stresses. *Dev. Plant Genet. Breed.* 7, 143–178.
- Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak, K.J., Rafalski, J.A., Tingey, S. V., 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.* 18, 6531–6535. doi:10.1093/nar/18.22.6531
- Wolfe, M.S., Baresel, J.P., Desclaux, D., Goldringer, I., Hoad, S., Kovacs, G., Löschenberger, F., Miedaner, T., Østergård, H., Lammerts Van Bueren, E.T., 2008. Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica* 163, 323–346. doi:10.1007/s10681-008-9690-9
- Wolfe, M.S., Baresel, J.P., Desclaux, D., Goldringer, I., Hoad, S., Kovacs, G., Löschenberger, F., Miedaner, T., Østergård, H., van Bueren, E.T., 2008. Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica* 163, 323–346. doi:10.1007/s10681-008-9690-9
- Wolter, M., Hollricher, K., Salamini, F., Schulze-Lefert, P., 1993. The mlo resistance alleles to powdery mildew infection in barley trigger a developmentally controlled defence mimic phenotype. *MGG Mol. Gen. Genet.* 239, 122–128. doi:10.1007/BF00281610
- Worthington, M., Reberg-Horton, C., 2013. Breeding Cereal Crops for Enhanced Weed Suppression: Optimizing Allelopathy and Competitive Ability. *J. Chem. Ecol.* 39, 213–231. doi:10.1007/s10886-013-0247-6
- Xin, X., Qin, S., Zhang, J., Zhu, A., Yang, W., Zhang, X., 2017. Yield, phosphorus use efficiency and balance response to substituting long-term chemical fertilizer use with organic manure in a wheat-maize system. *F. Crop. Res.* 208, 27–33. doi:10.1016/j.fcr.2017.03.011
- Xu, G., Fan, X., Miller, A.J., 2012. Plant Nitrogen Assimilation and Use Efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.* 63, 153–182. doi:10.1146/annurev-arplant-042811-105532
- Xu, Y., Crouch, J.H., 2008. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. *Crop Sci.* doi:10.2135/cropsci2007.04.0191
- Xu, S., 2003. Estimating polygenic effects using markers of the entire genome. *Genetics* 163, 789–801.
- Xu, Z., Zou, F., Vision, T.J., 2005. Improving quantitative trait loci mapping resolution in experimental crosses by the use of genotypically selected samples. *Genetics* 170, 401–408. doi:10.1534/genetics.104.033746
- Xue, Y., Chu, L., 2015. A rapid identification of barley varieties using DNA-AFLP. *J. Inst. Brew.* 121, 496–501.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415–421. doi:10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x
- Zakhrabekova, S., Gough, S.P., Braumann, I., Müller, A.H., Lundqvist, J., Ahmann, K., Dockter, C., Matyszczyk, I., Kurowska, M., Druka, A., Waugh, R., Graner, A., Stein, N.,

- Steuernagel, B., Lundqvist, U., Hansson, M., 2012. Induced mutations in circadian clock regulator *Mat-a* facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 4326–4331. doi:10.1073/pnas.1113009109
- Zhang, B., Ye, W., Ren, D., Tian, P., Peng, Y., Gao, Y., Ruan, B., Wang, L., Zhang, G., Guo, L., Qian, Q., Gao, Z., 2015. Genetic analysis of flag leaf size and candidate genes determination of a major QTL for flag leaf width in rice. *Rice (N. Y.)*. 8, 39. doi:10.1186/s12284-014-0039-9
- Zhang, F., Zhang, L., Deng, H.-W., 2009. A PCA-based method for ancestral informative markers selection in structured populations. *Sci. China Ser. C Life Sci.* 52, 972–976. doi:10.1007/s11427-009-0128-y
- Zhang, H., Xu, W., Wang, H., Hu, L., Li, Y., Qi, X., Zhang, L., Li, C., Hua, X., 2014. Pyramiding expression of maize genes encoding phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) and pyruvate orthophosphate dikinase (PPDK) synergistically improve the photosynthetic characteristics of transgenic wheat. *Protoplasma* 251, 1163–1173.
- Zhang, J., 2000. Inheritance of agronomic traits from the Chinese barley dwarfing gene donors Xiaoshan Lixiahuang and Cangzhou Luodamai. *Plant Breed* 119. doi:10.1046/j.1439-0523.2000.00543.x
- Zhang, J., Song, Q., Cregan, P.B., Jiang, G.-L., 2016. Genome-wide association study, genomic prediction and marker-assisted selection for seed weight in soybean (*Glycine max*). *Theor. Appl. Genet.* 129, 117–130.
- Zhang, J., Zhang, W.X., 2003. Tracing sources of dwarfing genes in barley breeding in China. *Euphytica* 131. doi:10.1023/A:1023955131523
- Zhao, K., Aranzana, M.J.M.J., Kim, S., Lister, C., Shindo, C., Tang, C., Toomajian, C., Zheng, H., Dean, C., Marjoram, P., Nordborg, M., 2007. An Arabidopsis example of association mapping in structured samples. *PLoS Genet.* 3, 0071–0082. doi:10.1371/journal.pgen.0030004
- Zhao, X., Tan, G., Xing, Y., Wei, L., Chao, Q., Zuo, W., Lübberstedt, T., Xu, M., 2012. Marker-assisted introgression of *qHSR1* to improve maize resistance to head smut. *Mol. Breed.* 30, 1077–1088.
- Zhu, H., Gilchrist, L., Hayes, P., Kleinhofs, A., Kudrna, D., Liu, Z., Prom, L., Steffenson, B., Toojinda, T., Vivar, H., 1999. Does function follow form? Principal QTLs for *Fusarium* head blight (FHB) resistance are coincident with QTLs for inflorescence traits and plant height in a doubled-haploid population of barley. *Theor. Appl. Genet.* 99, 1221–1232. doi:10.1007/s001220051328
- Zikeli, S., Deil, L., Möller, K., 2017. The challenge of imbalanced nutrient flows in organic farming systems: A study of organic greenhouses in Southern Germany. *Agric. Ecosyst. Environ.* 244, 1–13. doi:10.1016/j.agee.2017.04.017
- Zohary, D., Hopf, M., 2000. *Domestication of Plants in the Old World*. third ed. Univ. Press. Oxford 531, 206. doi:10.1517/17425247.2013.856877.Intranasal

## Pielikumi

**1. pielikums. Populācijās pop\_LV un pop\_BIO iekļauto miežu paraugu raksturojums.**

<b>Parauga nosaukums</b>	<b>Izcelsme</b>	<b>Graudu veids</b>	<b>Izcelses valsts</b>	<b>Vārpa tips</b>	<b>Šķirnes reģistrācijas gads</b>	<b>Populācijas</b>
<b>12811</b>	Austris/Danuta	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>12819</b>	Madelon/Abava	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>12820</b>	Auriga/Kristaps	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>12825</b>	Riviera/Comatry//Austris	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>1012786-41</b>	814280-15/754277-27	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>1079488-45</b>	75615-73/827580-15//8993	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>1163691-34</b>	Kvant/9024	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>1263098-13</b>	1096689-33/1187292-26	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>1267199-30</b>	Candice/1181092-12//Candice	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>1271100-26</b>	SB 90201/Bor 94149	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>1272500-36</b>	SV 86107/Manič 459	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>1273300-50</b>	Margit/9089	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>250 (PI436150)</b>		Plēkšņainie	Čīle	divkanšu		pop_BIO
<b>3280.14.1.4</b>		Plēkšņainie	Igaunija	divkanšu		pop_BIO
<b>69 (Clho11319)</b>		Plēkšņainie	Apvienotā Karaliste	divkanšu		pop_BIO
<b>718676-19</b>	602969-5/Mirena	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>743/09</b>	Maaren/Justina	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>754277-27</b>	Rupal/k-21874//Ofir	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>768678-28</b>	76-34/Ofir//Nadja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO

<b>797877-39</b>	76-34/k-21874//Ofir	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>813380-13</b>	641572-1/Romana	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>827580-15</b>	662573-7/Keg	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>Abava</b>	Mari/Elsa//Domen	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1980	pop_LV, pop_BIO
<b>Agra</b>	Priekulu 1/Otra	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1984	pop_LV, pop_BIO
<b>Alsa</b>	Mirena/mutant fom Gintariniai//Abava/Emir	Plēkšņainie	Lietuva	divkanšu	1996	pop_BIO
<b>Annabell</b>	Henni/Krona	Plēkšņainie	Vācija	divkanšu	1999	pop_BIO
<b>Anni</b>	Lola/Liisa	Plēkšņainie	Igaunija	divkanšu	1980	pop_BIO
<b>Ansis</b>	Jarek/Taifun	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2001	pop_LV, pop_BIO
<b>Aura</b>		Plēkšņainie	Lietuva	divkanšu		pop_BIO
<b>B-93</b>	Rūja/Imula	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>Balga</b>	Gunilla/KM-1192	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1995	pop_LV, pop_BIO
<b>Betzes</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Bor 88377</b>		Plēkšņainie	Somija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ12-63</b>	Primus/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ12-83</b>	Primus/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ12-86</b>	Primus/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ12-93</b>	Primus/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ14-12</b>	Anni/Dziugiai	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ14-90</b>	Anni/Dziugiai	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>BZ14-99</b>	Anni/Dziugiai	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>Camila</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Daghestanicum</b>		Kailgraudu	Apvienotā Karaliste	divkanšu		pop_BIO
<b>Danuta</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO

<b>Divosnoje</b>		Plēkšņainie	Baltkrievija	divkanšu		pop_BIO
<b>Druvis</b>	Dobrij/HVS 115440	Plēkšņainie	Latvija	daudzkanšu	1999	pop_LV, pop_BIO
<b>Dzintars</b>	Selection from Latvian local (Vidzeme)	Plēkšņainie	Latvija	daudzkanšu	1930	pop_LV, pop_BIO
<b>Dziugiai</b>		Plēkšņainie	Lietuva	divkanšu		pop_BIO
<b>Eunova</b>		Plēkšņainie	Austrija	divkanšu		pop_BIO
<b>G-131(Austris)</b>	Ansis/WW8208	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>Gāte</b>	Emir/2*Nadja//HE-497/Hadmersleben 70197/70	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2000	pop_LV, pop_BIO
<b>Golf</b>	Armelle/Lud//Luke	Plēkšņainie	Apvienotā Karaliste	divkanšu	1986	pop_BIO
<b>H 130</b>	Filippa/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>Heils Hanna</b>		Plēkšņainie	Čehija	divkanšu		pop_BIO
<b>Hellana</b>		Plēkšņainie	Austrija	divkanšu		pop_BIO
<b>Heris</b>		Plēkšņainie	Čehija	divkanšu		pop_BIO
<b>Iakub</b>		Plēkšņainie	Baltkrievija	divkanšu		pop_BIO
<b>Idumeja</b>	Imula/Ida	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2003	pop_LV, pop_BIO
<b>Ilga</b>	KM-1192/Hadmersleben 70197/70	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1983	pop_LV, pop_BIO
<b>Imula</b>	Abava/2*Akka	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1990	pop_LV, pop_BIO
<b>Inari</b>		Plēkšņainie	Somija	divkanšu	1994	pop_BIO
<b>Justina</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Klinta</b>	Torkel/CF-42	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1998	pop_LV, pop_BIO
<b>Kombainieris</b>	Maja/Talsu local	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1955–1977	pop_LV, pop_BIO
<b>Kristaps</b>	CF 79502/902383-48	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2006	pop_LV, pop_BIO
<b>L-2295</b>	Gāte/KM-1192	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO

<b>L-2544</b>	Nancy/Dina	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>L-2630</b>	Luna/Rasa	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>L-2735</b>	Ida/Sv.8329	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>L-2985.1</b>	L-2025/L-2233 (Imula/Ida, St12128/Athos2/IdaA?)	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>L-3101</b>	Linga/Run8/453//Linga	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>L24</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Latvijas Vietējie</b>	Latvian local landrace	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO
<b>Lawina</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Leeni</b>		Plēkšņainie	Igaunija	divkanšu		pop_BIO
<b>Linga</b>	Gunilla/KM-1192	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1990	pop_LV, pop_BIO
<b>Lysiba</b>	Lamba/SJ 900691	Plēkšņainie	Dānija	divkanšu	1997	pop_BIO
<b>M9</b>		Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>Maaren</b>		Plēkšņainie	Zviedrija	divkanšu		pop_BIO
<b>Malva</b>	STN8142/STN7542	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2001	pop_LV, pop_BIO
<b>Mik 1</b>		Plēkšņainie	Krievija	divkanšu		pop_BIO
<b>No.51</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>No.79</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Nuevo</b>		Plēkšņainie	Dānija	divkanšu		pop_BIO
<b>Otira</b>	Bartok/SJ 930331	Plēkšņainie	Dānija	divkanšu		pop_BIO
<b>Pallas</b>	Mutation selected from X-ray treated Bonus	Plēkšņainie	Zviedrija	divkanšu	1958	pop_BIO
<b>Peggy</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Pervonez</b>		Plēkšņainie	Ukraina	divkanšu		pop_BIO
<b>PR-3005</b>	Baronesse/L-2380 (Ww7291/Dina)	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV, pop_BIO



<b>PR-3134</b>	Rūja/Baronesse// Baronesse/Ida	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3223</b>	Alexis/Sencis//Sencis	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3245</b>	97B741sex msg6/Thuringa//Gāte	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3282</b>	Ivana/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3297</b>	Lysimax/Linga/#112	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3300</b>	Tolar//Linga/#112	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3351</b>	Lysimax/Linga	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3474</b>	Abava/Sw1290//L-2421	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3475</b>	Abava/Sw1290//L-2421	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3512</b>	Linus/Annabell//L-2421 (Rūja/Bingo)	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3515</b>	Mette/Tolar	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3518</b>	L-2905/L-2503 (Dina/Run,Gastiņec/Imula)	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3520</b>	Ivana/Idumeja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3522</b>	Sencis//P3 645 C/L-2233	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3527</b>	Abava/Sw1290//L-2421	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3528</b>	Filippa/McGwire//Kristaps	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3537</b>	Merlin/Linga//Sencis	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV, pop_BIO
<b>PR-3605</b>	Rūja/Prestige/3/L-2233//Linus/Annabell	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3636</b>	Rubiola/L-2735 Un8?	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3749</b>	CIMMYT48/Richard	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-3885</b>	Danuta/L-3105 (Latv.viet/Ww) mlo11	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO

<b>PR-4115</b>	Tunika/L-3118 mlo11	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4121</b>	Tunika/L-3118 mlo11	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4144</b>	Rubiola/L-3118 mlo11	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4181</b>	Hydrogen/H-155	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4362</b>	Abava/Gainer//Nordus mlo11	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4368</b>	Abava/Gainer//Nordus mlo11	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4760</b>	Richard/Peggy	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4803</b>	Ansis/Dziugiai B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4810</b>	Rubiola/L-3118BB	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4812</b>	Rubiola/L-3118 BB mlo11	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4814</b>	Danuta/L-3008//Rubiola BB	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4822</b>	Abava/Annabell BZ	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4832</b>	Latvijas vietējie/Inari BB	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-4835</b>	Rubiola/L-2735	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5105</b>	Rubiola/L-3118//Millena/L-2901 B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5108</b>	Rubiola/L-3118//L-91 mlo11	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5109</b>	Roxane/Danuta//Idumeja/3/L-47	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5112</b>	Lawina/3/Silky/CIMMYT-120//Milton	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5117</b>	Rubiola/L-3118//L-2985 B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5127</b>	Rubiola/L-3118//Australian Early B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5131</b>	Rubiola/L-3101//L-3005 B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5135</b>	Abava/Annabell//Rubiola inf.F3	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5137</b>	Abava/Annabell//Rubiola	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>PR-5145</b>	Peggy/L-3118//Rubiola B	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_BIO
<b>Priekuļu 1</b>	Selection from Norwegian local varieties	Plēkšņainie	Latvija	daudzkanšu	1959 pop_LV, pop_BIO
<b>Priekuļu 60</b>	Tammi/2*(Talsu local/2*Maja)	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1972 pop_LV, pop_BIO
<b>Primus</b>	Selection from Plumage	Plēkšņainie	Zviedrija	divkanšu	1901 pop_BIO

<b>Rasa</b>	Frankengold/KM-R-54/72	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1996	pop_LV, pop_BIO
<b>Roxana</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Rubiola</b>	Rūja/Run8/458	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_BIO
<b>Rūja</b>	Abava//Kombainieris/Trumph	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1996	pop_LV, pop_BIO
<b>Sencis</b>	Rupal/Ofir//Torkel	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	2000	pop_LV, pop_BIO
<b>Steffi</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Stendes</b>	Drost/Maja	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	1972	pop_LV, pop_BIO
<b>SZD 4748</b>		Plēkšņainie	Austrija	divkanšu		pop_BIO
<b>Thuringia</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Tocada</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Ula</b>	Roland/CA33787	Plēkšņainie	Lietuva	divkanšu	1996	pop_BIO
<b>V-08-83</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Vada</b>		Plēkšņainie	Nīderlande	divkanšu		pop_BIO
<b>Vairogs</b>	Selection from Priekulu local	Plēkšņainie	Latvija	daudzkanšu	1930–1971	pop_LV, pop_BIO
<b>Verena</b>		Plēkšņainie	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>Vienna</b>		Plēkšņainie	Austrija	divkanšu	2007	pop_BIO
<b>ZNCF</b>		Kailgraudu	Vācija	divkanšu		pop_BIO
<b>12684</b> <sup>98.3</sup>	Rodeo/1156691-22	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>12687</b> <sup>99.2</sup>	Ilga/Meltan	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>7186</b> <sup>76-19</sup>	602969-5/Mirena	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>7200</b> <sup>76-34</sup>	Nadja/Ofir	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>7381</b> <sup>77-41</sup>	Luč/Effendi	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>7429</b> <sup>77-10</sup>	Abava/Effendi	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>8038</b> <sup>77-15</sup>	Nadja/Vigdis	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV
<b>8286</b> <sup>80-15</sup>	662573-7/Keg	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu		pop_LV

<b>9016</b> <sub>83-48</sub>	France Gold/HE-R-54	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>9186</b> <sub>83-13</sub>	722077-10/Plenum	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L13</b>	CDC MCGwire/Idumeja	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L14</b>	Merlin/Linga//Sencis	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-2233</b>	St12128/Athos2//Ida/A?	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-2332</b>	Marrison/Gastiņec	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-2406</b>	KM-1192/Abava	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-2529</b>	Gāte/KM-1192	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-2532</b>	Helios/L-421//Teele/L-421	Plēkšņainie	Latvija	daudzkanšu	pop_LV
<b>L-3008</b>	Rūja/Baronesse	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>L-400</b>		Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3274</b>	L-2233//Linus/Annabell	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3335</b>	Rūja/Prestige	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3345</b>	Lysimax/Kristaps	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3348</b>	Lysimax/Kristaps	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3351</b>	Lysimax/Linga	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3353</b>	Lysimax/Linga	Plēkšņainie	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3414</b>	Filippa/McGwire	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3415</b>	Filippa/McGwire	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3416</b>	Filippa/McGwire	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3421</b>	SW 1290/Gainer	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3438</b>	Merlin/Linga	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3440</b>	Merlin/Linga	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3448</b>	Merlin/Linga//Sencis	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3464</b>	Linus/Annabell// Sencis/Dawn	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3467</b>	Linus/Annabell// Sencis/Dawn	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3473</b>	Abava/SW 1290	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3487</b>	Rūja/KM 2001	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3494</b>	Sw 1291/L-2964	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3534</b>	Sw 1291/L-2964 (L-1885/Ula)	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV
<b>PR-3807</b>	SW1291/3/Tolar//Linga/CIMMYT 112	Kailgraudu	Latvija	divkanšu	pop_LV

2. pielikums VPLSI 2007.-2009. gadā pielietotā agrotehnika

Agrotehniskais elements	2007. gads		2008. gads		2009. gads	
Priekšaugi	kartupeļi		kartupeļi		kartupeļi	
Augsnes raksturojums	Velēnpodzelētā glejauksne, granulometriskais saturs - smilšmāls		Velēnpodzolēta, granulometriskais sastāvs smilšmāls		Velēnu podzolētā, glejotā, granulometriskais sastāvs - smilšmāls	
Augsnes apstrāde	šļūkšana	13.04	šļūkšana	23.04	šļūkšana	22.04
	kultivēšana	25.04	kultivēšana	24.04	kultivēšana	27.04
Mēslojums	N18P19K15+12S, norma 450 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N-81, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -40.5, K <sub>2</sub> O - 67.8)		N18P9K15, norma 450 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N-81, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -40.5, K <sub>2</sub> O - 67.5)	23.04	N6P15K30, norma 350 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N-80, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -52, K <sub>2</sub> O - 105)	27.04
Sēja	26-29.04		26.- 29.04		28.04-01.05.	
Nezāļu ierobežošana	Granstars Prēmija 15g ha <sup>-1</sup> , Primus 60g ha <sup>-1</sup>	25.05	Sekators 0.15 l ha <sup>-1</sup> , Kemivets 200 ml ha <sup>-1</sup>	30.05	Sekators 0.15 l ha <sup>-1</sup> ,	09.05
Novākšana	4. - 25.08		12.08- 05. 09		kombains 'Hege 140'	10.08.- 26.08.

3. pielikums. Pielietotā agrotehnika Valsts Stendes graudaugu selekcijas institūtā, 2007.-2009. g.

Agrotehniska is elements	2007. gads		2008. gads		2009. gads	
<b>Priekšaugi</b>	kartupeļi		kartupeļi		kartupeļi	
<b>Augsnes apstrāde</b>	šļūkšana	02.04	šļūkšana	05.04	šļūkšana	07.04
	kultivēšana	20.04	kultivēšana	24.04	kultivēšana	26.04
<b>Mēslojums</b>	N17P10K14+12S, norma 470 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N-80, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -47, K <sub>2</sub> O – 66, S –56)	19.04	N17P10K14+12S, norma 470 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N- 80, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -47, K <sub>2</sub> O – 66, S – 56)	23.04	N17P10K14+12S, norma 470 kg ha <sup>-1</sup> (tīrv. kg ha <sup>-1</sup> : N-80, P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -47, K <sub>2</sub> O – 66, S –56)	25.04
<b>Sēja</b>	sējmašīna ‘Hege 80’	22.04	sējmašīna ‘Hege 80’	26.04		28.05
<b>Nezāļu ierobežošana</b>	Granstars Prēmija 50 š.g. (metil-tribenurons, 500 g kg <sup>-1</sup> ) 8 g ha <sup>-1</sup>	22.05	Mustangs s.e. (florasulams, 6.25 g l <sup>-1</sup> ; 2.4-D etil-heksil estera formā, 300 g l <sup>-1</sup> ) – 0.5 l ha <sup>-1</sup>	21.05	Mustangs s.e. (florasulams, 6.25 g l <sup>-1</sup> ; 2.4-D etil-heksil estera formā, 300 g l <sup>-1</sup> ) – 0.5 l ha <sup>-1</sup>	25.05
<b>Novākšana</b>	kombains ‘Hege 140’	15.08	kombains ‘Hege 140’	20.08	kombains ‘Hege 140’	17.08

4. pielikums. 2010. gadā VPLSI pielietotā agrotehnika

Vieta	Priekuļi, bioloģiskā augseka	Priekuļi, selekcijas augseka	Priekuļi, agrotehnikas augseka	Bioloģiskā z/s „Pinderes”
Saimniekošanas sistēma	Bioloģiskā	Konvencionālā	Konvencionālā	Bioloģiskā
Saīsinātais vietas apzīmējums	B	K	A	Z
Priekšaugšs	zirņi zaļmēslojumam	kartupeļi		Daudzgadīgie zālaugi
Laučiņa lielums	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>
Augsnes tips	Pv	Pv	Pv	Pv
Augsnes sastāvs	mS	mS	mS	mS
pH KCl	5.7	5.5	5.6	6.5
Organiskās vielas saturs, %	2.8	2.6	2.8	3.5
N augsnē atbilstoši trūdvielu saturam kg ha <sup>-1</sup>	75.6	70.2	75.6	94.5
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , mg kg <sup>-1</sup>	111	100	115	265
K <sub>2</sub> O, mg kg <sup>-1</sup>	144	132	159	173
Augsnes apstrāde	Arts rudenī, pavasarī šļūkts un kultivēts 2 reizes	Arts rudenī, pavasarī šļūkts un pirms sējas kultivēts	Arts iepriekšējā gada rudenī, pavasarī šļūkts, pirms sējas kultivēts	Arts iepriekšējā gada rudenī, pirms sējas kultivēts
Mēslojums kg ha <sup>-1</sup>	-	N 81 P 48 K 84	N 81, P 48 K 84	-
Sējas datums	21. aprīlī	30. aprīlī	3. maijā	19. aprīlī
Izsējas norma, dīgstošī graudi uz m <sup>2</sup>	400	400	400	400
Lietotie AAL	-	Herbicīds <i>Sekators OD</i> 27.05. Insekticīds <i>Karatē Zeons</i> 5 m.s. 11.06.	Herbicīds <i>Sekators OD</i> , 27.05. Insekticīds <i>Karatē Zeons</i> 5 m.s. 11.06.	-
Ražas novākšana	30. jūlijā	10.-12. augustā	17. augustā	3. augustā

5. pielikums. 2011. gadā VPLSI pielietotā agrotehnika

Vieta	Priekuļi, bioloģiskā augseka	Priekuļi, selekcijas augseka	Priekuļi, agrotehnikas augseka	Bioloģiskā z/s „Pinderes”
Saimniekošanas sistēma	Bioloģiskā	Konvencionālā	Konvencionālā	Bioloģiskā
Saīsinātais vietas apzīmējums	B	K	A	Z
Priekšaugšs	zirņi zaļmēslojumam	kartupeļi	kartupeļi	Daudzgadīgie zālaugi
Laučiņa lielums	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>
Augsnes tips	Pv	Pv	Pv	Pv
Augsnes sastāvs	mS	mS	sM	mS
pH KCl	5.4	5.4	4.5	6.6
Organiskās vielas saturs, %	2.1	3.0	2.3	3.0
N augsnē atbilstoši trūdvielu saturam kg ha <sup>-1</sup>	56.7	81.0	62.1	81.0
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , mg kg <sup>-1</sup>	116	187	200	394
K <sub>2</sub> O, mg kg <sup>-1</sup>	98	165	155	167
Augsnes apstrāde	Arts rudenī, pavasarī šļūkts un kultivēts 2 reizes	Arts rudenī, pavasarī šļūkts un pirms sējas kultivēts 2 reizes	Arts iepriekšējā gada rudenī, pavasarī šļūkts, pirms sējas kultivēts	Arts iepriekšējā gada rudenī, pirms sējas kultivēts
Mēslojums kg ha <sup>-1</sup>	-	N 83 P 45 K 75	N 83 P 45 K 75	-
Sējas datums	21. aprīlī.	27. aprīlī.	29. aprīlī	20. aprīlī
Izsējas norma, dīgstoši graudi uz m <sup>2</sup>	400	400	400	400
Lietotie AAL	-	Herbicīds <i>Sekators</i> OD 0.15 L ha <sup>-1</sup> , 03.06.	Herbicīds <i>Sekators</i> OD 0.15 L ha <sup>-1</sup> , 31.05. Insekticīds <i>Karatē Zeons 5 m.s.</i> 0.2 L ha <sup>-1</sup> , 31.05	-
Ražas novākšana	2. augustā	6. augustā	10. augustā	1. augustā



6. pielikums. 2012. gadā VPLSI pielietotā agrotehnika

Vieta	Priekuļi, bioloģiskā augseka	Priekuļi, selekcijas augseka	Priekuļi, sēklaudzēšanas augseka	Bioloģiskā z/s „Pinderes”
Saimniekošanas sistēma	Bioloģiskā (B)	Konvencionālā (K)	Konvencionālā (A)	Bioloģiskā (Z)
Priekšaugš	zirņi zaļ- mēslojumam	kartupeļi	kartupeļi	daudzgadīgie zālaugi
Lauciņa lielums	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>	3.7 m <sup>2</sup>
Augsnes tips	Pv	Pv	Pv	Pv
Augsnes sastāvs	mS	sM	sM	mS
pH KCl	5.7	5.7	5.4	5.6
Organiskās vielas saturs, %	2.3	2.7	1.7	2.3
N augsnē atbilstoši trūdvielu saturam kg ha <sup>-1</sup>	62.1	72.9	45.9	62.1
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , mg kg <sup>-1</sup>	160	264	166	171
K <sub>2</sub> O, mg kg <sup>-1</sup>	93	155	175	129
Augsnes apstrāde	Arts rudenī, pavasārī šļūkts un kultivēts 2 reizes, ecēts 4.maijā	Arts rudenī, pavasārī šļūkts un pirms sējas kultivēts 2 reizes	Arts rudenī, pavasārī šļūkts, pirms sējas kultivēts	Arts iepriekšējā gada rudenī, pirms sējas kultivēts
Mēslojums kg ha <sup>-1</sup>	-	N 80 P 10 K 75	N 15 P 30 K 45 Papildmēslojums 06.06. N 69, Lapu mēslojums Wuxal Top N 2 L ha <sup>-1</sup> 29.06.	-
Sējas datums	28. aprīlī	2.maijā	11.maijā	28. aprīlī
Izsējas norma	400	400	400	400
Lietotie AAL	-	Herbicīds <i>Sekators OD</i> 0.15 L ha <sup>-1</sup> , insekticīds <i>Decis 2.5 e.c.</i> 0.15 L ha <sup>-1</sup> , 31.05.	Herbicīds <i>Sekators OD</i> 0.15 L ha <sup>-1</sup> + <i>Estets 600 e.k.</i> 0.5 L ha <sup>-1</sup> 15.06.	-
Ražas novākšana	21. augustā	13.- 15. augustā	29. augustā	24. augustā

7. pielikums. VSGSI meteoroloģiskais raksturojums (Stendes HMS dati), 2007-2009.

Mēnesis	Gaisa vidējā temperatūra, °C						Nokrišņu summa, mm					
	Dekāde			Vidēji mēnesī	Norma	Norma +/-	Dekāde			Mēnesī	Norma	Norma %
	I	II	III				I	II	III			
2007. gads												
Aprīlis	1.7	6.5	6.8	<b>5.0</b>	4.3	0.7	3.1	35.0	7.3	<b>45.4</b>	37.0	122.7
Maijs	6.5	10.9	17.9	<b>11.8</b>	10.2	1.6	9.1	24.9	32.6	<b>66.6</b>	45.0	148.0
Jūnijs	17.7	16.1	15.3	<b>16.4</b>	14.2	2.2	1.7	11.0	29.6	<b>42.3</b>	57.0	74.2
Jūlijs	16.4	16.7	15.5	<b>16.2</b>	16.3	-0.1	35.1	12.0	57.4	<b>104.5</b>	87.0	120.1
Augusts	19.0	18.8	15.3	<b>17.7</b>	15.5	2.2	6.1	54.8	51.7	<b>112.6</b>	87.0	129.4
2008. gads												
Aprīlis	5.7	5.2	8.5	<b>6.5</b>	4.3	2.2	20.8	24.2	0.1	<b>45.1</b>	37.0	121.9
Maijs	10.5	8.6	11.5	<b>10.2</b>	10.2	0	2.9	13.2	0	<b>16.1</b>	45.0	35.7
Jūnijs	15.2	13.0	13.7	<b>14.0</b>	14.2	-0.2	0	49.1	22.9	<b>72.0</b>	57.0	126.3
Jūlijs	15.5	16.0	16.8	<b>15.9</b>	16.3	-0.4	35.7	58.4	1.5	<b>95.6</b>	87.0	109.8
Augusts	16.5	17.0	14.2	<b>15.9</b>	15.5	0.4	53.8	55.0	50.7	<b>159.5</b>	87.0	183.3
Septembris	13.8	8.1	9.5	<b>10.5</b>	11.4	-0.9	19.7	3.6	21.6	<b>44.9</b>	75.0	59.9
2009. gads												
Aprīlis	6.0	5.1	8.6	<b>6.6</b>	4.3	2.3	11.3	0.1	0.1	<b>11.5</b>	37.0	31.0
Maijs	10.2	9.7	13.1	<b>11.0</b>	10.2	0.8	5.8	6.0	17.0	<b>28.8</b>	45.0	64.0
Jūnijs	11.2	12.3	17.1	<b>13.5</b>	14.2	-0.7	46.7	46.8	0.8	<b>94.3</b>	57.0	165.4
Jūlijs	16.6	17.8	17.0	<b>17.1</b>	16.3	0.8	48.4	68.0	31.1	<b>147.5</b>	87.0	169.5
Augusts	16.9	15.1	15.1	<b>15.7</b>	15.5	0.2	0.1	81.6	1.7	<b>83.4</b>	87.0	95.8

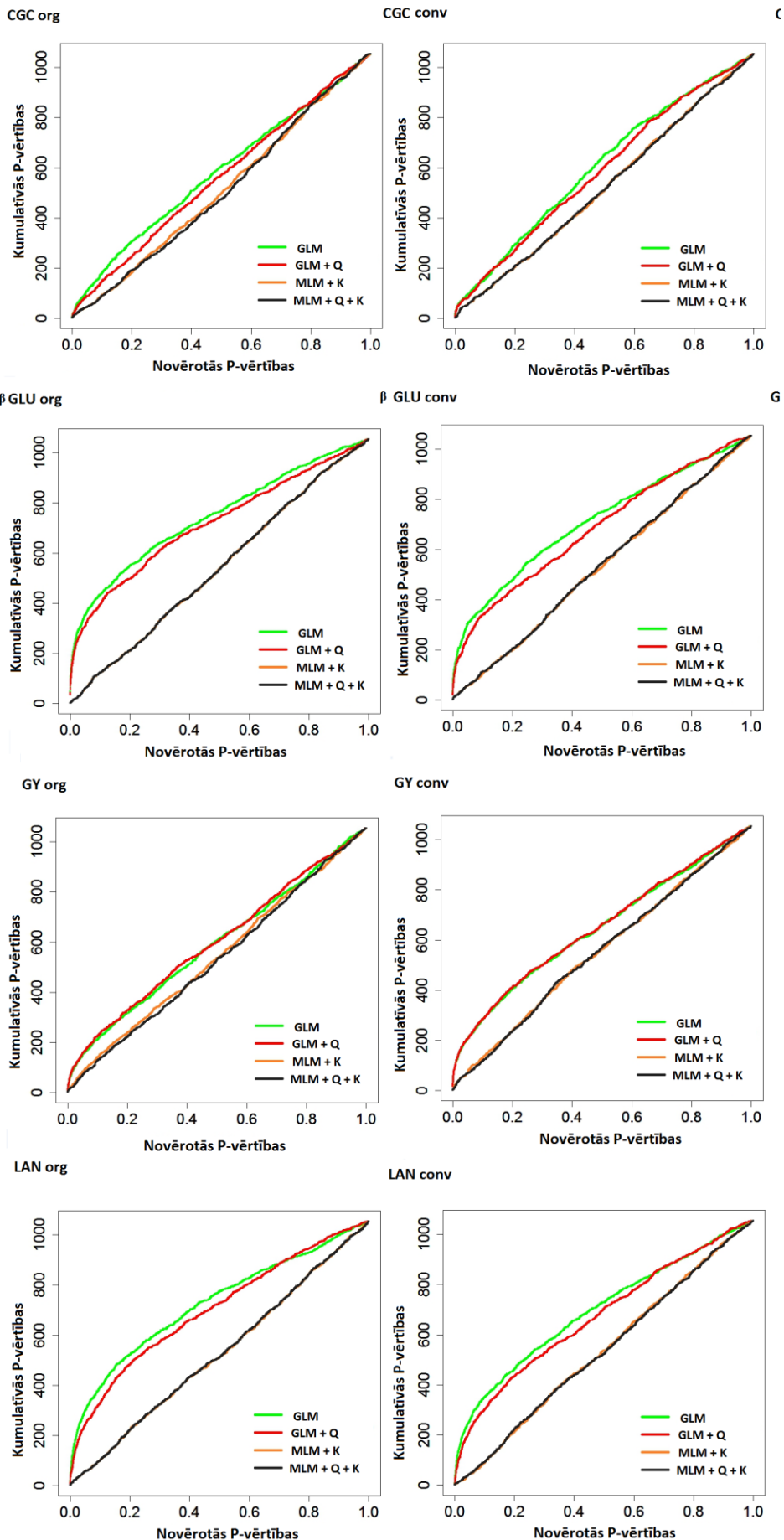
8. pielikums.VPLSI meteoroloģiskais raksturojums 2007.-2012. gadā (Priekuļu LVĢMD dati)

Mēnesis	Gaisa vidējā temperatūra, °C						Nokrišņu summa, mm					
	Dekāde			Vidēji mēnesī	Norma	Norma +/-	Dekāde			Mēnesī	Norma	Norma %
	I	II	III				I	II	III			
2007. gads												
Aprīlis	1.6	7.1	6.4	<b>5</b>	5.8	-0.8	3.3	17.5	16	<b>36.8</b>	35.6	93
Maijs	5.9	11.9	19.1	<b>12.3</b>	11.8	0.5	23.2	11.7	35.1	<b>70</b>	55.0	127
Jūnijs	18.3	16.1	15.5	<b>16.6</b>	14.9	1.7	0.5	32.3	45.8	<b>78.6</b>	81.2	103
Jūlijs	16.8	17	15.6	<b>16.5</b>	17.5	-1	17	18.1	84.3	<b>119.4</b>	86.0	124
Augusts	19	20.1	15.5	<b>18.2</b>	16.3	1.9	1.3	6	105.9	<b>113.2</b>	81.6	126
2008. gads												
Aprīlis	6.7	6.5	9.8	<b>7.7</b>	5.8	1.9	38.9	37.8	0	<b>76.7</b>	35.6	193
Maijs	11.2	9.6	12.4	<b>11.1</b>	11.8	-0.7	2	6.6	0	<b>8.6</b>	55.0	16
Jūnijs	12.9	14.2	14	<b>13.7</b>	14.9	-1.2	0	45.1	20.8	<b>65.9</b>	81.2	86
Jūlijs	15.7	17.2	17.6	<b>16.8</b>	17.5	-0.7	32.4	25.9	6.3	<b>64.8</b>	86.0	68
Augusts	17.3	18.5	14.3	<b>16.7</b>	16.3	0.4	56.4	34.3	65.3	<b>156</b>	81.6	173
2009. gads												
Aprīlis	5.7	4.7	10.6	<b>7.0</b>	5.8	1.2	6.3	1.2	0.0	<b>7.5</b>	35.6	19
Maijs	11.3	9.4	14.3	<b>11.7</b>	11.8	-0.1	1.3	6.0	15.5	<b>22.8</b>	55.0	42.4
Jūnijs	11.8	13.0	17.5	<b>14.1</b>	14.9	-0.8	90.2	41.0	2.6	<b>133.8</b>	81.2	174.4
Jūlijs	16.4	18.1	17.2	<b>17.2</b>	17.5	-0.3	53.0	33.5	25.7	<b>112.2</b>	86.0	117.7
Augusts	16.5	15.3	15.4	<b>15.7</b>	16.3	-0.6	0.9	58.1	23.2	<b>82.2</b>	81.6	91.5

## 8. pielikuma turpinājums

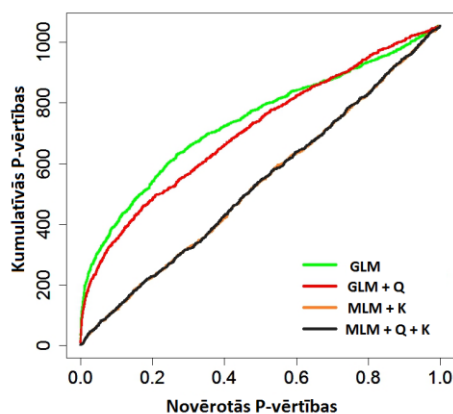
2010. gads												
Aprīlis	5.9	7.1	6.8	<b>6.6</b>	5.8	0.8	26.8	2.2	12.4	<b>41.4</b>	35.6	104
Maijs	8.6	17.9	12.6	<b>13.0</b>	11.8	1.2	47.8	13.8	28.6	<b>90.2</b>	55.0	161
Jūnijs	14.8	14.0	16.2	<b>15.0</b>	14.9	0.1	26.8	28.9	55.4	<b>111.1</b>	81.2	142
Jūlijs	20.1	23.8	22.4	<b>22.1</b>	17.5	4.6	49.6	13.5	53.3	<b>116.4</b>	86.0	124
Augusts	21.4	20.8	14.3	<b>18.7</b>	16.3	2.4	10.2	36.5	66.0	<b>112.7</b>	81.6	131
2011. gads												
Aprīlis	4.4	5.7	11.4	<b>7.3</b>	5.8	1.5	17.6	0.8	0.7	<b>19.1</b>	35.6	48
Maijs	8.3	12.5	14.0	<b>11.6</b>	11.8	-0.2	10.4	46.9	18.8	<b>76.1</b>	55.0	136
Jūnijs	20.9	15.6	16.3	<b>17.6</b>	14.9	2.7	1.7	24.8	19.5	<b>46.0</b>	81.2	59
Jūlijs	20.4	19.4	20.9	<b>20.3</b>	17.5	2.8	6.6	48.0	25.2	<b>79.8</b>	86.0	85
Augusts	17.4	16.3	16.6	<b>16.8</b>	16.3	0.5	30.4	59.8	25.1	<b>115.3</b>	81.6	134
Septembris	13.5	13.1	12.4	<b>13.0</b>	5.8	7.2	27.1	21.5	5.4	<b>54.0</b>	35.6	68
2012. gads												
Aprīlis	0.3	5.9	11.0	<b>5.7</b>	5.8	-0.1	5.6	28.8	18.4	<b>52.8</b>	35.6	133
Maijs	11.2	11.6	13.1	<b>12.0</b>	11.8	0.2	3.2	33.1	50.6	<b>86.9</b>	55.0	155
Jūnijs	11.4	15.2	14.7	<b>13.8</b>	14.9	-1.1	27.3	42.5	21.1	<b>90.9</b>	81.2	116
Jūlijs	19.6	15.2	19.5	<b>18.1</b>	17.5	0.6	50.8	81.3	13.8	<b>145.9</b>	86.0	157
Augusts	17.1	14.9	14.2	<b>15.3</b>	16.3	-1	44.2	11.7	34.6	<b>90.5</b>	81.6	103
Septembris	13.0	13.6	10.8	<b>12.5</b>	5.8	6.7	8.7	17.3	22.6	<b>48.6</b>	35.6	62

9. pielikums. Asociāciju kartēšanas pop\_BIO izmantoto statistisko modeļu pazīmju – marķiera saistības p-vērtību kumulatīvie sadalījumi

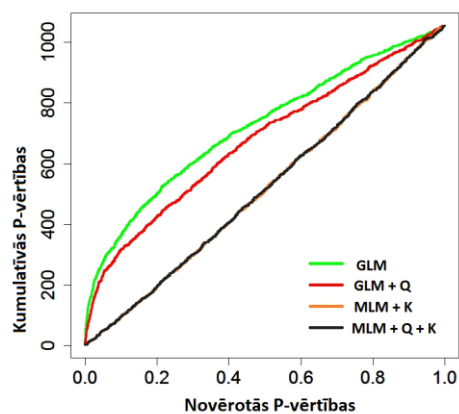


## 9. pielikuma turpinājums

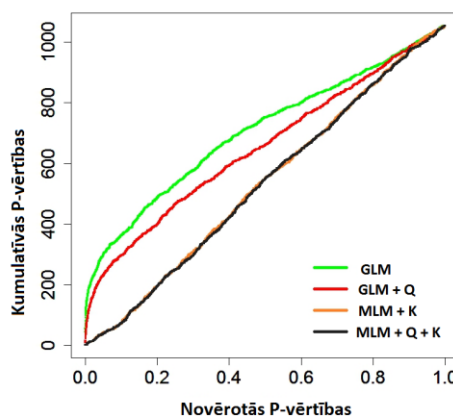
CWH org



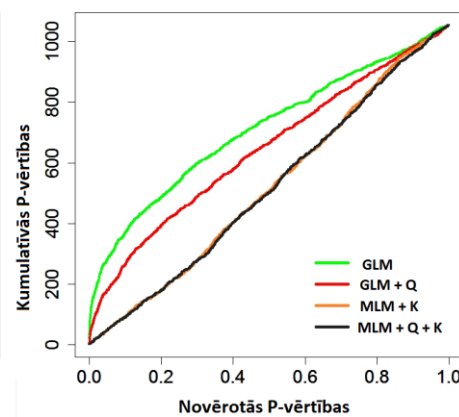
CWH conv



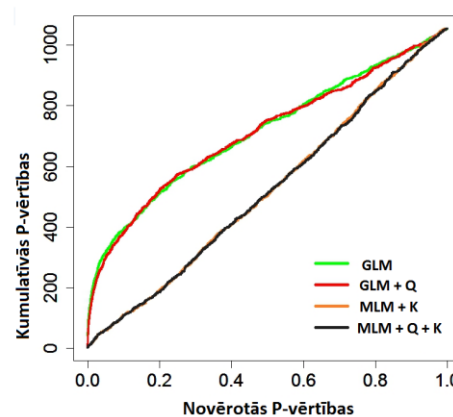
GWH org



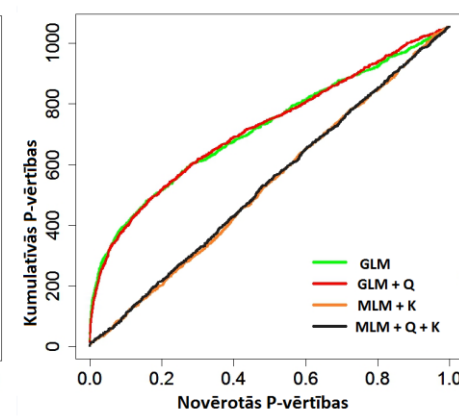
GWH conv



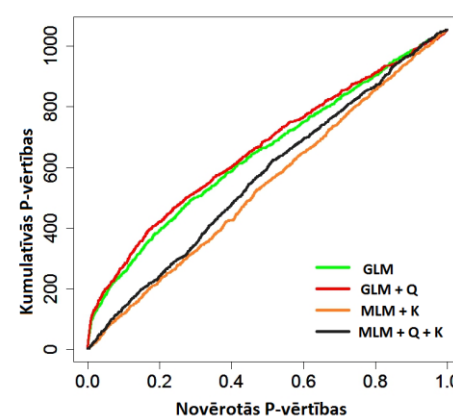
HED org



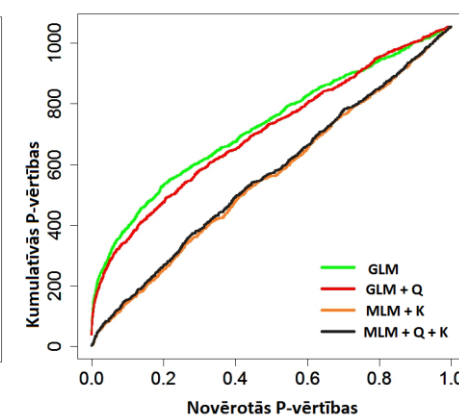
HED conv



NT org

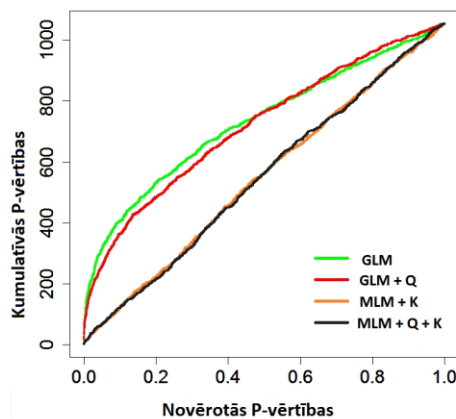


NT conv

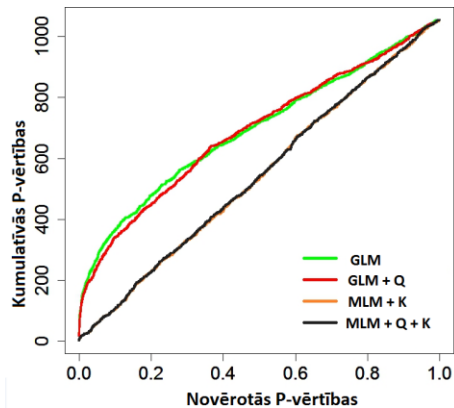


## 9. pielikuma turpinājums

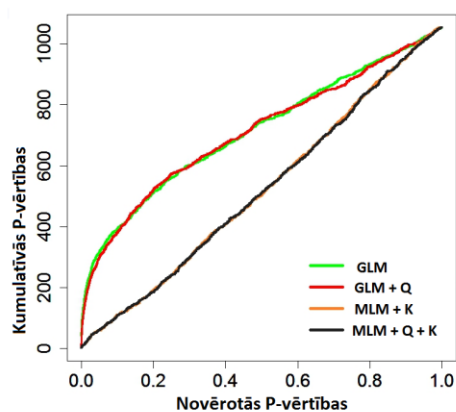
PRO org



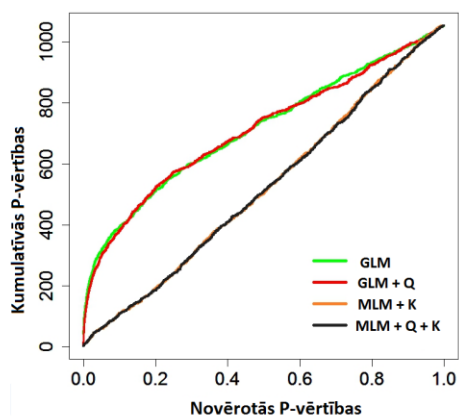
PRO conv



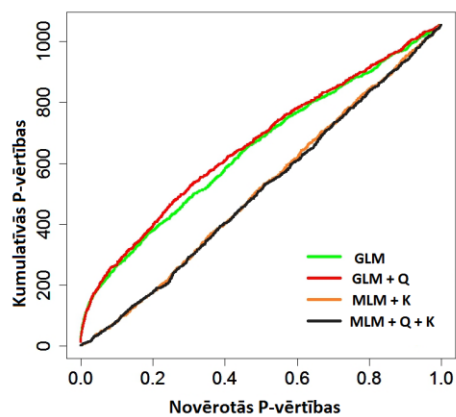
TCAP org



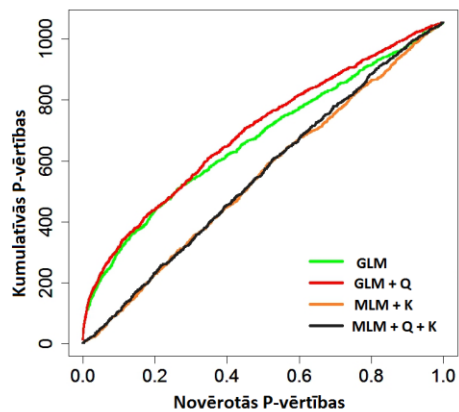
TCAP conv



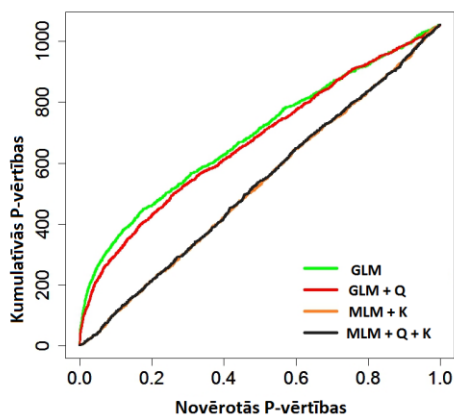
VOL org



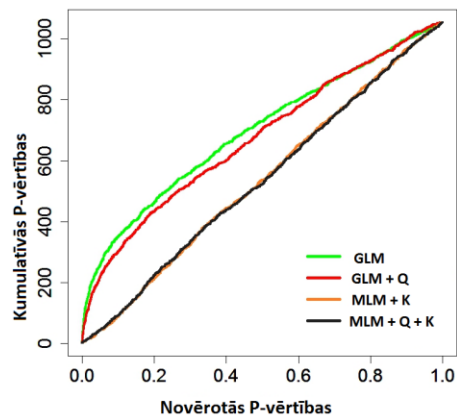
VOL conv



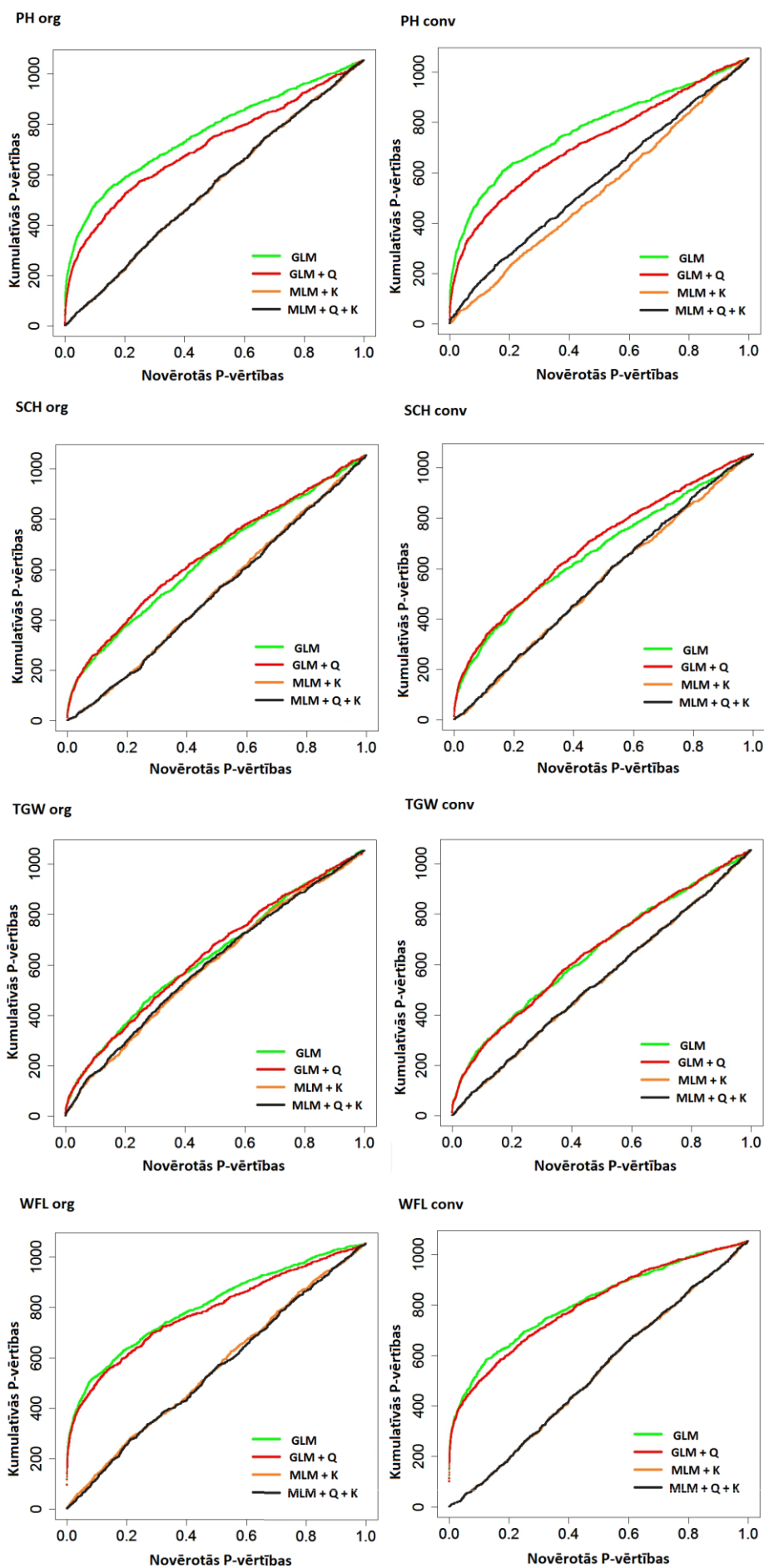
LFL org



LFL conv

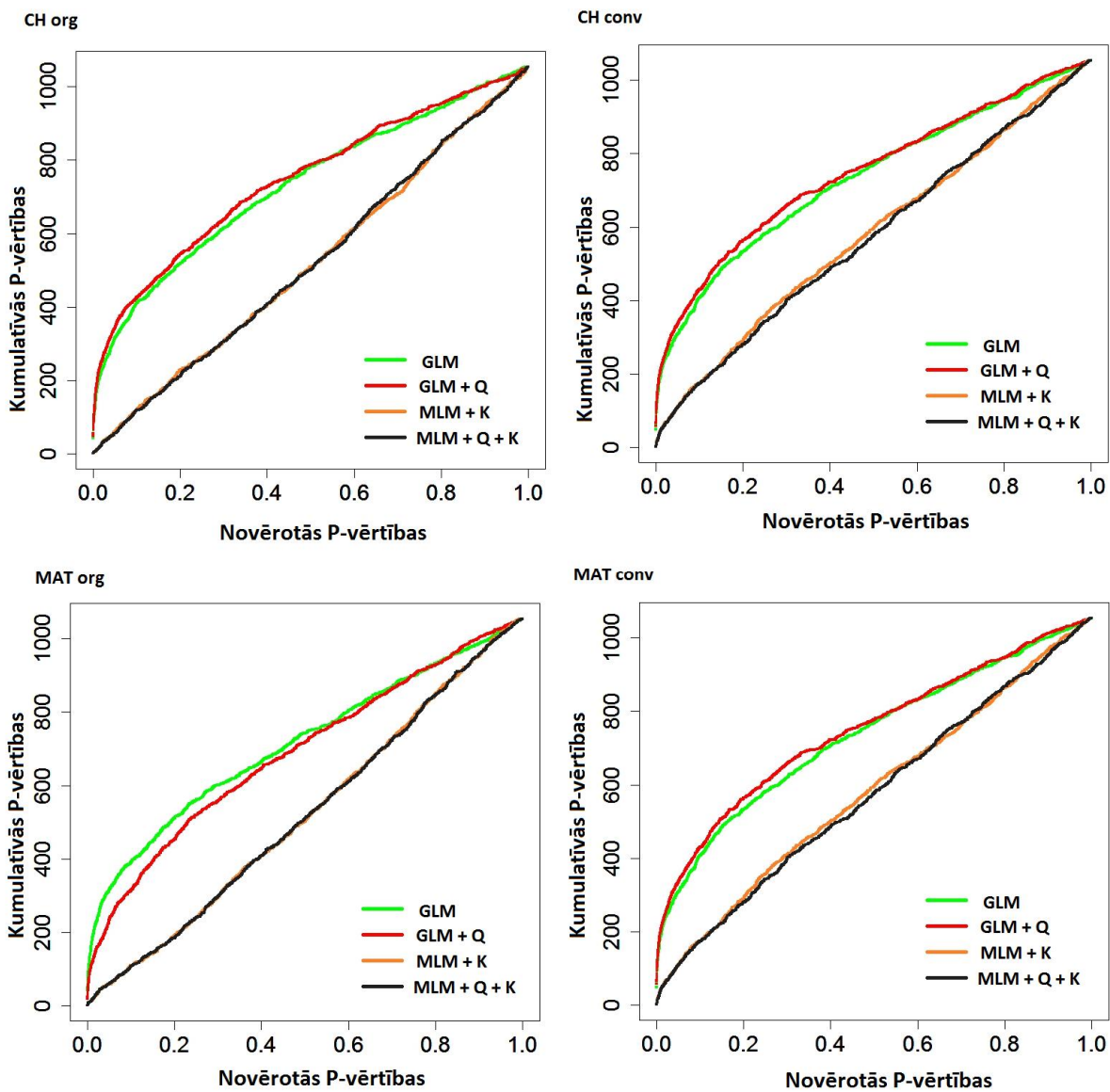


## 9. pielikuma turpinājums





## 9. pielikuma turpinājums



### 10. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei graudu raža

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_GY	5494-316	1	17.25	2.87	org		
	5318-436		23.86	2.62	org		
QTL2_GY	8224-561	1	52.46	2.37	conv	SPM	(Rode <i>et al.</i> , 2012)
QTL3_GY	5547-294	1	66.70	2.37	conv		(Pourkheirandish and Komatsuda, 2007)
	4665-882		71.43		conv	vrs3	
QTL4_GY	5088-59		113.48	2.63	conv		
	866-442		113.48	2.37	conv		
	868-675		113.48	2.48	conv		
	871-462		113.48	2.44	conv		
	ABC01334- 1-1-55	2	113.48	2.44	conv		
	7576-818		117.91	2.33	conv		
QTL5_GY	6133-774	4	3.74	2.83	conv		
	ABC14522- 1-8-350		5.55	2.78	org		
QTL6_GY		4		2.60	org		
	2065-3135		20.12	2.43	conv		
QTL7_GY	3078-2190	4	56.64	3.87	org		
QTL8_GY	3417-1451	5	2.81	2.71	org		
QTL9_GY	ABC11984- 1-2-158	5	94.4	2.56	conv		
QTL10_GY	6970-462	5	132.62	2.39	org	SPM	(Rode <i>et al.</i> , 2012)
QTL11_GY	2562-1191	6	101.44	2.31	org		
	4644-1363		6.19	2.92	conv		
QTL12_GY	ABC06005- 1-2-94	7	6.19	2.56	conv		
QTL13_GY						nud	(Taketa <i>et al.</i> , 2006)
	1272-459		83.43	2.40	conv	11_11445	(Comadran <i>et al.</i> , 2011)
				3.87	org		
	4594-971			4.76	conv		
				5.57	org		
QTL14_GY	Consensus GBS0132-4	7	84.91	6.20	conv		
				5.86	org		
QTL14_GY	3783-621	7	109.61	2.64	conv		

11. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei cera forma

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_GWH	5798-867	1	52.46	3.17	conv		
				2.36	org		
QTL2_GWH	6846-1161	2	40.94	2.39	org	Ph2	(Qi <i>et al.</i> , 1998)
QTL3_GWH	3256-1196	2	120.8	2.42	conv		
QTL4_GWH	4025-300	3	117.10	3.24	conv		
				2.36	org		
QTL5_GWH	5156-737	5	137.16	2.54	conv		
QTL6_GWH	1894-2132	7	128.36	2.39	conv		
				2.39	org		

12. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei zelmeņa augstums

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_CH	5494-316	1	17.26	2.37	org		
QTL2_CH	4025-300	3	117.10	2.41	conv		
QTL3_CH					conv		(Yin <i>et al.</i> , 1999; Jia <i>et al.</i> , 2011)
	ABC07496- pHv1343-02	3	126.27	3.25		sdw1/denso	
				2.46	org	QTL8_PHT	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL4_CH	4203-1210	6	65.02	2.31	org		
	3048-1349	6	67.70	2.67	conv		
	3147-440	6	72.54	2.48	conv		
QTL5_CH	5695-922	7	63.65	2.36	org		
QTL6_CH	1894-2132	7	128.36	2.46	org		

13. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei labības augsnes nosešums

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_CGC	5494-316	1	17.26	2.87	org		
	5318-436		23.86	2.34	org		
QTL2_CGC	3886-313	3	24.99	2.31	org		
QTL3_CGC	9208-919	4	61.04	2.66	org		
QTL4_CGC	4930-1604	5	50.27	2.37	conv		
	ABC10705- 1-1-263	5	52.01	2.94	conv		
	4154-364	5	50.71	2.53	conv	QTL11_PH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL5_CGC	ABC11984- 1-2-158	5	94.43	2.42	conv		
	ABC15617- 1-3-265	5	96.50	2.69	org		
QTL6_CGC	9084-713	5	102.00	2.69	org		
	10318-572	5	106.08	2.46	org		
	6315-914	5	108.18	2.70	org	QTL12_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL7_CGC	1692-742	6	0.00	2.65	conv	QTL16_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)

#### 14. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei augšanas tips

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_CWH	337-641	1	0.95	2.73	org		
QTL2_CWH	5823-1073	2	50.49	2.35	conv	QTL11_PH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL3_CWH	7385-763	4	3.74	2.60	org		
QTL4_CWH	1894-2132	7	128.36	2.71	org		

15. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei karoglapas garums

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_LFL	7738-324	3	44.76	2.60	conv	QHtHaMo- 2H2	(Kleinhofs <i>et al.</i> , 1993)
QTL2_LFL	ABC07496 – pHv1343-02	3	126.27	2.58	org	sdw1/denso	(Yin <i>et al.</i> , 1999)
QTL3_LFL	4361-1867	4	92.38	2.51	org		
QTL4_LFL	314-559	5	134.59	2.84	conv		
QTL5_LFL	3349-759	6	97.39	2.56	conv		
	2328-866	6	103.24	2.48	conv		

16. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei karoglapas platums

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_WFL	4716-1205	1	55.49	2.45	org		
	2577-1122	1	57.01	2.29	org		
	5790-558	1	60.19	2.51	org		
QTL2_WFL	ABC12560- 1-1-421	2	52.47	2.69	org		
	3122-909	2	52.47	2.43	org	QTL11_PH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
	5379-595	2	52.47	2.30	org	QTL3_HD	
QTL3_WFL	7738-324	3	44.76	3.54	org	QHtHaMo- 2H2	(Hayes <i>et al.</i> , 1993)
QTL4_WFL	6364-645	3	65.52	3.39	conv		
				2.48	org		
	5128-1831	3	70.71	2.68	conv		
	1961-287	3	70.71	2.37	conv		
QTL5_WFL	4025-300	3	117.10	2.3	conv		
QTL6_WFL	3997-796	5	35.68	2.41	conv		
QTL7_WFL	6761-490	5	179.64	2.36	org		
QTL8_WFL	3186-1560	7	71.10	2.36	org		
	1735-1424	7	73.75	2.73	org		



17. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei lapu noliekšanās leņķis

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_LAN	12492-541	1	75.45	2.30	org		
QTL2_LAN	3702-982	1	99.19	2.38	org		
	4499-1364	1	99.94	2.87	org		
QTL3_LAN	1946-698	2	78.03	2.43	conv	<b>eps2, vrs1</b>	(Laurie <i>et al.</i> , 1995; Pourkheirandish and Komatsuda, 2007)
QTL4_LAN	4019-302	3	91.25	2.76	org		
QTL5_LAN	4025-300	3	117.10	2.77	org		
				3.53	conv		
QTL6_LAN	7185-370	6	6.07	2.83	org		
				3.13	conv		
	7706-924	6	71.87	2.39	org		
QTL7_LAN	ConsensusG BS0241-3		71.87	2.64	org		
	3436-354	6	72.54	2.58	org		

18. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei auga augstums

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	-log <sub>10</sub> (P)	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_PH	3452-1355	2	10.94	2.86	org	QTL1_PTH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL2_PH	4434-804	2	68.24	2.88	org		
	2284-1738		70.54	2.97	org		(Gottwald <i>et al.</i> , 2004)
	7729-565		70.54	2.38	org	sdw3	
QTL3_PH	4472-658	2	128.26	3.77	org	QHtStMo-2H2	(Hayes <i>et al.</i> , 1993)
	6328-736	2	128.26	3.31	org		
QTL4_PH	3143-1276	3	56.4	2.77	org		
	4728-1735	3	56.4	2.31	org		
	7716-721	3	56.4	2.77	org		
	ABC05866-1-1-311	3	56.4	2.48	org	uzu	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL5_PH	11609-524	3	112.66	2.84	org		
				3.44	conv		
	4025-300	3	117.10	3.05	org		
QTL6_PH	9282-205	3	123.68	3.15	org		
				2.67	conv	sdw1/denso	(Jia <i>et al.</i> , 2011)
QTL7_PH	3333-1209	5	99.55	2.58	org		
QTL8_PH	ConsensusGBS0136-7	6	3.11	2.34	org		
QTL9_PH	1769-545	6	16.97	2.96	org		
			22.35	2.56	org	QTL15_PTH	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL10_PH	1914-936	6	60.22	2.55	org		
	4313-482		60.22	2.66	org		
	8220-1223		60.22	2.56	org		
	8048-952		63.27	3.78	org		
				3.58	conv		
	7370-818		64.36	2.89	org		
				2.57	conv		
	4203-1210		65.03	2.86	org		
	3048-134						
	9		67.70	3.01	org		
			2.90	conv			

19. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei termālais laiks līdz ziedēšanai

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_HED				3.31	conv		
	5823-1073		50.49	3.64	org		
	ABC01899-1-1-301		50.60	3.25	conv		
				3.66	org		
				3.15	org		
	2128-874	2	51.75	2.72	conv	QTL3_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL2_HED				2.97	conv		
	1826-229		59.90	2.98	org		
				3.60	conv		
	2719-672		59.90	3.61	org		
				4.72	org		
	ABC17685-1-4-365		60.68	4.74	conv		
				3.10	conv	HvFT4/eam6	(Faure <i>et al.</i> , 2007)
	3813-1629	2	65.04	3.08	org	QFtHEB25-2c	
QTL3_HED				2.74	org		
	14832-296	2	119.49	2.40	conv	QTL6_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL4_HED	15141-257	3	42.06	2.51	org		
QTL5_HED				2.81	conv		
	ABC07496-pHv1343-02	3	126.27	2.77	org	<i>sdw1/denso</i>	(Yin <i>et al.</i> , 1999)
QTL6_HED	4170-1094	4	113.17	2.45	org	QFtHEB25-4e	
	6019-296	4	113.92	2.42	org	Vrn-H2	[17]
QTL7_HED	2328-866	6	103.25	2.73	conv		
QTL8_HED				2.62	conv	QTL15_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
	4126-1180	6	124.85				
QTL9_HED	7634-659	7	31.75	2.35	org	Vrn-H3	[16]
QTL10_HED				3.22	conv	<i>HvFT1</i>	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
	6353-524	7	38.32				

20. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei termālais laiks līdz pilngatavībai

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_MAT	5823-1073	2	50.49	2.89	conv	QTL3_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
	ABC01899-1-1-301	2	50.60	3.07	conv		
				2.42	org		
	2128-874	2	51.75	2.51	conv		
				2.86	org		
QTL2_MAT	2719-672	2	59.90	3.50	conv	HvFT4/eam6	(Faure <i>et al.</i> , 2007)
				2.46	org		
	1826-229	2	59.90	3.26	conv		
	ABC17685-1-4-365	2	60.68	3.08	org		
				3.20	conv		
				3.22	org		
3813-1629	2	65.04	3.30	conv			
			3.03	org			
QTL3_MAT	570-1376	2	150.67	2.75	org		
QTL4_MAT	4270-184	3	144.64	2.83	org		
QTL5_MAT	ABC07496-pHv1343-02	3	126.27			sdw1/denso QHd3H.126	(Yin <i>et al.</i> , 1999)
				2.37	conv		(Pauli <i>et al.</i> , 2014)
QTL6_MAT	2328-866	6	103.25	2.52	conv		
QTL7_MAT	6353-524	7	38.32	4.18	conv	HvFT1	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
				3.48	org		
QTL8_MAT	3186-1560	7	71.10	2.41	conv		

21. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei produktīvo stiebru skaits

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_NT	677-411	1	126.01	3.09	conv	HvFT3	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
QTL2_NT	6805-1110	3	42.47	2.58	org	QHtHaMo-3H	(Hayes <i>et al.</i> , 1993; Marquez-Cedillo <i>et al.</i> , 2001)
QTL3_NT	917-522	4	33.38	2.37	conv		
QTL4_NT	3716-910	4	55.63	2.42	org		
QTL5_NT	4361-1867	4	92.38	2.91	conv		
QTL6_NT	3417-1451	5	2.80	2.56	org	11_20553	(Comadran <i>et al.</i> , 2011)
	4313-482	6	60.23	2.72	conv		
	8220-1223	6	60.23	2.33	conv		
QTL7_NT	1914-936	6	60.23	2.32	conv		
	7370-818	6	64.36	2.94	conv		
	2026-302	6	64.36	3.30	conv		
	1565-514	6	65.03	2.33	conv	QTL14_HD	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)

22. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei cerošana

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_TCAP	1073-916	7	21.12	3.27	conv		

23. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei proteīna saturs graudos

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_PRO	7372-1253	1	8.77	2.58	conv		
QTL2_PRO	4212-57	2	82.75	3.17	org		
				2.58	conv		
	6117-1507		82.75	2.81	org		
	ABC09163-1-3-313		82.75	2.41	org		
	2371-950		85.92	3.46	conv		
				2.45	org		
QTL3_PRO	5260-462	3	126.27	2.97	conv	Qcp3a	(Abdel-Haleem <i>et al.</i> , 2010)
QTL4_PRO	4250-402	4	82.41	3.21	conv	QGpc.HaTR-4H.2	(Mather <i>et al.</i> , 1997)
				3.22	org		
QTL5_PRO	ConsensusGBS		12.54	2.92	conv		
	0346-1			2.63	org		
QTL6_PRO	1769-545	6	16.97	2.76	org		
QTL7_PRO	3591-957	6	90.74	2.77	conv		
QTL8_PRO	4644-1363	7	0.62	2.66	conv		
				3.03	org		
				2.51	org		
ABC060051-2-94	7	0.62	2.51	org			
QTL9_PRO	11912-654	7	63.65	2.41	org		
QTL9_PRO	1272-459	7	83.44	5.18	conv	<i>nud</i>	(Taketa <i>et al.</i> , 2006)
				3.32	org		
				5.54	conv		
				3.67	org		
QTL9_PRO	4594-971	7	83.44	5.60	conv		
				5.64	org		
	Consensus GBS0132-4	7	84.91	5.60	conv		
				5.64	org		

24. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei cietes saturs graudos

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_SCH	3716-910	4	55.63	2.36	org		
	7069-1149	4	61.044	2.45	org		
QTL2_SCH	1066-2110	6	22.35	2.92	org	QTL_17SC	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
QTL3_SCH	3379-1037	6	44.77	2.59	conv		
	4445-1911	6	44.77	2.49	conv		
QTL4_SCH	ABC14535- 1-1-75	7	70.40	2.59	conv		
				2.33	org		
QTL5_SCH	7149-975	7	98.50	2.95	conv		
				2.57	org		



25. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei beta-glikānu saturs graudos

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_GLU	677-411	1	126.0127	2.373844	conv	HvFT3	(Wang <i>et al.</i> , 2010)
QTL2_GLU	2371-950	2	85.92053	2.681903	conv		
QTL3_GLU	11609-524	3	112.6615	2.620026	conv		
QTL4_GLU	1513-514	4	19.51851	2.345559	org		
	8724-1282	4	20.12153	2.547842	org		
QTL5_GLU	4250-402	4	82.41994	2.848528	conv		
QTL6_GLU	3656-341	6	55.94031	2.467821	conv		
QTL7_GLU	4313-482	6	60.22906	2.73113	conv	$\beta$ - gluc	(Mohammadi <i>et al.</i> , 2014)
	7370-818	6	64.36243	3.094401	conv		
QTL8_GLU	3591-957	6	90.74	2.535784	conv		
QTL9_GLU	4503-246	7	15.93445	2.907377	org		
QTL10_GLU	1272-459	7	83.43973	3.647854	conv		
	1272-459	7	83.43973	2.900522	org		
	4594-971	7	83.43973	2.789797	conv	<i>nud</i>	(Taketa <i>et al.</i> , 2006)
	ConsensusGBS0132-4	7	84.91648	2.678757	conv		
	ConsensusGBS0132-4	7	84.91648	2.59728	org		

26. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei tūkstoš graudu masa

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_TGW	5318-436	1	23.86	2.976378	org		
QTL2_TGW	ABC08260- 1-1-108	3	130.81	2.383152	org		
QTL3_TGW	13301-90	4	1.64	2.365598	org		
	7385-763	4	3.74	2.871289	org		
QTL4_TGW	8901-1446	4	28.40	2.676294	conv	int-c	(Pourkheirandish and Komatsuda, 2007)
QTL5_TGW	2244-3247	5	179.06	3.059082	org		
	6761-490	5	179.64	2.859061	org		
	5145-1355	5	180.71	2.587826	org		
QTL6_TGW	6964-414	6	42.36	2.644592	org		
QTL7_TGW	4258-1498	6	52.74	2.527483	org	QTL17_TGW	(Pasam <i>et al.</i> , 2012)
	6854-309	6	53.94	2.513579	org		
	3996-493	6	54.60	2.84135	org		
QTL8_TGW	10687-540	6	105.60	2.502848	org		
QTL9_TGW	1762-837	7	4.89	2.684049	org		
QTL10_TGW	8365-454	7	29.82	2.309225	conv		
QTL11_TGW	1272-459	7	83.44	2.391588	org	nud	(Taketa <i>et al.</i> , 2006)
QTL12_TGW	2444-437	7	98.34	2.764569	org		
	4791-1541	7	101.32	2.336552	org		
QTL13_TGW	3783-621	7	109.61	2.611115	conv		
	2575-692	7	110.99	2.385536	conv		

27. pielikums. Asociāciju kartēšanas rezultāti kartēšanas pop\_BIO pazīmei tilpummasa

QTL	SNP	CHR	Pozīcija cM	$-\log_{10}(P)$	Audzēšanas sistēma	Atbilstošs QTL	Atsauce
QTL1_VOL	3716-910	4	55.63052	2.355401	org		
QTL2_VOL	7069-1149	4	61.04385	2.451458	org		
QTL3_VOL	1066-2110	6	22.35126	2.922538	org		
QTL4_VOL	3379-1037	6	44.77089	2.590374	conv		
	4445-1911	6	44.77089	2.486491	conv		
QTL5_VOL	ABC14535- 1-1-75	7	70.40115	2.592059	conv	QTW7H.70	(Pauli <i>et al.</i> , 2014)
	ABC14535- 1-1-75	7	70.40115	2.331905	org		
QTL6_VOL	7149-975	7	98.50254	2.953615	conv		
	7149-975	7	98.50254	2.566377	org		