На правах рукописи

ЛУКИНА
КСЕНИЯ АНДРЕЕВНА

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГОЛОЗЕРНЫХ ФОРМ ЯЧМЕНЯ ПО ВАЖНЕЙШИМ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

Специальности:

4.1.2. – Селекция, семеноводство и биотехнология растений

1.5.20 – Биологические ресурсы

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2025

Диссертационная работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)

Научный руководитель:	**Лоскутов Игорь Градиславович** доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), г. Санкт-Петербург
Официальные оппоненты:	**Щенникова Ирина Николаевна** доктор сельскохозяйственных наук, член-корреспондент РАН, заведующая лабораторией селекции и первичного семеноводства ячменя Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока), г. Киров
	Думачева Елена Владимировна доктор биологических наук, доцент, заведующая отделом высшего научного образования Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р. Вильямса» (ФНЦ ВИК им. В.Р. Вильямса), Московская область, г. Лобня
Ведущая организация	Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства − обособленное подразделение Федерального исследовательского центра Красноярский национальный центр Сибирского отделения РАН (ФИЦ КНЦ СО РАН), г. Красноярск

Защита состоится « » 2025 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 24.1.235.01, созданного на базе ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), по адресу 190031, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 44, телефон 8(812) 312-5161; факс: 8(812) 570-4770.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) и на сайте института: www.vir.nw.ru.

Автореферат разослан « » _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук Рогозина Рогозина Елена Вячеславовна

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования. Ячмень по праву считают универсальной культурой как по широте распространения, так и по использованию. Это четвертая по значимости зерновая культура в мире после пшеницы, кукурузы и риса (FAOSTAT, 2024). Широкий ареал распространения ячменя обусловлен богатством эколого-географических типов и комплексом биологических свойств, в том числе высокой адаптивной способностью и скороспелостью (Трофимовская, 1972). Широкое распространение и длительная история возделывания определили большое внутривидовое разнообразие культурного вида *Hordeum vulgare* L., который делится на 2 подвида: многорядный (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare* L.) и двурядный (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern.). Подвиды включают группы пленчатых и голозерных разновидностей. Среди голозерного ячменя выделены группы многорядного голозерного (*H. vulgare* L. subsp. *vul*gare convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) и двурядного голозерного ячменя (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern. convar. *nudum* (L.) A. Trof.) (Лукьянова и др., 1990).

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

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

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

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

Задачи исследования:

1) Оценить образцы биоресурсной коллекции голозерного ячменя по агробиологическим признакам;
2) Охарактеризовать голозерные образцы по комплексу биохимических свойств зерна;
3) Оценить устойчивость голозерных образцов ячменя к различным заболеваниям;
4) Определить аллельное разнообразие генов, контролирующих короткостебельность;

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

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

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

Личный вклад автора. Исследования выполнены в отделе генетических ресурсов овса, ржи, ячменя Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) в 2021−2023 гг. Соискателем самостоятельно проведен анализ литературных источников, планирование научных исследований, полевых экспериментов и лабораторных учетов. Соискателем самостоятельно проведен молекулярно-генетический скрининг образцов на наличие генов короткостебельности и осуществлена разработка ДНК-маркеров при консультировании научным сотрудником И.В. Поротниковым и к.б.н. О.Ю. Антоновой в лаборатории молекулярной селекции и ДНК-паспортизации ВИР. Соискатель принимал участие в оценке устойчивости образцов к мучнистой росе совместно с к.б.н. Р.А. Абдуллаевым, молекулярно-генетическом скрининге образцов коллекции на наличие гена *mlo11* совместно с к.б.н. Н.В. Алпатьевой в отделе генетики ВИР. Соискатель принимал участие в биохимическом анализе образцов совместно с к.б.н. В.И. Хоревой и к.т.н. В.С. Поповым в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР. Спектрофотометрическое определение содержания антоцианов проведено при участии соискателя совместно с к.б.н. О.Ю. Шоевой, старшим научным сотрудником сектора функциональной генетики злаков ИЦиГ СО РАН. Обработка данных по полногеномному анализу ассоциаций проведена при консультировании к.б.н. И.В. Розановой, старшим научным сотрудником Научно-технологического университета «Сириус». Результаты совместных исследований отражены в общих публикациях.

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

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В литературном обзоре приведены сведения о систематике, распространении, происхождении и перспективах использования голозерного ячменя на современных этапах селекции. На основе анализа литературных данных описаны основные хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя, подчеркнуто значение параметров, которые ограничивают его широкое распространения в мире. Представлена информация по биохимическому составу зерна и устойчивости к ряду болезней ячменя. Также определена важность использования современных методов генетики и биоинформатики (GWAS) для решения задач селекции и ускорения селекционного процесса.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Почвенные и агрометеорологические условия

Изучение голозерного ячменя проведено на Северо-Западе Нечерноземной зоны на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Предшественник ячменя в севообороте – картофель. Погодные условия периода вегетации 2021–2023 гг. были разнообразными и отличались от средних многолетних показателей. Различия по количеству осадков и температуре воздуха за периоды вегетации позволили изучить образцы в контрастных условиях.

2.2. Материал исследования

В качестве объекта исследования подобран набор из 268 образцов: 115 образцов двурядного и 153 – многорядного голозерного ячменя коллекции ВИР. В состав набора вошли местные образцы, селекционные линии, староместные и современные сорта различного эколого-географического происхождения. Выборка голозерного ячменя различалась по окраске зерновок: 181 образец с желтой окраской, 30 – с зеленой, 23 – с фиолетовой и 34 – с черной. Для сравнительной характеристики основных хозяйственно ценных признаков подобрали 31 современный сорт пленчатого ячменя. В качестве стандартов использовали сорта Суздалец, Белогорский, Potra, Омский голозерный 4 и Нудум 95.

2.3. Методы исследований

Агробиологическое изучение. Посев образцов проводили в оптимальный срок. Закладку опыта, наблюдения, оценку и структурный анализ образцов по хозяйственно ценным признакам осуществлен согласно «Методическим указаниям по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса» (Лоскутов и др., 2012) и «Международному классификатору СЭВ рода *Hordeum* L.» (Лекеш и др., 1983).

Устойчивость к болезням. Оценку по устойчивости к болезням проводили при максимальном развитии болезни на естественном инфекционном фоне в полевых условиях с использованием девятибалльной шкалы ВИР (Лоскутов и др., 2012). Оценку ювенильной устойчивости ячменя к мучнистой росе осуществляли при инокуляции в лабораторных условиях, тип реакции на заражение оценивали с помощью модифицированной шкалы E.B. Mains, S.M. Dietz (Кривченко и др., 2008).

Оценка фотопериодической чувствительности образцов. Чувствительность к фотопериоду оценивали на фотопериодической площадке в 2022–2024 гг. Образцы выращивали по 10 растений в вегетационном сосуде в условиях естественного длинного (18 ч.) и короткого (12 ч.) светового дня. Фотопериодическую чувствительность рассчитывали по величине задержки колошения на коротком дне по сравнению с длинным днем (Кошкин, Матвиенко, 1996).

Биохимический анализ. Определение белка и крахмала выполняли методом измерения спектральных характеристик образцов в ближнем ИК-диапазоне электромагнитного излучения. Содержание β-глюканов проводили весовым методом согласно (Popov et al., 2023). Содержание антоцианов определяли спектрофотометрическим методом (Abdel-Aal, Hucl, 1999).

Разработка праймеров. Геномную сборку сорта Morex (MorexV3) использовали в качестве источника аллелей дикого типа генов *HvGA20ox2* и *HvDep1*. Последовательность аллеля *sdw1.c* извлекали согласно данным Y. Xu (Xu et al., 2017), аллель *ari-e.GP* гена *HvDep1* извлекали из геномной сборки сорта Golden Promise. Последовательности аллелей генов выравнивали с помощью программ MEGA XI (Tamura et al., 2021) и Unipro UGENE (Okonechnikov et al., 2012). Сайты рестрикции определяли с помощью программы SnapGene v.7.0.1 (www.snapgene.com). Разработку праймеров для dCAPS-маркеров осуществляли с помощью программы dCAPS Finder 2.0 (Neff et al., 2002). Контроль качества праймеров проводили при помощи интернет-ресурса OligoAnalyzer (Integrated DNA Technologies, Inc., Coralville, IA, USA).

Выделение ДНК. Для молекулярного-генетического скрининга выделение ДНК осуществляли методом SDS-экстракции (Дорохов, Клоке, 1997). ДНК для генотипирования выделяли из 10 проростков каждого образца с использованием набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen). Концентрацию выделенной ДНК контролировали при помощи нанофотометра Implen N60 (Германия) и электрофорезом в 0,8% агарозном геле.

Анализ генетического разнообразия. Для идентификации аллеля *mlo11* использовали ДНК-маркеры ADUP7-Mlo6 и Mlo6-Mlo10 (Piffanelli et al., 2004), для аллелей *sdw1.c* и *sdw1.d* гена *HvGA20ox2* и аллеля *uzu1.a* гена *HvBRI1* подобрали внутригенные ДНК-маркеры (Chono et al., 2003; Xu et al., 2017), взятые из литературных источников с использованием рекомендованных авторами условий, для других аллелей использовали разработанные в данном исследовании маркеры.

Секвенирование. Секвенирование по Сэнгеру проводили на установке 24-capillary 3500xL Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США) в центре ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ. Прочтение и выравнивание последовательностей осуществляли в программах MEGA XI (Tamura et al., 2021), Unipro UGENE (Okonechnikov et al., 2012) и BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999).

Проведение GWAS. Генотипирование образцов осуществляли с использованием SNP-чипа «Barley 50K Illumina Infinium iSELECT» (Bayer et al., 2017) на базе компании Traitgenetics GmbH (Гатерслебен, Германия). Анализ популяционной структуры рассчитывался с помощью пакета LEA в R (Frichot, François, 2015). Полногеномный анализ ассоциаций выполнен в R при использовании библиотек BGLR, rrBLUP, qqman (Hussain, 2018). Для оценки белок-белок взаимодействий (protein–protein interaction – PPI), связанных с продуктивностью колоса, использовали базу данных STRING.

Статистический анализ результатов исследования проведен по Б.А. Доспехову (Доспехов, 2012) с использованием программного продукта STATISTICA 10.

Глава 3. Результаты

3.1. Результаты изучения хозяйственно ценных признаков голозерного ячменя

3.1.1 Продолжительность вегетационного периода

Продолжительность вегетационного периода у набора голозерных образцов в 2021 г. находилась в диапазоне 58–88 дней (CV=9,4%), в 2022 г. – 61–89 дней (CV=7,3%) и в 2023 г. – 60–103 дня (CV=8,6%). В изучаемом наборе выделены все группы спелости от ультраскороспелых до позднеспелых. Преобладающая часть образцов в условиях Северо-Западного региона относится к группе раннеспелых. Наиболее урожайными были скороспелые, раннеспелые и среднеспелые образцы.

Отмечена зависимость продолжительности вегетационного периода от генотипа, погодных условий и пленчатости/голозерности. Показано, что продолжительность вегетационного периода и продолжительность первого межфазного периода в большей степени определяется фактором «генотип» (54% и 47%), а продолжительность второго межфазного периода больше зависит от фактора «год» (64%), как для голозерного, так и для пленчатого ячменя.

В качестве источников ультраскороспелости выделено 12 образцов: к-12272 Shantung и к-15950 N1060 (Китай); к-11070 N167 и к-11073 N995 (Приморский край); к-31756 Кибцел (Ленинградская обл.); к-16885 Гаринский (Свердловская обл.); к-9425 Местный (Республика Коми); к-28184 Местный (Йемен); к-22784 Abyssinian 1102, к-25008 Местный и к-28684 EP 79=L 92 (Эфиопия); к-25862 Nec Falla (Италия), продолжительность вегетационного периода которых была на 3–5 дней короче, чем у скороспелого сорта Potra. Проведенное нами изучение набора голозерного ячменя показало, что к ультраскороспелым преимущественно относятся шестирядные голозерные образцы, представленные селекционными линиями, местными и староместными сортами. По происхождению многие ультраскороспелые образцы были из Китая, Эфиопии и различных регионов России, особенно выделялся Приморский край.

На фотопериодической площадке выделено 12 образцов со слабой фотопериодической чувствительностью: Местный к-3082 (Иран), к-10573 и CN 294 к-19412 (Индия), Местный к-4526 (Россия, Ивановская обл.), Колхозный к- 16448 (Россия, Ленинградская обл.), N167 к-11070 и N995 к-11073 (Россия, Приморский край), Shantung к-12272 и N1060 к-15950 (Китай), Местный к-28184 (Йемен), Grannenlose Zaizailige к-30299 (Польша), Namoi к-30284 (Австралия). Задержка колошения на коротком дне по сравнению с естественным длинным днем составила от 2 до 6 дней. По происхождению большая часть образцов относится к Азии (Китай, Иран, Индия, Йемен) и азиатской части России (Приморский край). Образцы со слабой чувствительностью к фотопериоду характеризовались укороченной продолжительностью периода «всходы-колошение» и всего вегетационного периода по сравнению с чувствительными.

3.1.2. Устойчивость к полеганию и высота растений

В результате изучения по устойчивости к полеганию голозерного ячменя выделены образцы со всеми типами устойчивости, преобладающая часть набора была неустойчива. Выделено 4 образца с высокой устойчивостью к полеганию (9 баллов): Nakatehadaka к-20291, Ehimehadaka N 4 к-21338, Shinjinryoku N 1 к-21378 (Япония) и к-27345 (Беларусь). Устойчивостью (7 баллов) характеризовались шестирядные образцы из Японии, США и Мексики, а двурядные – из Европы (Германия, Чехия, Украина, Беларусь, Франция).

Высота голозерных образцов за 3 года колебалась от 22,4 см до 128 см (CV=20,6%). Наименьшая высота растений наблюдалась в 2021 г., который характеризовался высокими температурами и низкими показателями осадков. В изучаемом наборе представлены все группы различной высоты, в условиях Северо-Западного региона преобладают низкорослые и средненизкие образцы. Сопоставление данных по высоте растений и устойчивости к полеганию показало, что в группе карликов было 100% устойчивых и среднеустойчивых к полеганию образцов, в группе очень низких – 62%, в группе низкорослых – 37%, в группе средненизких – 33% и в группе среднерослых – 30%. Наиболее короткостебельными среди двурядных оказались образцы из Северной Америки (США, Мексика), Австралии, Передней Азии и современные сорта Европы, среди шестирядных образцов – из Северной Америки (США, Мексика) и Азии (Япония, Китай). Выделены источники устойчивости к полеганию с укороченной соломиной: к-28078 S-306 (Мексика), к-31756 Кибцел (Ленинградская обл.), к-11062 Shinrikihadaka (Япония), к-31286 С-105 (Челябинская обл.), к-6094 Местный (Афганистан), к-31431 AF Cesar (Чехия), к-25967 CF-113 (Франция) и другие.

На высоту растений у образцов голозерного ячменя значимое влияние оказали погодные условия, генотип растений и рядность колоса, а на устойчивость к полеганию – генотип, погодные условия и происхождение образцов. При этом дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние на устойчивость к полеганию и высоту растений в большей степени генотипа (42% и 58%).

Устойчивость к полеганию у образцов голозерного ячменя отрицательно коррелирует с высотой растений (r = -0,31), длиной колоса (r = -0,30…-0,46), массой зерна с колоса (r = -0,30…-0,31) и массой 1000 зерен (r = -0,50…-0,40), в то время как высота растений положительно коррелирует с данными признаками, поэтому для получения оптимальной урожайности необходимо уделять внимание высоте растений и устойчивости к полеганию.

3.1.3. Элементы продуктивности и урожайность

Урожайность – основной критерий для отбора наиболее ценных источников изучаемого материала. Средняя урожайность голозерных двурядных образцов составила

219 г/м^2 (CV=31,7%), шестирядных – 199 г/м^2 (CV=42,5%), отмечено варьирование признака по годам изучения.

Дисперсионный анализ показал значимое влияние ($p<0,05$) на урожайность генотипа, условий года, происхождения, пленчатости/голозерности, рядности колоса. Дисперсионный анализ главных эффектов выявил значимое влияние генотипа и условий среды на урожайность голозерного ячменя. Наибольший вклад в признак у голозерного ячменя внес фактор «генотип» (39…52%).

За три года изучения выделены образцы голозерного ячменя с урожайностью на уровне пленчатых стандартов или значимо превышающие их: среди двурядного – к-20928 Nackta (Германия), к-31520 Казацький (Украина), к-26742 Beerhadaka (Япония), к-16535 (Ставропольский край), к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.) и другие; среди шестирядного – к-31187 Омский голозерный 2 (Омская обл.), к-31522 H.C. Hankeye (Канада), к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-17948 Местный (Ленинградская обл.), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-16623 24 (Псковская обл.) и другие. Наиболее урожайны шестирядные голозерные образцы преимущественно из европейской части России (Архангельская обл., Ленинградская обл., Кировская обл. и Псковская обл.), стран Азии (Афганистан) и Европы (Германия, Франция); среди них отмечен большой процент местных и староместных сортов. Среди двурядных образцов наиболее урожайными оказались преимущественно староместные и современные сорта из России (Ленинградская обл., Свердловская обл., Омская обл., Ставропольский край) и Европы (Германия, Украина, Франция).

Главным признаком, характеризующим хозяйственно-экономическую ценность сортов, является урожайность, которая в свою очередь зависит от элементов структуры урожая: длины колоса, числа колосков и зерен в колосе, массы зерна с колоса и массы 1000 зерен.

Длина колоса голозерного ячменя варьировала от 2,9 см до 10,8 см. Среди голозерного ячменя у двурядных образцов отмечен более удлиненный колос по сравнению с шестирядными. Кроме того, показано, что длина главного колоса в оптимальных погодных условиях 2022 г. увеличивалась от ультраскороспелых образцов к среднеспелым и позднеспелым. Дисперсионный анализ показал, что условия года, генотип, происхождение, пленчатость/голозерность и рядность колоса значимо повлияли на длину главного колоса. Дисперсионный анализ главных эффектов выявил, что наибольший вклад в признак «длина колоса» внес фактор «генотип» (60…72%), а влияние года оказывало минимальное (2…10%) воздействие. В изучаемом наборе выделены образцы голозерного ячменя с удлиненным колосом: среди двурядного (более 9 см) – к-31049 Bear, к-31050 Clearwater (США), к-26947 CF-115 (Франция), к-31105 Tercel (Канада), к-26742 Beerhadaka (Япония); среди шестирядного (более 7,2 см) – к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-17725 (Турция), к-17425 (Греция), к-27471 Korona Laschego (Польша). Среди двурядных по происхождению преобладали образцы из Северной Америки (США, Канада), Европы (Франция, Беларусь, Украина) и различных стран Азии (Турция, Афганистан, Индия), при этом отмечен удлиненный колос как у современных сортов, так и у различного местного материала. У шестирядного голозерного ячменя образцы с удлиненным колосом были из Европы (Польша, Греция) и стран Азии (Афганистан, Таджикистан, Турция).

Число колосков в колосе варьировало у двурядных голозерных образцов от 10 до 31 шт. (CV=18,3%), у шестирядных – от 21 до 68 шт. (CV=19,5%). **Число зерен в колосе** у образцов двурядного голозерного ячменя колебалось от 6 до 26 шт. (CV=22,4%), у шестирядного голозерного – от 3 до 58 шт. (CV=33,6%). Если среднее число колосков в

колосе менялось незначительно у конкретного образца, то число зерен сильно варьировало по годам, особенно у шестирядного голозерного ячменя. Такая вариабельность по числу зерен, вероятно, связана с особенностями погодных условий, а именно недостатком влаги и высокими температурами, что привело к стерильности пыльцы и плохой завязываемости зерен.

Значимое влияние на число колосков и зерен в главном колосе оказали генотип, происхождение, пленчатость/голозерность, рядность колоса. Наибольший вклад в признаки внес фактор «генотип» (66…82%), а доля влияние фактора «год» (1…4%) оказалась минимальна и значимо повлияла только на признаки числа колосков и числа зерен у шестирядного голозерного ячменя. Это подтверждает, что признаки число колосков в колосе и число зерен в колосе у голозерного ячменя мало зависят от условий окружающей среды и определяются особенностями сорта.

Выделены образцы голозерного ячменя с большим числом колосков и зерен в колосе: среди двурядного – к-31143 Irbe (Латвия), к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.), к-31049 Bear, к-31050 Clearwater (США), к-26742 Beerhadaka (Япония) и другие; среди шестирядного – к-4306 Местный, к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-16623 24 (Псковская обл.), к-4736 Неведомый (Кировская обл.) и другие. По происхождению образцы с повышенным числом колосков и зерен в колосе представлены староместными сортами из России (Архангельская обл., Омская обл., Кировская обл., Челябинская обл., Свердловская обл.), Европы (Германия, Греция, Латвия, Беларусь, Франция) и США.

Масса зерна с колоса сильно варьировала по годам изучения. В 2021 г. у двурядного голозерного – от 0,2 до 1,1 г (CV=27,9%), у шестирядного – от 0,1 до 1,9 (CV=43,2%), в 2022 г. у двурядного – от 0,3 до 1,2 г (CV=23,8%), у шестирядного – от 0,3 до 2,4 (CV=32,2%), в 2023 г. у двурядного – от 0,3 до 1,4 г (CV=27,0%), у шестирядного – от 0,1 до 1,9 (CV=35,5%).

Дисперсионный анализ показал значимое влияние генотипа, происхождения, погодных условий, пленчатость/голозерность, рядности колоса на признак масса зерна с колоса. Шестирядные образцы достоверно превосходят двурядные по массе зерна с главного колоса. Дисперсионный анализ главных эффектов выявил значимое влияние генотипа и условий года на признак массы зерна с главного колоса для двурядного и шестирядного голозерного ячменя. Наибольший вклад в проявление признака, как и для всех остальных параметров колоса, внес фактор «генотип» (63…68%).

Выделены источники голозерного ярового ячменя с высокой массой зерна с главного колоса: среди двурядного – к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.), к-26742 Beerhadaka (Япония); среди шестирядного – к-17948 Местный (Ленинградская обл.), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-16623 24 (Псковская обл.), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-31522 H.C. Hankeye (Канада) и другие. Большая часть голозерного ячменя с высокой массой зерна с колоса представлена староместными и современными сортами из Европы (Германия, Австрия, Польша), Северной Америки (США, Канада) и России (Ленинградская обл., Архангельская обл., Псковская обл., Московская обл. и др.).

В результате изучения набора голозерного ячменя показано, что **масса 1000 зерен** у двурядного голозерного ячменя в среднем составила 47,2 г (CV=17,8%), у шестирядного – 37,5 г. (CV=15,3%). Отмечено сильное варьирование массы 1000 зерен в разные года изучения: самым благоприятным оказался 2022 г., где сочетание погодных условий способствовали наливу крупного и выполненного зерна, 2021 г. был самым

неблагоприятным: зерно было мелкое и щуплое, что отразилось на массе 1000 зерен как для пленчатого, так и для голозерного ячменя.

Дисперсионный анализ показал, что генотип, условия года, происхождение, пленчатость/голозерность и рядность колоса значимо повлияли на массу 1000 зерен. Дисперсионный анализ главных эффектов выявил значимое влияние генотипа и условий среды на признак массы 1000 зерен. Наибольший вклад в признак у голозерного ячменя внес фактор «генотип» (53…69%). Такой разный вклад генотипа и среды подтверждает, что масса 1000 зерен в большей степени определяется генотипом и не так сильно зависит от условий окружающей среды.

Выделены источники крупнозерности голозерного ячменя: среди двурядного – к-16535 (Ставропольский край), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-6246 Местный (Грузия), к-19109 Местный (Индия), к-15088 Местный (Северная Осетия), к-514 Местный (Украина) и другие; среди шестирядного – к-10819 Местный (Афганистан), к-23389 Cayambena (Эквадор), к-18475 Джау-кабутак (Таджикистан), к-30380 C.I. 10971 (Перу) и другие. Крупнозерные образцы представлены местными сортами из Азии (Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Монголия, Кыргызстана, Индия), Передней Азии (Грузия, Иран) и России (Северная Осетия, Ставропольский край, Тульская обл.).

По результатам корреляционного анализа выявлена положительная связь между урожайностью для двурядного и шестирядного голозерного ячменя и высотой растений (r = 0,26 и r = 0,60), длиной колоса (r = 0,46 и r = 0,50), числом колосков (r = 0,51 и r = 0,50), числом зерен (r = 0,60 и r = 0,73), массой зерна с главного колоса (r = 0,59 и r = 0,76) (рисунок 1). Это показывает, что урожайность голозерного ячменя находится в тесной связи со всеми показателями продуктивности колоса, что свидетельствует о необходимости обращать особое внимание на данные параметры при подборе исходного материала.

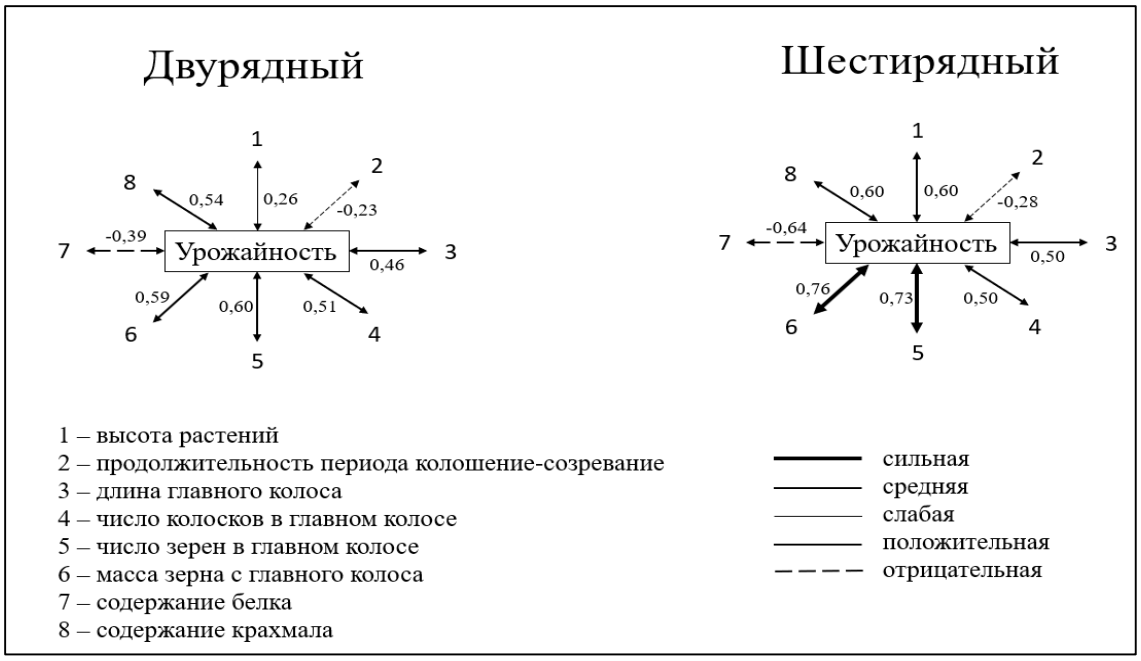

Рисунок 1 – Корреляции урожайности с другими хозяйственно ценными признаками у ярового голозерного ячменя (Пушкин, 2021–2023 гг.).

Глава 3.2. Биохимический анализ зерновок ячменя

3.2.1. Содержание белка и крахмала

Содержание белка в зерновках двурядного голозерного ячменя варьировало в 2021 г. от 14,3 до 24,6% (CV=8,4%), в 2022 г. – от 9,6 до 22,8% (CV=14,2%), в 2023 г. – от 10,8

до 22,1% (CV=11,9%), у шестирядного голозерного ячменя это значение колебалось в 2021 г. от 13,1 до 23,6% (CV=12,3%), в 2022 г. – от 11,5 до 21,8% (CV=14,2%), в 2023 г. – от 12,2 до 23,2% (CV=11,3%). Наибольшее содержание белка и крахмала отмечено в 2021 г., что, вероятно, связано с повышенной температурой и недостатком влаги в момент налива зерна. Высокое содержание белка отмечено преимущественно у шестирядного голозерного ячменя.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил значимое влияние генотипа, среды, происхождения, пленчатости/голозерности и рядности колоса на содержание белка и крахмала в зерновках ячменя. В среднем голозерный ячмень характеризовался повышенным содержанием белка (17,7%), по сравнению с пленчатым (15,1%). Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние генотипа и условий среды на содержание белка и крахмала в зерновках для голозерного ячменя. Наибольший вклад в признак внес фактор «генотип» (68…77%), а доля влияние фактора «год» оказалась минимальна. Значимое влияние на среднее содержание белка для двурядного голозерного ячменя оказали разные группы спелости. Показано, что скороспелые и ультраскороспелые образцы характеризовались повышенным содержанием белка, в то время как для среднеспелых и позднеспелых в среднем оно было ниже. У шестирядного голозерного ячменя значимое влияние на содержание белка оказали группы спелости только в 2021 г. Значимое влияние на содержание белка отмечено для различной окраски зерновок голозерного ячменя. Так, высокое содержание белка в среднем наблюдается у образцов с черной окраской зерновок из Эфиопии. Максимальное содержание белка (более 23%) отмечено у шестирядных образцов из Японии и Китая и двурядных местных образцов из регионов Кавказа (Грузия, Северная Осетия, Дагестан).

За три года изучения для двурядного и шестирядного голозерного ячменя выявлена отрицательная корреляция между содержанием белка числом колосков в колосе (r = -0,67; r = -0,40), числом зерен в колосе (r = -0,70; r = -0,55), массой зерна с колоса (r = -0,34; r = -0,67), урожайностью (r = -0,39; r = -0,64), содержанием крахмала (r = -0,88; r = -0,80). Все корреляции указывают на тесную отрицательную связь содержания белка с другими хозяйственно ценными признаками.

Выявлены источники высокого содержания белка у голозерных образцов ячменя: среди двурядного – к-15029 Местный (Дагестан), к-17951 Местный (Грузия), к-29719 Ethionia EP 76 (Эфиопия), к-16574 (Северная Осетия), к-25816 Select Bifarb (США); среди шестирядного – к-19496 Marumi, к-11088 Shiroseto, к-20291 Nakatehadaka (Япония), к-28641 S-269 (Мексика), к-3038 Местный (Туркменистан), к-22574 Местный (Монголия), к-6094 Местный (Афганистан) и другие.

3.2.2. Содержание β -глюканов

Установлено, что содержание β-глюканов в зерне у двурядного голозерного ячменя варьировало от 2,5 до 6,4% и в среднем составило 5,0% (CV=14,5%), у шестирядного голозерного ячменя – от 4,9 до 6,6%, в среднем 5,9% (CV=7,6%). Однофакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние ($p<0,05$) генотипа, происхождения, рядности колоса, окраски зерновок на содержание β-глюканов в зерне ячменя. Шестирядные образцы характеризовались повышенным содержанием β-глюканов (5,9%), по сравнению с двурядными (5,0%). Отмечено значимое влияние пленчатости/голозерности для шестирядного ячменя, где голозерный превышал по содержанию β-глюканов в зерне пленчатый. Для образцов с желтой окраской зерновки из Северной Америки и Европы отмечено в среднем наименьшее содержание β-глюканов (2,5–4,5%).

Выделены образцы голозерного ячменя с повышенным содержанием β-глюканов в зерновках: среди двурядного – к-18703 Jet (Эфиопия), к-28184 Местный (Йемен), к-18374 (Дагестан), к-4798 Голый гималайский (Украина); среди шестирядного – к-21363 Shikokuhadaka N 3 (Япония), к-26590 Местный (Эфиопия), к-25803 Orfeo (Италия), к-28961 Karan 19 (Индия), к-14292 Местный (Таджикистан), к-3258 (Судан) и другие. Наибольшее содержание β-глюканов отмечено у образцов из Африки (Эфиопия, Судан, ЮАР) и Азии (Япония, Таджикистан, Китай, Йемен), которые могут быть использованы для улучшения качественных показателей зерна и использоваться для получения функциональных продуктов питания.

3.2.3. Содержание антоцианов

В изучаемом наборе показано варьирование по признаку содержания антоцианов в зерновках ячменя от 5,6 до 145,4 мг/кг. Наибольшим содержанием свободных антоцианов характеризуются голозерные местные и современные сорта из Азии, в особенности из Восточноазиатского центра или селекционного материала, полученного с использованием исходного материала из данного центра с фиолетовой или черной окраской зерновки (более 37 мг/кг). При этом содержание антоцианов в зерновках желтой, зеленой и черной окраски находятся на одном уровне

Источники голозерного ячменя с повышенным содержанием антоцианов в зерне: к-15904 (Китай), к-17725 (Турция), к-18709 Murasaki mochi, к-29568 Mochi Mugi (Япония), к-18723 Purple hulless (Австралия), к-18729 Subaethiops (США), к-19906 Местный (Монголия), к-8690 (Эфиопия); к-28205 AHOR 3024 (Германия).

3.3. Болезни ячменя

3.3.1 Полевая и лабораторная устойчивость к болезням ячменя

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

Среди изученных образцов выделили всего 1 сорт к-31367 Kornelija (Латвия) с высокой (7 баллов) устойчивостью и 48 образцов с умеренной устойчивостью (5 баллов) к темно-бурой пятнистости, многие из которых относятся к местным формам и староместным сортам.

Оценка всего набора показала разный уровень устойчивости ячменя к мучнистой росе на естественном инфекционном фоне. Среди голозерного ячменя 14 образцов выделены как устойчивые к мучнистой росе, 54 – среднеустойчивые, а 198 образцов – неустойчивые. Большая часть образцов сильно восприимчива к патогену, в том числе и районированные в России голозерные сорта Нудум 95 и Омский голозерный 4. Устойчивыми к мучнистой росе на естественном фоне оказались преимущественно местные образцы Эфиопии, Японии, Индии и пленчатые сорта из Европы.

Выделенные в поле в 2022 г. 77 устойчивых и среднеустойчивых образцов ячменя (пленчатый и голозерный) оценили в лабораторных условиях при искусственном заражении растений северо-западной популяцией патогена на ювенильной стадии. В результате выявлено 5 высокоустойчивых к мучнистой росе на ювенильной стадии образцов (0, 1 балл): пленчатые – Solist к-31332, KWS Harris к-31380, Su Zaza к-31488, Salome к-31494, и голозерный сорт из США Thual к-31058. Умеренно устойчивыми (2

балла) показали себя 7 образцов: к-20923 Arabische, к-25801 Laschkes Korona, к-27165 Староместный, к-29911 Nagiz Podhala 33, к-30231 OUM5 lzd=uz, к-27156 San Benito-80 – голозерные сорта Европы и Америки и пленчатый образец к-27295 90391/71. Кроме того, выделено 15 гетерогенных по устойчивости голозерных образцов. Остальные образцы оказались восприимчивы к патогену на ювенильной стадии.

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

Молекулярный скрининг 27 устойчивых и гетерогенных по устойчивости к мучнистой росе образцов на ювенильной стадии позволил выявить у 11 из них рецессивный аллель *mlo11* (рисунок 2), включая контрольный сорт Solist к-31332. Четыре образца относятся к пленчатым образцам из Германии: к-27295, к-31380 KWS Harris, к-31488 Su Zaza, к-31494 Salome, 6 образцов представлены голозерными формами: к-20921 Abyssinian 1102=L94, к-20923 Arabische, к-25793 L94, к-27080 Белорусский 76, к-28684 EP 79=L92, преимущественно из Эфиопии, или полученные с использованием образцов из данного центра. Показано, что все образцы, несущие аллель *mlo11*, а также отдельные растения гетерогенных форм характеризовались высокой или средней устойчивостью к мучнистой росе при искусственном заражении на разных стадиях развития. Предположительно остальные резистентные к возбудителю мучнистой росы образцы несут другие эффективные аллели устойчивости.

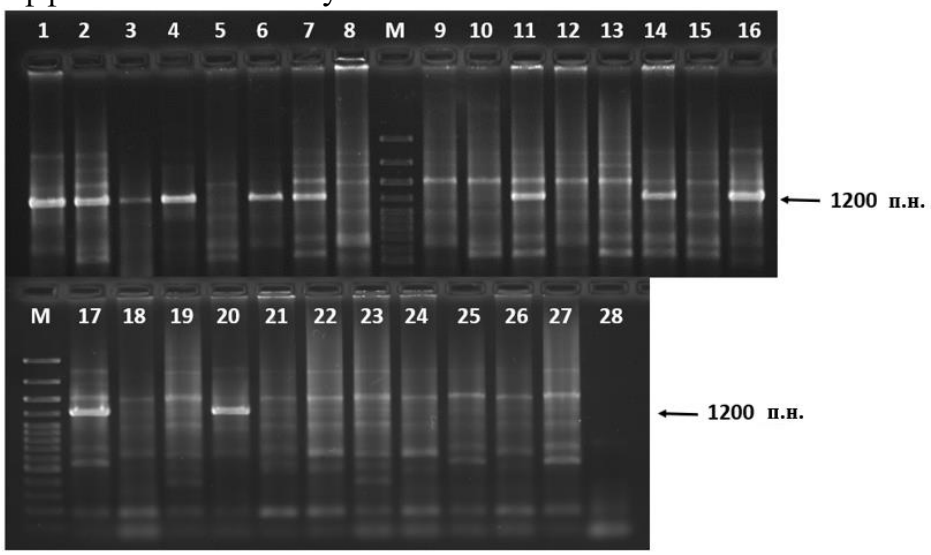

Рисунок 2 – Идентификация аллельного состава гена *mlo11* с использованием 2-х пар праймеров ADUP7 и Mlo6. Фрагмент 1200 п.н. соответствует аллелю *mlo11*. Цифрами обозначены образцы ячменя: 1 – к-31494, 2 – к-20923, 3 – к-31332 контроль, 4 – к-31488, 5 – к-31540, 6 – к-31380, 7 – к-20921, 8 – к-29440, 9 – к-25873, 10 – к-29719, 11 – к-25793, 12 – к-25872, 13 – к-19483, 14 – к-29820, 15 – к-31367, 16 – к-29820, 17 – к-28684, 18 – к-29911, 19 – к-23380, 20 – к-27295, 21 – к-28666, 22 – к-30231, 23 – к-27165, 24 – к-31058, 25 – к-27176, 26 – к-25801, 27 – к-27156, 28 – H_2O. M – маркер молекулярного веса 3000 (A) п.о.

3.4 Выявление генетического разнообразия по признаку короткостебельности

3.4.1. Разработка и апробация маркеров

Для разработки ДНК-маркеров из полногеномной сборки ячменя сорта Morex (MorexV3) извлечена последовательность аллеля дикого типа гена *HvGA20ox2* (LOC123445118). Для локализации мутаций, характерных для аллеля *sdw1.c* использовали данные, приведенные в работе Y. Xu и соавторов (2017). Для поиска гена *HvDep1* использовали опубликованную последовательность мРНК (FJ039903.1) и последовательность гена дикого типа (LOC123397033).

Для аллеля *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* выбрали инсерцию в 4 п.н., локализованную в нетранслируемой области (5'-UTR) первого экзона в позиции 64 (+GTTA). Созданы

dCAPS-праймеры: у обратного праймера dCsdw1.c-R предпоследний нуклеотид модифицирован таким образом, что у ПЦР-продуктов всех аллелей, кроме *sdw1.c*, образовывался рестрикционный сайт -CCGG-, характерный для HpaII.

Аналогичным образом разработан dCAPS-маркер для инсерции 1508 (+A) аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1*. За счет модификации последовательности обратного праймера ПЦР продукт содержал рестрикционный сайт -CATCC- (вместо исходного -CAACC-), позволяющий отличать данную мутацию от всех остальных аллелей путем разрезания рестриктазой FokI.

Проведена апробация CAPS- и dCAPS-маркеров для аллелей *sdw1.d, sdw1.c* (ген *HvGA20ox2*), *uzu1.a* (*HvBRI1*) и *ari-e.GP* (*HvDep1*) на контрольной выборке образцов. Показано, что маркеры как из литературных источников, так и разработанные нами с высокой эффективностью дифференцируют данные мутантные варианты от дикого типа и остальных аллелей.

3.4.2. Идентификация аллелей короткостебельности

С привлечением внутригенных CAPS- и dCAPS-маркеров аллелей генов *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*), *uzu1* (*HvBRI1*) и *ari-e* (*HvDep1*) проведен молекулярный скрининг 32 контрастных по высоте образцов ячменя (рисунок 3).

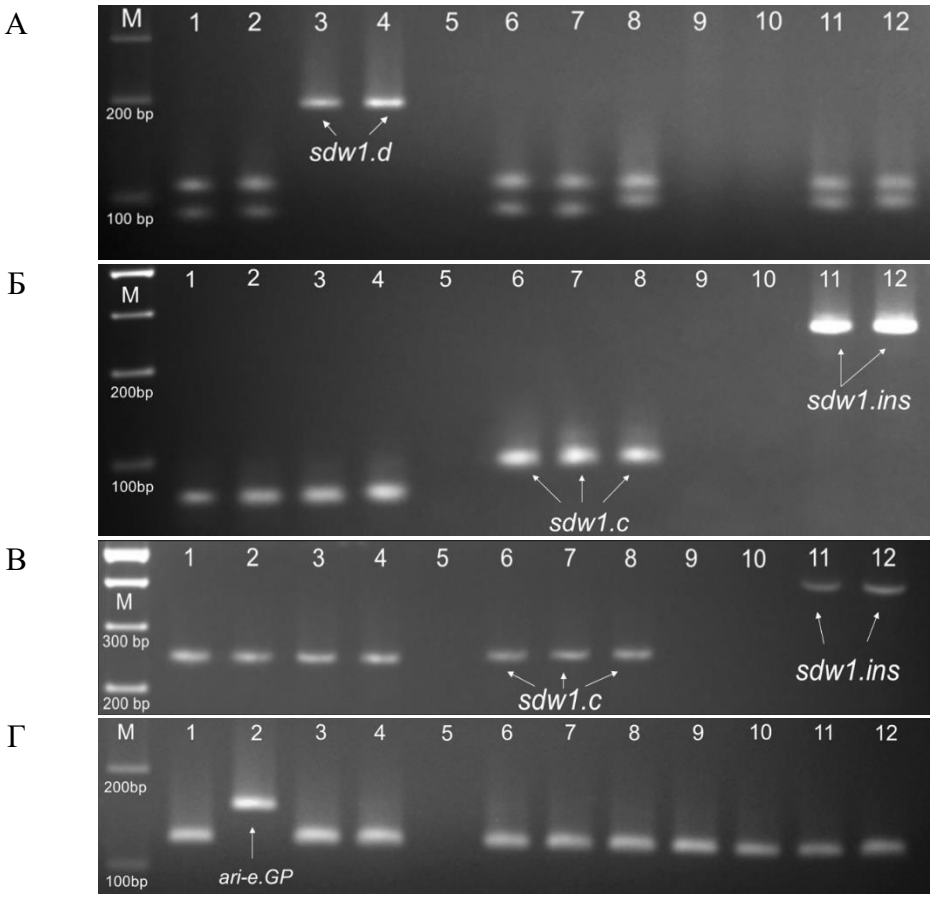

Рисунок 3 – Идентификация аллельного состава генов *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*) и *ari-e* (*HvDep1*). А – аллель *sdw1.d*; В – аллель *sdw1.c*; С – аллель *sdw1.c* (InDel-маркер); D – аллель *ari-e.GP*. Цифрами обозначены образцы ячменя:1 – к-26959 Morex; 2 – к-20491 Golden Promise; 3 – к-19691 Diamant; 4 – к-30284 Namoi; 5 – H_2O; 6 – к-19808 Deba Abed; 7 – к-26209 Potra; 8 – к-21363 Shikokuhadaka N3; 9 – к-30291 Yerong; 10 – к-28957 Karan 3; 11 – *к*-28184 Местный; 12 – к-23378 C.I.10405. M – ДНК-маркер 100 bp +1.5 Kb (СибЭнзим).

Наиболее представленными в выборке были образцы ячменя с аллелями гена *sdw1/denso*. Для четырех образцов идентифицировано наличие аллеля *sdw1.d*: к-31430 AF Lucius, к-27080 Белорусский 76, к-28650 S-281, к-30284 Namoi. Выявлены три образца, предположительно несущие аллель *sdw1.a* или *sdw1.e,* которые характеризуются протяженной делецией, затрагивающей ген *HvGA20ox2*: к-28957 Karan 3, к-28961 Karan 19, к-31059 Tamalpais. У двух образцов идентифицирован аллель *sdw1.c*: к-29730 Xima La 6 и к-26209 Potra. Данный аллель выявлен еще у четырех шестирядных образцов из Японии, но в сочетании с аллелем *uzu1.a* гена *uzu1* (*HvBRI1*): к-21338 Ehimehadaka N4, к-21341 Jamatohadaka, к-21363 Shikokuhadaka N3, к-21378 Shinjinryoku N1.

В ходе скрининга выборки с привлечением dCAPS-маркера аллеля *sdw1.c* были выявлены 12 образцов, которые отличаются большим размером ПЦР продуктов.

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

У остальных семи образцов ячменя изучаемые аллели генов короткостебельности не выявлены.

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

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

Для подтверждения инсерции в гене *sdw1/denso*, выявленной с помощью InDel- и dCAPS-маркеров, у 12 образцов проведено дополнительно секвенирование полученных ПЦР-продуктов. Показано, что все образцы с ПЦР-продуктом большего размера содержали инсерцию размером в 166 п.н., расположенную в позиции 64 п.н. от начала нетранслируемой области (5'-UTR) первого экзона гена *HvGA20ox2*. Инсерция оказалась одинаковой у всех секвенированных образцов ячменя с большим размером ПЦР-продукта. Поиск BLAST последовательности инсерции в 166 п.н. определил высокую гомологию (92,02%, покрытие 98%) с участком, аннотированным как транспозон Thalos_2 (GenBank: KR813336.1). Выравнивание результатов секвенирования обнаружило однонуклеотидную замену G→A в позиции 165 от начала нетранслируемой области (5'-UTR) первого экзона. Таким образом, выявлен новый аллель гена *sdw1/denso*, характеризующийся инсерцией транспозона Thalos_2, идущей за ней вставкой -GTTA-, общей с аллелем *sdw1.c*, а также однонуклеотидной заменой 165 G→A, который мы назвали *sdw1.ins*. Он обнаружен у 12 образцов ярового ячменя разного эколого-географического происхождения, большая часть которых представлена местными сортами преимущественно из высокогорных районов. Экологическое разнообразие образцов с данной инсерцией позволяет предположить, что вставка транспозона произошла независимо.

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

3.5. Полногеномный анализ ассоциаций

Проведен полногеномный анализ ассоциации (GWAS) для поиска значимых маркеров, связанных с основными хозяйственно ценными признаками ячменя. Проанализирован набор из 99 двурядных и 110 шестирядных образцов, в который вошли местные образцы, селекционные линии, староместные и современные сорта.

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

По данным генотипирования проанализирована популяционная структура выборки. В результате выделено пять субпопуляций/кластеров (k=5). В последующем анализе структуры популяции использовали диапазон значений k=4–6, как показано на рисунке 4. Анализ популяционной структуры выявил присутствие примесей всех SNP в других кластерах, что показывает сложное строение родословных, анализируемых образцов ячменя. Генотипы, включенные в выделенные кластеры, проанализированы по происхождению, рядности колоса и селекционному уровню. При разделении изучаемых генотипов на 5 кластеров (k=5) в первый кластер вошли 57 образцов – преимущественно шестирядные голозерные образцы ячменя из Японии, Китая, Монголии, Афганистана, Таджикистана и единичные представители других стран. Это соответствует Восточноазиатскому и Среднеазиатскому центрам разнообразия культурного ячменя.

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

Третий кластер насчитывает 47 современных сортов и селекционных линий различного географического происхождения. Для данного кластера характерно наибольшее число примесей всех других кластеров.

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

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

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

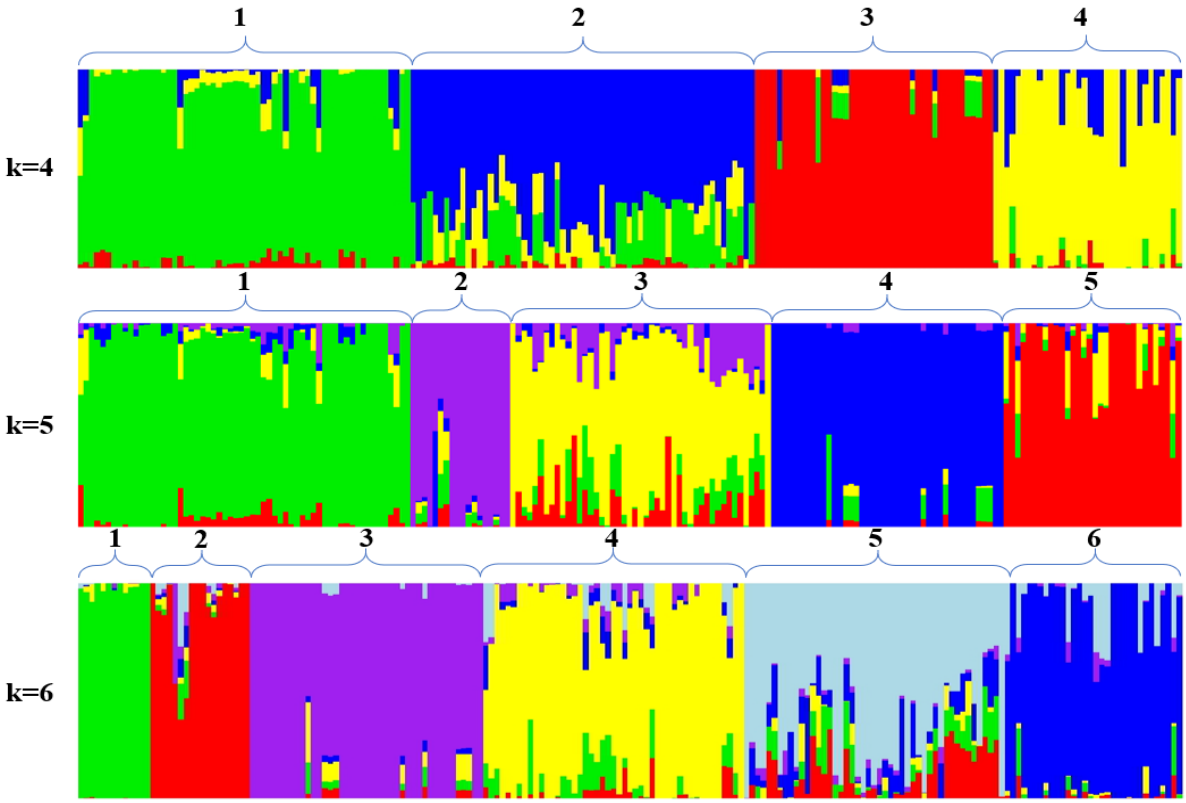

Рисунок 4 – Популяционная структура 199 генотипов ячменя. Различными цветами и цифрами выделены кластеры при разных значениях субпопуляций (k=4, k=5, k=6).

Полученные данные фенотипа и генотипа использовали для анализа ассоциации фенотип-генотип. Оценка ассоциаций между фенотипом и генотипом по хозяйственно ценным признакам с помощью GWAS выявила 219 маркеров и связанных с ними геномные локусы для всех изучаемых признаков на всех семи хромосомах ячменя, тем самым показав перспективу работы с помощью данного метода (таблица 1).

Для более глубокого понимания механизмов продуктивности колоса и сокращения числа маркеров проведен *in silico* анализ значимых SNP, выявленных с помощью GWAS. Выбраны колосовые признаки, так как при анализе получено наибольшее количество значимых маркеров, которые повторяются и попадают в одинаковые геномные районы. При оценке функциональных и регуляторных взаимодействий между продуктами генов, в которых локализуются обнаруженные SNP, данные о взаимодействии для ячменя отсутствовали. Поэтому для выделенных значимых маркеров определены гены-ортологи в геноме *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. В дальнейшем для функциональной интерпретации локусов, выявленных с помощью GWAS, проведен анализ белок-белковых взаимодействий, продуктов соответствующих генов, локализованных в данных локусах через базу данных STRING.

Среди 71 загруженных белков 58 обнаружены в базе данных STRING. Анализ белок-белок взаимодействий с кластеризацией k-средних выделил 3 функциональных кластера, содержащие 2 и более белков, которые были тесно связаны между собой. По результатам генной онтологии определено основное направление взаимодействия выделенных кластеров – Внутриклеточная анатомическая структура. Наибольшее взаимодействие (0,726) выявлено между VPS15 и RID3. При этом предположительно роль VPS15 в развитии и прорастании пыльцы, посредством вакуолярной организации. RID3 участвует в развитии меристемы и действует как отрицательный регулятор в

новообразовании апикальной меристемы побега. Таким образом, отобраны SNP, сцепленные с генами-ортологами ячменя из выявленных кластеров. На основе полученных результатов, в качестве перспективных маркеров можно предложить 19 SNP, ассоциированных с колосовыми признаками ячменя.

Таблица 1 – Ассоциации генотип-фенотип, выявленные при GWAS (Пушкин, 2021–2023 гг.)

Признак	**Число маркеров**	**Хромосомы**	**Перспективные геномные районы и маркеры**
Устойчивость к полеганию	18	1H, 2H, 3H, 5H, 6H	1H (103,82 cM): JHI-Hv50k-2016-47731, JHI-Hv50k-2016-47744, JHI-Hv50k-2016-47753; 2H (22,17 cM): SCRI_RS_131218, SCRI_RS_188893, JHI-Hv50k-2016-73780; 2H (140,07-141,93 cM): JHI-Hv50k-2016-140944 и SCRI_RS_223188.
Высота растений	8	2H, 5H, 6H, 7H	5H (125,76): JHI-Hv50k-2016-337068, JHI-Hv50k-2016-337089, JHI-Hv50k-2016-337093.
Продолжитель-ность периода всходы-колошение	22	2H, 3H, 4H, 5H	2H (49,43 cM): JHI-Hv50k-2016-80907; 3H (14,87-17,35 cM): JHI-Hv50k-2016-156680, JHI-Hv50k-2016-156683; 5H (91,09 cM): JHI-Hv50k-2016-319213, JHI-Hv50k-2016-319306.
Продолжитель-ность вегетационного периода	23	2H, 3H, 4H, 5H, 7H	2H (55-56 cM): JHI-Hv50k-2016-88906, JHI-Hv50k-2016-88913, JHI-Hv50k-2016-91345, SCRI_RS_117951; 3H (14,87-17,35 cM): JHI-Hv50k-2016-156680, JHI-Hv50k-2016-156683 7H (68,06-68,41 cM): JHI-Hv50k-2016-474974, JHI-Hv50k-2016-475044, JHI-Hv50k-2016-475053.
Длина колоса	29	1H, 4H, 6H	4H (25,92-26,35 cM): JHI-Hv50k-2016-231033, JHI-Hv50k-2016-231054, JHI-Hv50k-2016-231066.
Число колосков в колосе	85	1H, 2H, 3H, 4H, 5H, 6H, 7H	1H (59,42 cM): JHI-Hv50k-2016-34218; 1H (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 2H (12,11 cM): JHI-Hv50k-2016-68595; 2H (59,21 cM): JHI-Hv50k-2016-86874; 2H (79,89-80,59 cM): BOPA2_12_30897, JHI-Hv50k-2016-107450, JHI-Hv50k-2016-107461, JHI-Hv50k-2016-107664, JHI-Hv50k-2016-107988; 3H (59-60 cM) JHI-Hv50k-2016-186829; 4H (3,54 cM): JHI-Hv50k-2016-227729; 4H (115,23 cM): BOPA2_12_30825; 5H (47,72 cM): JHI-Hv50k-2016-302298; 5H (107,57 cM): JHI-Hv50k-2016-324502; 5H (151,67 cM): JHI-Hv50k-2016-351825; 5H (165,97 cM): JHI-Hv50k-2016-362931; 6H (24,58 cM): JHI-Hv50k-2016-377584; 6H (63-68 cM): SCRI_RS_152841; 6H (121,68 cM): JHI-Hv50k-2016-432785; 7H (43,84 cM): JHI-Hv50k-2016-462405; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943; 7H (76,29 cM): JHI-Hv50k-2016-489103, JHI-Hv50k-2016-489164, JHI-Hv50k-2016-489205, JHI-Hv50k-2016-489359.
Число зерен в колосе	19	1H, 2H, 3H, 5H, 6H, 7H	1H (59,42 cM): JHI-Hv50k-2016-34218; 1H (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 3H (59,42-60 cM): JHI-Hv50k-2016-186829; 5H (47,72 cM): JHI-Hv50k-2016-302298; 6H (63,46-68 cM): SCRI_RS_152841; 6H (121,68 cM): JHI-Hv50k-2016-432785; 7H (43,84 cM): JHI-Hv50k-2016-462405; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.
Масса зерна с колоса	9	2H, 3H и 6H	2H (149,15 cM): SCRI_RS_8671, SCRI_RS_196748, JHI-Hv50k-2016-147903; 3H (25,5 cM): JHI-Hv50k-2016-160470; 6H (63,5 cM): JHI-Hv50k-2016-407841, SCRI_RS_152841.

Масса 1000 зерен	16	1H, 2H, 4H, 5H и 6H	2H (59,21 cM): JHI-Hv50k-2016-86874; 4H (115,23 cM): BOPA2_12_30825.
Содержание белка	2	1H, 7H	1H (130,81 cM): JHI-Hv50k-2016-56722; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.
Содержание крахмала	9	1H, 2H, 3H, 4H, 6H и 7H	3H (59,42-60 cM): JHI-Hv50k-2016-186829; 7H (70,54 cM): JHI-Hv50k-2016-485943.

Локусы, выявленные с использованием GWAS и белок-белок взаимодействий, по колосовым признакам нанесены на хромосомы ячменя и сопоставлены с известными из литературы местоположениями генов *Vrs* и геном *Nud* (рисунок 5). 19 маркеров обнаружено в районе локализации гена *Vrs1*, который является ключевым геном в контроле фертильности боковых колосков. Один геномный район располагался вблизи гена *Vrs2* на хромосоме 5H. Ни один из значимых маркеров не попал в геномный район генов *Vrs3* и *Vrs4*. Выделено 12 значимых маркеров, ассоциированных с признаком «длина колоса», которые попали в геномный район 25,92–26,35 cM, что сопоставимо с локализацией гена *Vrs5*. Кроме того, еще 1 значимый маркер попал в данный локус, который обнаружен сразу для двух признаков – «число колосков в колосе» и «масса 1000 зерен».

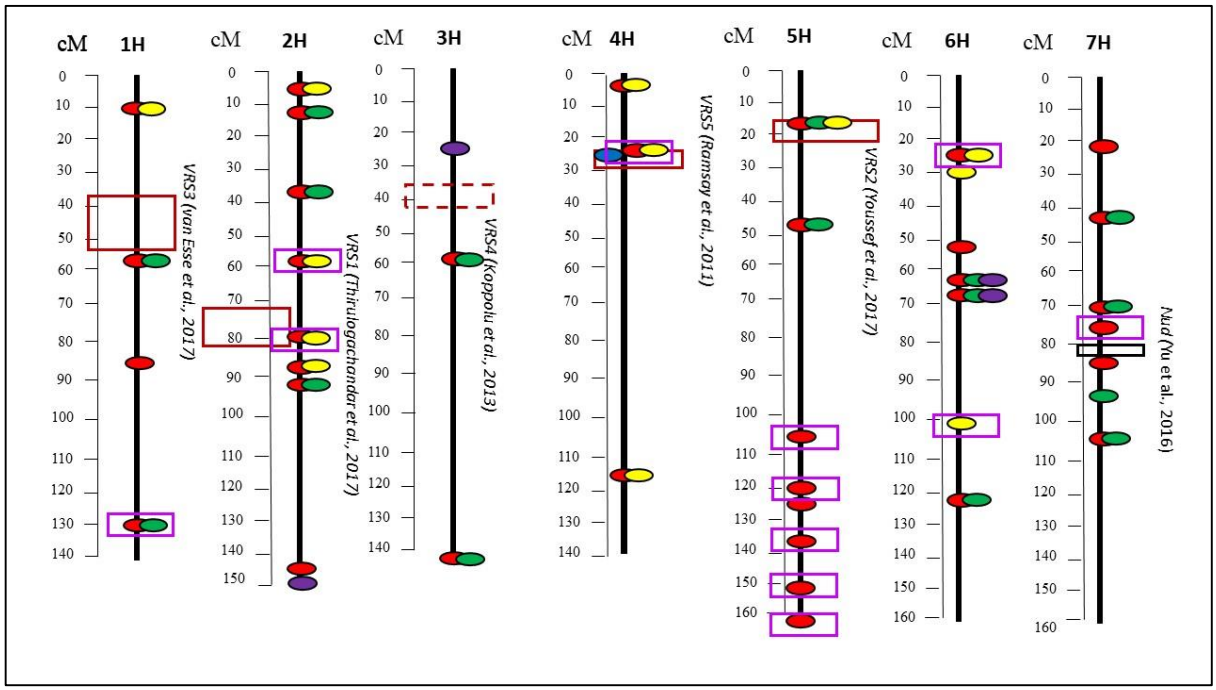

Рисунок 5 – Наиболее перспективные геномные районы на хромосомах ячменя, связанные с колосовыми признаками. Красными прямоугольниками показана локализация генов *Vrs*, черным прямоугольником – ген *Nud* по литературным данным. Разным цветом отмечены признаки: длина колоса – синий, число колосков в колосе – красный, число зерен в колосе – зеленый, масса зерна с колоса – желтый, масса 1000 зерен – фиолетовый. Фиолетовыми прямоугольниками отмечены значимые маркеры, выделенные с помощью анализа взаимодействия продуктов генов через базу данных STRING.

Кроме того, выявлены повторяющиеся геномные районы на всех хромосомах, в частности 6H и 7H, которые не связаны с известными генами *Vrs*. На хромосоме 6H перспективными являются 3 геномных района: 6H: 24,58, 63,46 cM и 121,68 cM, которые сразу выделились в разные года изучения и для нескольких признаков одновременно. На хромосоме 7H выделено 3 перспективных геномный района: 43,84 cM, 70,54 cM и 104,82

сМ которые повторялись в течение трех лет. Выделенные маркерные локусы представляют интерес для дальнейшего изучения архитектуры колоса и количественных признаков, вносящих значительный вклад в урожайность ячменя.

В результате GWAS выявлены геномные локусы, ассоциированные с важными хозяйственно ценными признаками ячменя. Результаты исследования подчеркивают важность сохранения генофонда коллекции ячменя ВИР как источника ценного генетического разнообразия для селекционно-генетических исследований. Полученные данные в дальнейшем можно использовать в фундаментальных исследованиях для поиска механизмов формирования количественных признаков, которые вносят большой вклад в урожайность растений. Теоретические наработки перспективны для дальнейших разработок в практической селекции, а именно создания ДНК-маркеров и использование их для отбора селекционного материала по заданным признакам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

1. Биоресурсная коллекция голозерного ячменя ВИР является потенциальным источником хозяйственно ценных признаков для селекции по многим направлениям использования. За три года изучения выделены перспективные образцы, урожайность которых находится на уровне пленчатых рекомендованных к выращиванию стандартов или значимо превышает их. Наиболее урожайны шестирядные голозерные образцы преимущественно из европейской части России (Архангельская обл., Ленинградская обл., Кировская обл. и Псковская обл.), стран Азии (Афганистан) и Европы (Германия, Франция), среди них отмечен большой процент местных и староместных сортов. Среди двурядных образцов наиболее урожайными оказались преимущественно староместные и современные сорта из России (Ленинградская обл., Свердловская обл., Омская обл., Ставропольский край) и Европы (Германия, Украина, Франция). Полученные данные свидетельствуют о том, что голозерные сорта не уступают пленчатым образцам по урожайности и другим признакам. Выделенные образцы – перспективные источники продуктивности для Северо-Западного региона.
2. Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние ($p<0,05$) генотипа и условий года на все хозяйственно ценные признаки голозерного ячменя. Фактор «генотип» внес наибольший вклад в признаки (более 60%): длина главного колоса, число колосков и зерен в главном колосе, масса зерна с главного колоса, содержание белка и крахмала в зерновках. Данные признаки в большей степени определяются генотипом и мало зависят от условий окружающей среды. Наибольший вклад фактор «год» внес только в продолжительность периода «колошение-созревание».
3. С помощью корреляционного анализа установлены зависимости между урожайностью и другими признаками голозерного ячменя. Выявлена положительная связь между урожайностью двурядного и шестирядного голозерного ячменя и высотой растений ($r = 0,26$ и $r = 0,60$), длиной колоса ($r = 0,46$ и $r = 0,50$), числом колосков ($r = 0,51$ и $r = 0,50$), числом зерен ($r = 0,60$ и $r = 0,73$), массой зерна с главного колоса ($r = 0,59$ и $r = 0,76$), содержанием крахмала ($r = 0,54$ и $r = 0,60$); и отрицательные – продолжительностью периода «колошение-созревание» ($r = -0,23$ и

r = -0,28), содержанием белка (r = -0,39 и r = -0,64). Урожайность как двурядного, так и шестирядного голозерного ячменя тесно связана со всеми показателями продуктивности колоса, то есть следует обращать особое внимание на данные параметры при подборе исходного материала.

4. Биохимический анализ зерна голозерного ячменя позволил выделить ценные источники с оптимальным соотношением показателей белка, крахмала, β-глюканов и антоцианов для разных направлений использования. Большинство образцов голозерного ячменя достоверно превышают пленчатый по содержанию этих химических соединений. В среднем высоким содержанием белка и β-глюканов характеризуются местные сорта с черной окраской зерновок, которые относятся к Абиссинскому центру разнообразия и представлены перспективными таксономическими разновидностями var. *duplinigrum*, var. *nigrinudum*, var. *griseinigrum*, var. *dupliatrum*. Наибольшее содержание белка и β-глюканов отмечено преимущественно у образцов из стран Азии, в особенности из Японии, регионов Кавказа (Грузия, Северная Осетия, Дагестан) и Африки (Эфиопия, Судан, ЮАР). Голозерные местные образцы из Азии, в особенности из Восточноазиатского центра и селекционного материала, полученного с использованием исходного материала из данного центра, с фиолетовой или черной окраской зерновки характеризуются повышенным содержанием свободных антоцианов.
5. Фитопатологическая оценка показала широкое разнообразие ячменя по устойчивости к мучнистой росе. На естественном инфекционном фоне устойчивыми оказались 19 образцов, преимущественно из Европы, а также местные сорта Эфиопии, Японии, Индии. По результатам оценки на ювенильной стадии развития растений выявлено 5 высокоустойчивых образцов (1 голозерный и 4 пленчатых). Умеренно устойчивы 6 генотипов (5 голозерных и 1 пленчатый). Молекулярно-генетический скрининг позволил выделить 4 пленчатых и 6 голозерных образцов, защищенных эффективным геном устойчивости к мучнистой росе *mlo11*.
6. Молекулярно-генетический скрининг с использованием внутригенных маркеров позволил идентифицировать короткостебельные образцы с аллелями *sdw1.a/sdw1.e, sdw1.c, sdw1.d* гена *HvGA20ox2,* а также образцы с сочетанием аллелей *sdw1.c* и *uzu1.a* двух генов *HvGA20ox2* и *HvBRI1*. Разработаны два dCAPS-маркера для идентификации аллелей *sdw1.c* гена *HvGA20ox2* и *ari-e.GP* гена *HvDep1*. Сопоставление результатов генотипирования и фенотипирования показало, что аллели короткостебельности у всех генотипов определяют высокую или среднюю устойчивость к полеганию, независимо от влияния погодных условий. У 12 образцов выявлен новый аллель гена *HvGA20ox2,* обозначенный *sdw1.ins*, который характеризуется инсерцией транспозона Thalos_2, а также вставкой -GTTA-, общей с аллелем *sdw1.c*, и однонуклеотидной заменой в позиции 165 G→A.
7. Оценка ассоциаций между фенотипом и генотипом по хозяйственно ценным признакам с помощью биоинформационного анализа GWAS позволила обнаружить более 219 значимых маркеров для всех изучаемых признаков. Выделенные маркеры ассоциированы с геномными локусами на всех хромосомах ячменя. Наибольшее число локусов выявлено для длины колоса, массы зерна с колоса, массы 1000 зерен, числа колосков и зерен с главного колоса, что, вероятно, связано с генетической однородностью признаков, выявленной при фенотипировании. Полученные данные можно использовать в фундаментальных исследованиях для поиска механизмов формирования количественных признаков, которые вносят большой вклад в урожайность растений.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

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

- скороспелость с повышенной урожайностью: к-3519 Orqe nue petite (Франция), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-16448 Колхозный 7 (Ленинградская обл.), к-16535 (Ставропольский край), к-16623 24 (Псковская обл.), к-17948 Местный (Ленинградская обл.);
- высокоурожайные: среди шестирядных – к-16623 24 (Псковская обл.), к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), среди двурядных – к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.), к-16535 (Ставропольский край);
- высокоурожайные на уровне пленчатых стандартов:
  - скороспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-17948 Местный (Ленинградская обл.);
  - раннеспелые и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-30919 Омский голозерный 1 (Омская обл.), к-31178 Lawina (Германия);
  - с укороченной соломиной, среднеспелые, и устойчивые или среднеустойчивые к полеганию: к-31520 Казацький (Украина), к-20928 Nackta (Германия);
  - среднерослые, скороспелые, с высокой массой зерна с колоса: к-16623 24 (Псковская обл.), к-16535 (Ставропольский край), к-4736 Неведомый (Кировская обл.), к-17948 Местный (Ленинградская обл.), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-4306 Местный, к-9537 Местный сд-2, к-18118 Пайтовский голозерный (Архангельская обл.), к-3519 Orqe nue petite (Франция);
  - среднерослые, скороспелые, с высокой массой 1000 зерен: к-16535 (Ставропольский край);
- урожайные на уровне голозерных стандартов:
  - → ультраскороспелые: к-9425 Местный (Республика Коми), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия), к-11073 N995 (Приморский край), к-28684 EP 79=L 92 (Эфиопия), к-16885 Гаринский (Свердловская обл);
  - → скороспелые: к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-25793 L94 (Эфиопия), к-3082 Местный (Иран), к-4539 Местный (Тульская обл.), к-20923 Arabische (Германия), к-19109 Местный (Индия), к-31178 Lawina (Германия), к-30284 Namoi (Австралия), к-514 Местный (Украина), к-10816 Местный (Афганистан), к-17574 Tiroler nacktgerste (Австрия), к-3800 Местный (Украина), к-11069 N166 (Приморский край), к-24817 H-3869 Gidole 2 (Эфиопия);
  - → скороспелые, крупнозерные: к-4539 Местный (Тульская обл.), к-514 Местный (Украина), к-3082 Местный (Иран), к-19109 Местный (Индия), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-3800 Местный (Украина);
  - → с длинным колосом и большим числом зерен в колосе: к-26742 Beerhadaka (Япония), к-31105 Tercel (Канада), к-26947 CF-115 (Франция), к-31049 Bear (США), к-31050 Clearwater (США), к-3664 Nackt kleine (Германия), к-30231 OUM5 lzd=uz (США);
  - → с содержанием белка более 17%: к-21694 Голозерный 1 (Свердловская обл.), к-16535 Местный (Ставропольский край), к-26742 Beerhadaka (Япония), к-16448 Колхозный 7 (Ленинградская обл.), к-19109 Местный (Индия), к-4526 Местный (Ивановская обл.), к-31228 Ахіллес (Украина), к-30284 Namoi (Австралия), к-31431 AF Cesar (Чехия), к-19412 CN 294 (Индия), к-22784 Abyssinian 1102 (Эфиопия);

- скороспелые, устойчивые к полеганию с укороченной соломиной: к-20923 Arabische (Германия), к-26254 Abyssinian 2231 (Эфиопия), к-29730 Xima La 6 (Китай), к-25816 Select Bifarb (США), к-7000 Местный (Япония), к-28078 S-306 (Мексика), к-28868 Сложный гибрид (Мексика), к-31059 Tamalpais (США);
- с оптимальным соотношением белка и β-глюканов (3:1), низким содержанием крахмала: к-21363 Shikokuhadaka N 3 (Япония), к-20121 AHOR 3577, к-20076 AHOR 2558, к-26590, к-23378 C.I.10405, к-18703 Jet (Эфиопия), к-25803 Orfeo (Италия), к-28961 Karan 19 (индия) и др.;
- с низким содержанием β-глюканов, низким содержанием белка и высоком содержанием крахмала: к-31143 Irbe (Латвия) и к-31106 CDC Gainer (Канада);
- с высоким содержанием белка и низким содержанием β-глюканов: к-31367 Kornelija (Латвия), к-23491 De printempe (Франция), к-25085 TRO2-PRO2-CEV и к-28645 S-274 (Мексика), к-31520 Казацький (Украина) к-29440 N16 (Беларусь);
- образцы, устойчивые к мучнистой росе, и носители эффективного аллеля *mlo11*: Abyssinian 1102=L94 к-20921, Arabische к-20923, L94 к-25793, Белорусский 76 к-27080, EP 79=L92 к-28684, Abyssinian 1105 к-29820;
- образцы ячменя с различными аллеями короткостебельности:
  - → аллель *sdw1.d* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): AF Lucius к-31430, Белорусский 76 к-27080, S-281 к-28650, Namoi к-30284;
  - → аллель *sdw1.a* или *sdw1.e* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): Karan 3 к-28957, Karan 19 к-28961, Tamalpais к-31059;
  - → аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*): Xima La 6 к-29730 и Potra к-26209;
  - → аллель *sdw1.c* гена *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*) в сочетании с аллелем *uzu1.a* гена *uzu1* (*HvBRI1*): Ehimehadaka N4 к-21338, Jamatohadaka к-21341, Shikokuhadaka N3 к-21363, Shinjinryoku N1 к-21378.
- Подана заявка на патент изобретения № 2024119127/10(042524) «ДНК-маркер аллеля *sdw1.c* для селекции короткостебельных сортов ячменя».

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Лукина, К.А**. Содержание антоцианов в образцах зерновок ячменя и овса из коллекции ВИР / **К.А. Лукина**, О.Ю. Шоева, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов // Биотехнология и селекция растений. – 2021. Т. 4, № 3. – С. 5-14. https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-o4.

2. **Лукина, К.А**. Голозерный ячмень: систематика, селекция и перспективы использования / **К.А. Лукина**, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2022. Т. 26, № 6. – С. 524-536. DOI 10.18699/VJGB-22-64.

3. **Лукина, К.А**. Разнообразие голозерных образцов ячменя из коллекции ВИР по устойчивости к мучнистой росе в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации / **К.А. Лукина**, Р.А. Абдуллаев, Н.В. Алпатьева, И.Г. Лоскутов, О.Н. Ковалева // Экологическая генетика. – 2024. Т. 22, № 3. – С. 243-253. doi: 10.17816/ecogen634379.

4. **Лукина, К.А.** Исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе РФ / **К.А. Лукина**, И.Г. Лоскутов, В.И. Хорева, О.Н. Ковалева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2024. Т. 185, № 4. – С. 107-117. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-107-117.

5. **Lukina, K.A.** Determination of the Allelic Composition of the *sdw1/denso* (*HvGA20ox2*), *uzu1* (*HvBRI1*) and *ari-e* (*HvDep1*) Genes in Spring Barley Accessions from the VIR Collection

/ **K.A. Lukina**, I.V. Porotnikov, O.Y. Antonova, O.N. Kovaleva // Plants. – 2024. – Vol. 13. – № 376. https://doi.org/10.3390/plants13030376.

6. **Лукина, К.А**. Полногеномный анализ ассоциаций для идентификации SNP маркеров, связанных с продуктивностью колоса ячменя (*Hordeum vulgare* L.) / **К.А. Лукина**, И.В. Розанова, О.Н. Ковалева, Н.А. Швачко, И.Г. Лоскутов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2025. – Т. 186. – № 4. – https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-...-.... (в печати, принята к публикации 09.09.2025).

Публикации в других изданиях

7. **Лукина, К.А**. Идентификация генов короткостебельности у образцов ячменя коллекции ВИР / **К.А. Лукина**, О.Н. Ковалева, И.В. Поротников // Генетические ресурсы растений для генетических технологий: к 100-летию Пушкинских лабораторий ВИР: материалы Всероссийской научно-практической конференции, г. Санкт-Петербург, 22–23 июня 2022 года. – Санкт-Петербург: ВИР, 2024. – С. 97-99. – EDN: RQMFBZ.

8. **Лукина, К.А.** Устойчивость к полеганию короткостебельных образцов ячменя / **К.А. Лукина**, О.Н. Ковалева // V Вавиловская международная конференция: к 135-летию со дня рождения Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург, 21–25 ноября 2022 года. – Санкт-Петербург: ВИР, 2022. – С. 79-80. – EDN: OVHGYN.

9. **Лукина, К.А**. Генетические ресурсы голозерного ячменя для перспективных направлений селекции / **К.А. Лукина**, О.Н. Ковалева // Особенности селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур в условиях импортозамещения: материалы международной научно-практической онлайн конференции молодых ученых и специалистов, г. Орел, 25 ноября 2022 года. – Орел: ФГБНУ ФНЦ ЗБК, 2022. – С. 77-82. – EDN: DWDARM.

10. **Лукина, К.А**. Разработка dCAPS-маркеров для идентификации аллелей короткостебельности *sdw1.c* и *ari-e.GP* у образцов ячменя / **К.А. Лукина**, И.В. Поротников, О.Ю. Антонова, О.Н. Ковалева // Генофонд растений как стратегический фактор стабильности развития Российской Федерации : тезисы докладов Международной научно-практической конференции, проходящей в рамках Всероссийского координационного совета по зернофуражным культурам и Второго научного Форума «Генетические ресурсы России», г. Санкт-Петербург, 28–30 июня 2023 года. – Санкт-Петербург: ВИР, 2023. – С. 60-61. – DOI 10.30901/978-5-907145-95-5. – EDN: KNSMSQ.

11. **Лукина, К.А.** Идентификация аллельного разнообразия генов короткостебельности у образцов ярового ячменя коллекции ВИР / **К.А. Лукина**, И.В. Поротников, О.Ю. Антонова, О.Н. Ковалева // Материалы международной научной конференции «Селекция и генетика культурных растений – 18 октября 2023 года», посвященной 100-летию кафедры генетики, селекции и семеноводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – Москва: РГАУ-МСХА, 2023. – С. 24-27. – ДОИ 10.26897/978-5-9675-1994-6-2023-327. – EDN: KJMWTV.

12. **Лукина, К.А.** Разнообразие по продолжительности вегетационного периода образцов ярового ячменя из коллекции ВИР в условиях Северо-Западного региона РФ / **К.А. Лукина**, О.Н. Ковалева // Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве: Материалы X Международной научно-практической конференции, посвященной 300-летию Российской академии наук, Киров, 08–09 ноября 2023 года. – Киров: ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока, 2023. – С. 105-110. – EDN AKTVOB.

13. **Лукина, К.А.** Устойчивость образцов голозерного ячменя к мучнистой росе в условиях Северо-Запада России / **К.А. Лукина**, Р.А. Абдуллаев, О.Н. Ковалева // V Всероссийский конгресс по защите растений. Сборник тезисов докладов. – Санкт-Петербург: ФГБНУ ВИЗР, 2024. – С. 301. – EDN: JSLJEH.

14. **Лукина, К.А.** Голозерный ячмень как источник для селекции сортов с высоким качеством зерна / **К.А. Лукина**, В.И. Хорева, О.Н. Ковалева // ВИР – 130: Генетические ресурсы растений: к 130-летию со дня учреждения Бюро по прикладной ботанике при Ученом комитете Министерства земледелия и государственных имуществ Российской империи: материалы конференции, г. Санкт-Петербург, 05–09 ноября 2024 года. – Санкт-Петербург: ВИР, 2024. – С. 215-215. – DOI 10.30901/978-5-907780-13-2.