

Обзорная статья
УДК 631.523:633.16
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-012



Аллельное разнообразие генов короткостебельности ячменя *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1* и *HvDep1* – интеграция литературных данных и результатов анализа пангенома *in silico*

И. В. Поротников, К. А. Лукина, О. Ю. Антонова, О. Н. Ковалева

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ксения Андреевна Лукина, k.lukina@vir.nw.ru

Настоящий обзор посвящен анализу полиморфизма генов короткостебельности *HvGA20ox2*, *HvBRI1* и *HvDep1* культурного ячменя, а также перспективного в этом плане гена *Sln1*. Обобщены данные о механизме действия и роли в селекции их аллелей, как природных, так и индуцированных. С целью расширения сведений о полиморфизме генов *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1* и *HvDep1* в обзор интегрированы результаты анализа *in silico* их последовательностей в пангеноме культурного ячменя, включающего 53 генотипа. В результате выявлен спектр ранее неизвестных гаплотипов и мутаций, потенциально ассоциированных с признаком высоты растений. Для гена *HvGA20ox2* идентифицировано 10 гаплотипов промоторной области и 6 типов белка, включая известные аллели *sdw1.c*, *sdw1.d*, *sdw1.ins* и *sdw1.ZU9*, причем последние два дифференцированы на подтипы. Ген *Sln1* характеризовался высокой консервативностью кодирующей области (изменения обнаружены лишь у 3 генотипов) при значительном разнообразии промотора (13 гаплотипов). Для гена *HvBRI1* выявлен аллель короткостебельности *uzu1.a*, однако в целом для него характерен наименьший полиморфизм как промоторной, так и кодирующей области. Для гена *HvDep1* показана максимальная вариабельность промотора (81% образцов отличались от дикого типа) при высокой консервативности белка. Таким образом, полученные сведения расширяют возможности направленного использования выявленного генетического разнообразия для дальнейших фундаментальных и прикладных исследований в селекции ячменя.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., промотор, белок, полиморфизм, пангеном, гаплотипы

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (№ 25-26-00341, <https://rscf.ru/project/25-26-00341/>).

Для цитирования: Поротников И.В., Лукина К.А., Антонова О.Ю., Ковалева О.Н. Аллельное разнообразие генов короткостебельности ячменя *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1* и *HvDep1* – интеграция литературных данных и результатов анализа пангенома *in silico*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2026;187(1):262-276. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-012

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-o12

Allelic diversity of the barley semidwarfing genes *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1*, and *HvDep1*: integrating published data and results of the *in silico* pangenome analysis

Igor V. Porotnikov, Kseniia A. Lukina, Olga Yu. Antonova, Olga N. Kovaleva

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Kseniia A. Lukina, k.lukina@vir.nw.ru

This review is focused on analyzing the polymorphism of the dwarfing genes *HvGA20ox2*, *HvBRI1*, and *HvDep1* in cultivated barley, as well as the *Sln1* gene, which is promising in this regard. Data on the mechanism of action and the role of their natural and induced alleles in barley breeding are summarized. To expand our understanding of the polymorphism of *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1*, and *HvDep1*, this review integrates the results of the *in silico* analysis of their sequences in the cultivated barley pangenome, which includes 53 genotypes. This approach revealed a spectrum of previously uncharacterized haplotypes and mutations potentially associated with plant height. For *HvGA20ox2*, 10 promoter haplotypes and 6 protein types were identified, including the known alleles *sdw1.c*, *sdw1.d*, *sdw1.ins*, and *sdw1.ZU9*, with the latter two differentiated into subtypes. The *Sln1* gene was characterized by a highly conserved coding region (changes were detected in only three genotypes), whereas the promoter region exhibited considerable variability, with 13 haplotypes. For *HvBRI1*, the *uzu1.a* dwarfism allele was identified; however, this gene is characterized by the lowest polymorphism of both the promoter and coding regions. The highest promoter variability (81% of the accessions differed from the wild type) with highly conserved protein was demonstrated for *HvDep1*. Thus, these data expand opportunities for the targeted application of the identified genetic diversity in further fundamental and applied research in barley breeding.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., promoter, protein, polymorphism, pangenome, haplotypes**Acknowledgments:** the study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (No. 25-26-00341, <https://rscf.ru/project/25-26-00341/>).**For citation:** Porotnikov I.V., Lukina K.A., Antonova O.Yu., Kovaleva O.N. Allelic diversity of the barley semidwarfing genes *HvGA20ox2*, *Sln1*, *HvBRI1*, and *HvDep1*: integrating published data and results of the *in silico* pangenome analysis. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(1):262-276. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-o12

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors or their employers.

Введение

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – важная продовольственная, кормовая и пивоваренная культура, отличающаяся хорошей адаптивностью к различным условиям выращивания. Однако недостаточная прочность соломины приводит к полеганию даже в благоприятные для роста и развития годы, что ограничивает потенциальную урожайность ячменя. Полегание влияет на качество зерна из-за развития болезней, прорастания на корню, затрудняет механизированную уборку и снижает общую урожайность растений. Потери урожая при полегании могут составлять от 10 до 50%. Поэтому особое значение в современных селекционных программах уделяется устойчивости к полеганию (Kovrigina, Zaushintsena, 2010).

Решение проблемы устойчивости ячменя к полеганию селекционными методами связывают, прежде всего, с уменьшением высоты растений. Использование мутаций в генах, контролирующих высоту растений, дало возможность создавать короткостебельные сорта, что позволило в 50–60-х гг. XX в. существенно увеличить урожайность для таких зерновых культур, как пшеница, рис и ячмень (Hedden, 2003). Для ячменя идентифицировано более 30 генов и локусов, ассоциированных с карликовостью (высота растений менее 40 см) и полукарликовостью (от 41 до 80 см), в том числе *brachytic (brh)*, *semi-brachytic (uzu)*, *slender 1 (sln1)*, *breviaristatum (ari)*, *erectoides (ert)*, *semi-dwarf (sdw)*, *slender dwarf (sls)* и *dense spike (dsp)* (Dockter, Hansson, 2015; Xu et al., 2017). Однако лишь немногие из этих генов используются в селекции ячменя из-за их негативного плейотропного эффекта (Kuczyńska et al., 2013). Наибольшее распространение в селекционных программах получили различные аллели короткостебельности генов *sdw1/denso (HvGA20ox2)*, *uzu1 (HvBRI1)* и *ari-e (HvDep1)*. Перспективным источником для селекции может выступать ген *Sln1* – ортолог генов «зеленой революции» *Rht-B1* и *Rht-D1* мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и *Sr1* риса (*Oryza sativa* L.) (Peng et al., 1999; Ikeda et al., 2001; Chandler et al., 2002; Fu et al., 2002).

С развитием технологии секвенирования следующего поколения стало возможным быстро и сравнительно дешево получать полногеномные сборки многих важных сельскохозяйственных культур. Важный результат – составление и получение пангеномов, отображающих генетическое разнообразие конкретного вида, рода, семейства. Это достигается включением в пангеном генотипов различного происхождения, относящихся к разным внутривидовым таксонам. Генотипы могут отличаться по однонуклеотидным заменам (далее SNP) и инсерциям или делециям – инделям (далее InDel). Часто в пангеном включают генотипы, представленные местными образцами, что позволяет частично избежать проблем, связанных с «узким горлышком селекции». Таким образом, пангеном служит отличным инструментом для поиска и анализа полиморфизма генов у представителей определенного вида и, в частности, может быть использован для анализа полиморфизма генов, ответственных за короткостебельность культурного ячменя.

В данном исследовании (1) проведена систематизация литературных данных об аллельных вариантах основных генов короткостебельности ячменя – *HvGA20ox2*, *HvBRI1*, *HvDep1* и перспективного гена *Sln1*; (2) информация об аллельном составе данных генов дополнена результатами анализа *in silico* их последовательностей, представленных в пангеноме ячменя, что позволило вы-

явить новые мутации и гаплотипы, потенциально связанные с короткостебельным фенотипом.

Пангеном ячменя для анализа *in silico* генов короткостебельности

Недавно опубликованный пангеном ячменя (Jayakodi et al., 2024; <https://plants.ensembl.org/index.html>) включает аннотированные полногеномные сборки 53 генотипов культурного ячменя различного происхождения. Для получения репрезентативной выборки авторами подобраны образцы, различающиеся по географическому происхождению, рядности колоса и типу развития. Значительная часть образцов (36) относится к местным формам, при этом особое внимание уделено образцам из центра разнообразия ячменя на Ближнем Востоке (Йемен, Сирия, Турция, Иран, Афганистан). Кроме того, в наборе присутствуют 17 селекционных сортов разного происхождения, в том числе: сорт 'Mogex', на основе которого собран референсный геном; два элитных европейских сорта для производства солода ('RGT Planet' и 'Hockett'); два сорта с высокой эффективностью к трансформации ('Golden Promise' и 'Igr1'); немецкий сорт 'Barke' – родительская форма нескольких картирующих популяций; три сорта, имеющие агрономическое и научное значение, выступающие в качестве родителей для получения мутантов ('Bonus', 'Foma' и 'Bowman'). Среди них 25 двурядных, 26 шестирядных и 2 интермедийных. В зависимости от типа развития образцы набора классифицированы как яровые (39), озимые (10) и двуручки (3 образца).

Пангеном ячменя как нельзя лучше подходит для анализа генов короткостебельности, поскольку он включает образцы с уже идентифицированными аллелями данных генов и образцы с аллелями дикого типа (далее WT), что упрощает сравнительную характеристику при анализе *in silico*. Так, сорта 'Mogex' и 'Bowman' относятся к данному типу по всем трем изучаемым генам (Chono et al., 2003; Jia et al., 2009; Dockter, Hansson, 2015; Teplyakova et al., 2017); сорт 'Golden Promise' является носителем аллеля *ari-e.GP* гена *HvDep1* (Wendt et al., 2016); сорта 'Barke' и 'RGT Planet' унаследовали от сорта 'Triumph' аллель *sdw1.d* гена *HvGA20ox2* (Teplyakova et al., 2017; Jayakodi et al., 2020); геном линии Akashinriki содержит аллель *uzu1.a* гена *HvBRI1* (Chono et al., 2003).

Для поиска в пангеноме ячменя генов короткостебельности мы применяли алгоритм BLAST с использованием референсных последовательностей генов из баз данных NCBI: *HvGA20ox2* (LOC123445118), *Sln1* (LOC123447390), *HvBRI1* (LOC123444284), *HvDep1* (мПНК – FJ039903.1). Для всех 53 генотипов культурного ячменя успешно найдены и извлечены последовательности всех четырех генов, аннотированных ранее (Electronic Supplementary Materials, Table S1)¹. Исключение составили несколько аллелей (см. далее), нонсенс-мутации в которых приводили к появлению сильно укороченных белков, что не позволяло алгоритмам автоматической аннотации идентифицировать их. Такие последовательности были определены нами исключительно по гомологии, с использованием BLAST.

Дополнительно, с целью охарактеризовать полиморфизм промоторных участков, для каждого гена изучили

¹ Приложение таблица S1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>).

области «вверх по течению», охватывающие примерно 1000 пн до стартового кодона, что должно быть достаточно для покрытия регуляторных последовательностей генов.

Выравнивание аминокислотных последовательностей белковых продуктов генов, а также нуклеотидных

ный домен 2-оксоглутарат-зависимой Fe(II)-диоксигеназы (2OG-FeII_Oxy, PF03171), типичный для суперсемейства 2-оксоглутарат-зависимых диоксигеназ (рис. 1). Данный домен обеспечивает координацию кофакторов (Fe(II) и 2-оксоглутарата) и катализирует гидроксирование гиббереллинов (Hausinger, 2015).

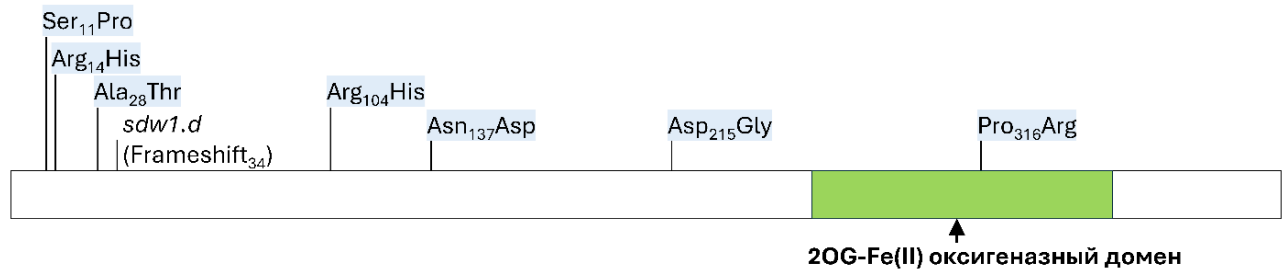


Рис. 1. Схема белка, кодируемого геном *HvGA20ox2*. Аннотация дана согласно ресурсу Pfam, доступному на сайте InterPro (<https://www.ebi.ac.uk/interpro>).

Синим обозначены аминокислотные замены, выявленные в пангеноме ячменя

Fig. 1. Schematic diagram of the protein encoded by the *HvGA20ox2* gene. The annotation is based on the Pfam resource available on the InterPro website (<https://www.ebi.ac.uk/interpro>).

Amino acid substitutions identified in the barley pangenome are highlighted in blue

последовательностей участков с промотором проводили при помощи программ MEGA11 (<https://www.megasoftware.net>) и Unipro UGENE v.52.0 (Okonechnikov et al., 2012). Для построения филогенетических деревьев использовали метод невзвешенной попарной группировки с усреднением (unweighted pair group method using arithmetic averages – UPGMA) на основе эволюционных расстояний, вычисленных методом максимального составного правдоподобия (maximum composite likelihood) и выраженных в количестве нуклеотидных замен на сайт. Анализ проведен в программе MEGA11.

Обозначения аминокислотных замен и инделей приведены в тексте статьи и приложениях согласно общепринятой номенклатуре HGVS (<https://hgvs-nomenclature.org>). Префиксы «с.» и «р.» в начале обозначений (например с.-45T>G) указывают на отношение описываемых мутаций к кДНК (сDNA) или белку (protein) определенного гена соответственно.

Анализ гена *HvGA20ox2* Литературные сведения о функции и полиморфизме гена

Большую роль в селекции короткостебельных форм культурного ячменя играет локус *sdw1/denso*. В качестве функционального гена этого локуса идентифицирован ген *HvGA20ox2* – ортолог гена *OsGA20ox2* риса (Jia et al., 2009; Xu et al., 2017). Ген *HvGA20ox2* кодирует гиббереллин-20-оксидазу (белок размером 414 АК), которая участвует в предпоследнем этапе синтеза фитогормона роста гиббереллина (далее ГА) – преобразует промежуточные формы ГА₁₂ и ГА₅₃ в их соответствующие С₁₉-формы ГА₃ и ГА₂₀, служащие предшественниками биологически активных форм ГА₄ и ГА₁ (Sakamoto et al., 2004; Hausinger, 2015; Xu et al., 2017; Gao, Chu, 2020).

У ячменя ген *HvGA20ox2* локализован на хромосоме 3Н1 и представлен нуклеотидной последовательностью длиной 4831 пн (аллель дикого типа), содержащей 3 экзона и достаточно большие нетранслируемые районы на 5'- и 3'-концах (5'-UTR и 3'-UTR) (Jia et al., 2009; Xu et al., 2017). Белковый продукт гена содержит консерватив-

Мутанты по гену *HvGA20ox2* обладают короткостебельным фенотипом и чувствительны к обработке экзогенной ГА, что подтверждает участие этого гена в синтезе фитогормона. Существует по меньшей мере несколько различных аллелей гена *HvGA20ox2*:

1) аллель *sdw1.c* (изначально *denso*), обнаруженный у датского сорта 'Abed Denso', является одним из источников короткостебельности естественного происхождения (Haahr, von Wettstein, 1976). Данный аллельный вариант имеет делецию одной пары нуклеотидов и инсерцию размером 4 пн в районе 5'-UTR, а также ряд других мутаций в кодирующей части гена, которые, однако, не затрагивают аминокислотную последовательность белка (Xu et al., 2017; Xie et al., 2024). За счет мутаций в 5'-UTR аллель обладает сниженной экспрессией, приводящей к полукарликовому фенотипу. Аллель *sdw1.c* успешно перенесен в сорта 'Deba Abed' и 'Maris Mink', через которые введен в селекционный процесс на юге Швеции и Дании;

2) аллель *sdw1.a* индуцирован в сорте 'Jotun' посредством рентгеновского излучения и характеризуется полной делецией самого гена *HvGA20ox2* (Mickelson, Rasmusson, 1994; Xu et al., 2017). Данный аллель в основном используется в западных штатах США, Канаде и Австралии для создания сортов ячменя кормового назначения, таких как 'Yerong' и 'UC828' (Jia et al., 2009);

3) аллель *sdw1.e* получен у сорта 'Risø no. 9265', созданного в рамках селекционной программы с помощью воздействия нейтронами на растения сорта 'Bomi'. Как и у аллеля *sdw1.a*, у аллеля *sdw1.e* обнаружена полная делеция гена *HvGA20ox2* (Haahr, von Wettstein, 1976; Jia et al., 2015). Однако информации по внедрению данного аллеля в другие сорта современной селекции нет;

4) мутантный аллель *sdw1.d* (*sdw1/denso*) у сорта 'Diamant' получен путем рентгеновского облучения сорта 'Valticky' в 1965 г. Аллель *sdw1.d* является единственным, фенотипическое проявление которого связано с изменениями в кодирующей последовательности: он несет делецию 7 пн в первом экзоне, приводящую к сдвигу рамки считывания и к укороченному белковому продукту (Xu et al., 2017). Доказан эффект этой делеции на снижение

высоты растений примерно на 13 см, а также на задержку времени цветения на 3–5 дней, независимо от факторов окружающей среды (Terlyakova et al., 2017). С другой стороны, для аллеля *sdw1.d* не обнаружено существенного влияния ни на показатели качества зерна (содержание белка и крахмала), ни на массу 1000 зерен (Terlyakova et al., 2017). В связи с отсутствием этих нежелательных плейотропных эффектов аллель *sdw1.d* играл ключевую роль для селекции – сорт ‘Diamant’ использован для успешного создания более 150 новых европейских сортов, особенно пивоваренного направления (Bowman, 1967);

5) аллель *sdw1.ins* характеризуется тандемно расположенными в 5'-UTR инсерциями размером 4 пн (как у аллеля *sdw1.c*) и 162 пн (транспозон *Thalos_2*) в позиции –312 пн от стартового кодона. Данный аллель обнаружен нами у местных образцов различного происхождения (Lukina et al., 2024);

6) аллель *sdw1.ZU1* имеет вставку 96 пн в промоторной области. За счет изменения активности промотора гена *HvGA20ox2* этот аллель ассоциирован со сниженной высотой растений на 14% и увеличением всхожести семян на 18% относительно дикого типа. Данный аллель выявлен в восточноазиатских и российских сортах ячменя, считается перспективным для селекции пивоваренных сортов (Xie et al., 2024).

Таким образом, мутации в гене *HvGA20ox2* оказывают плейотропный эффект, то есть влияют на многие признаки, в том числе на общую адаптивность, зерновую продуктивность и качество зерна (Kuczyńska et al., 2014; Terlyakova et al., 2017). Основная характеристика – уменьшение длины междоузлий стебля и повышение устойчивости к полеганию. Полукарликовые сорта с мутациями в гене *sdw1/denso* входят в родословные большинства современных сортов ячменя для кормовых целей в западных штатах США, Канаде, Австралии, а также в родословные пивоваренных сортов Европы (Jia et al., 2009).

Анализ гена *in silico*

Анализ промоторной области

В качестве промоторной области изучен участок до 970 пн вверх по течению от стартового кодона (–970 пн). У 53 генотипов ячменя на данном участке всего выявлено 15 InDel-мутаций и 38 однонуклеотидных замен – SNPs. Доля генотипов с мутантным типом промотора (отличных от сортов ‘Bowman’ и ‘Morex’) составила 62,26%. Различные сочетания мутаций в промоторной области рассматривали как гаплотипы, всего у образцов в пангеноме ячменя выделено 10 гаплотипов (Electronic Supplementary Materials, Table S2²; рис. 2).

Гаплотип #1 (WT) наиболее представлен в выборке, он включает 20 генотипов, среди которых сорта ‘Bowman’ и ‘Morex’ – носители аллеля дикого типа по литературным источникам (Jia et al., 2009) Данный гаплотип объединял как сорта европейской и американской селекции, так и местные формы преимущественно из стран Средиземноморья.

Гаплотип #2 соответствует аллелю *sdw1.c* (см. Electronic Supplementary Materials, Table S2; см. рис. 2): в районе 5'-UTR его последовательность имеет вставку 4 пн

и однонуклеотидную делецию; кроме того, образцы с гаплотипом #2 имеют и другие типичные для *sdw1.c*-аллеля SNPs в первом и третьем экзонах и в области 3'-UTR (Xu et al., 2017).

Гаплотипы #3 и #4 содержат крупные вставки в 5'-UTR, одна из которых идентична ранее описанной нами для аллеля *sdw1.ins*, а другая отличается от нее по девяти SNPs:

– инсерция размером 162 пн (гаплотип #4; аллель *sdw1.ins-1*) ранее была описана нами как аллельный вариант *sdw1.ins* (Lukina et al., 2024). Она выявлена у 8 местных образцов из Эфиопии, Турции, Чехии, Ирана и Йемена;

– инсерция 167 пн (гаплотип #3; аллель *sdw1.ins-2*) представляет собой новый вариант, выявленный у 7 местных образцов из стран Передней и Центральной Азии (см. Electronic Supplementary Materials, Table S2; см. рис. 2).

Гаплотипы #5 и #8 характеризуются наличием вставки в промоторной области гена, соответствующей описанию для недавно открытого аллеля *sdw1.ZU9* (Xie et al., 2024), однако по данным анализа *in silico*, уточненный размер этой вставки составляет 94 пн (вместо ранее описанных 96 пн). В пангеноме ячменя выявлено два варианта инсерции, которые различаются (см. Electronic Supplementary Materials, Table S2; см. рис. 2) по четырем SNPs:

– первый вариант, аллель *sdw1.ZU9-1* (**гаплотип #5**), характерен для образцов ‘Akashinriki’, ZDM02064 и ‘Chikurin Ibaraki’ из Японии и Китая;

– второй вариант, аллель *sdw1.ZU9-2* (**гаплотип #8**), найден у образца HOR 1702 из Афганистана. Кроме вставки, гаплотипы #5 и #8 различаются также по трем SNPs.

Остальные гаплотипы в пангеноме ячменя представлены либо двумя (**гаплотип #6 и #7**), либо единичными образцами (**#9 и #10**) (см. Electronic Supplementary Materials, Table S2; см. рис. 2).

Анализ аминокислотной последовательности белка

В последовательности белка гена *HvGA20ox2* выявлено семь аминокислотных замен, а также сдвиг рамки считывания, вызванный делецией 7 пн (аллель *sdw1.d*), приводящий к синтезу укороченной полипептидной цепи. На основе этих изменений выделено шесть типов кодируемого белка (табл. 1, см. рис. 1).

I тип белка (WT) встречался у 34 генотипов различного происхождения и селекционного уровня, имеющих гаплотипы промотора #1, #2, #3 и #10 (см. табл. 1, рис. 1); в том числе этот тип белка имеют аллельные варианты *sdw1.c* и *sdw1.ins-2* (гаплотипы промотора соответственно #2 и #3).

II тип белка характеризуется одной аминокислотной заменой N137D. Он выявлен у шести генотипов из Азии с гаплотипами промотора #5, #6 и #8. Гаплотипы #5 и #8 соответствуют аллелям *sdw1.ZU9-1* и *sdw1.ZU9-2* (см. табл. 1, рис. 1). Таким образом, эти аллели различаются по промоторной области, но имеют один тип кодируемого полипептида.

III тип белка содержит наибольшее число аминокислотных замен (см. табл. 1). По промоторной области он соответствует гаплотипу #4, куда вошло восемь образцов пангенома с аллелем *sdw1.ins-1* (см. табл. 1, рис. 1). С учетом наличия мутаций как в промоторе, так и в кодирующей области, данный аллель, весьма вероятно, может быть связан с изменением высоты растений.

² Приложение таблица S2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>).

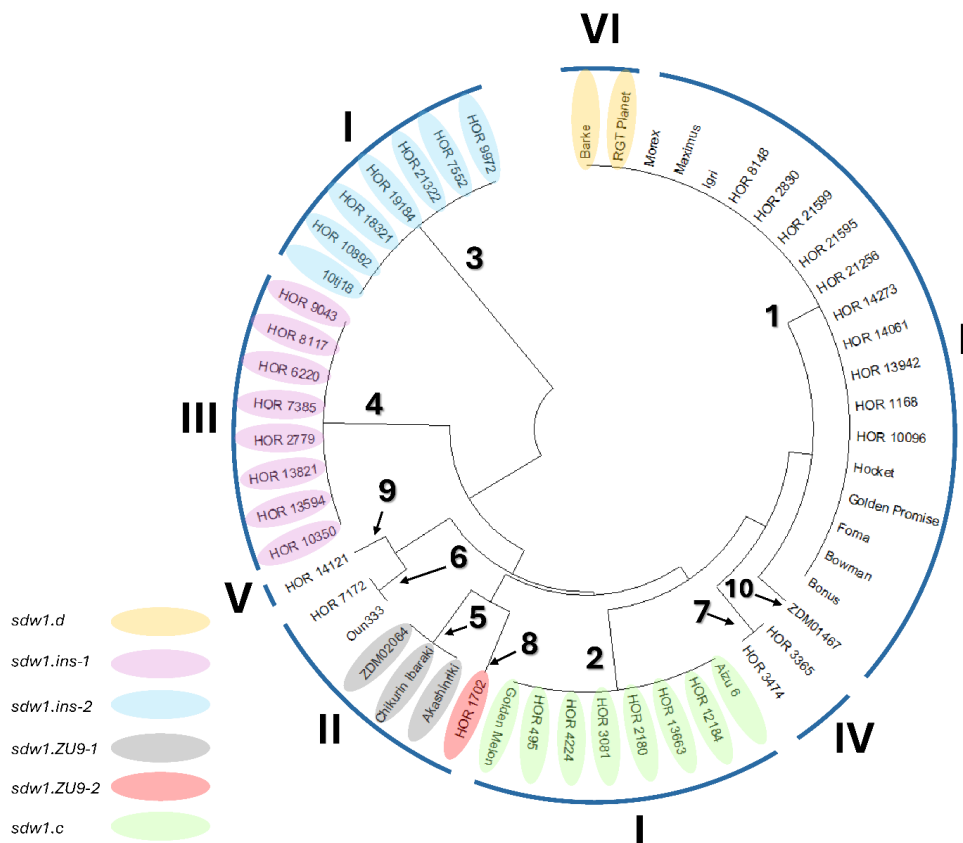


Рис. 2. Круговая дендрограмма, построенная на основе анализа последовательности промоторной области гена *HvGA20ox2* методом UPGMA. Арабскими цифрами внутри дерева обозначены гаплотипы промоторной области, римскими цифрами – принадлежность гаплотипов к определенному типу белка гена

Fig. 2. A circular dendrogram based on the sequence analysis of the *HvGA20ox2* gene promoter region by UPGMA. Arabic numerals within the tree indicate promoter region haplotypes, and Roman numerals indicate the specific protein type of the gene that each haplotype corresponds to

IV и V типы белка содержат по две и три аминокислотные замены соответственно. IV тип белка характерен для двух генотипов из Непала с гаплотипом промотора #7. В свою очередь, V тип белка интересен заменой P316R в консервативном функциональном домене 2-оксоглутарат-зависимой Fe(II)-диоксигеназы (см. табл. 1, рис. 1), что потенциально может быть связано с фенотипическим проявлением. Данный тип белка обнаружен только у одного образца из Сирии с гаплотипом промотора #9 (см. рис. 2).

VI тип белка представляет собой укороченный полипептид, что обусловлено делецией 7 пн в первом экзоне гена и сдвигом рамки считывания, характерным для аллеля *sdw1.d*. В пангеноме ячменя выявлено два сорта европейской селекции с этим аллелем (см. табл. 1, рис. 1).

Таким образом, в пангеноме ячменя были выявлены как уже известные аллели гена *HvGA20ox2* (*sdw1.c*, *sdw1.d*, *sdw1.ins* и *sdw1.ZU9*), так и новые. Недавно открытые аллели *sdw1.ins* и *sdw1.ZU9* при анализе *in silico* дифференцированы на подтипы *sdw1.ins-1/sdw1.ins-2* и *sdw1.ZU9-1/sdw1.ZU9-2*. Показано, что фенотипическое проявление аллелей *sdw1.c* и *sdw1.ins-2*, вероятнее всего, связано с изменениями промоторной области, *sdw1.ins-1*, *sdw1.ZU9-1/sdw1.ZU9-2* – с мутациями как в промоторной области, так и в белке, а *sdw1.d* – исключительно с изменениями в кодирующей области. У незначительного числа образцов из пангенома выявлены потенциально новые аллели гена *HvGA20ox2*: образец ZDM01467 имел редкий уникальный гаплотип промоторной области (#10) и белок

дикого типа; два других образца (HOR 7172, Oun333) были с белком, характерным для аллеля *sdw1.ZU9* (двух его подтипов), но отличались уникальным гаплотипом промотора (#6); выявлены образцы с сочетанием уникального типа белка (IV и V) и промоторной области (#7 и #9 соответственно). Фенотипическое проявление всех этих новых вариантов генетической изменчивости гена *HvGA20ox2* еще только предстоит изучить.

Анализ гена *Sln1* Литературные сведения о функции и полиморфизме гена

Нарушения в процессах передачи сигнала ГА – еще один из механизмов, приводящих к короткостебельности, которая может сохраняться даже при внесении большой концентрации экзогенных ГА. У риса и мягкой пшеницы в рецепции ГА участвуют гены *Slr1* и *Rht-1* (у мягкой пшеницы ген *Rht-1* представлен тремя гомеологичными копиями *Rht-A1*, *Rht-B1*, *Rht-D1*) (Peng et al., 1999; Ikeda et al., 2001). У культурного ячменя ортологом этих генов является ген *Sln1*, аминокислотная последовательность которого на 97% гомологична таковой гена *Rht-D1* мягкой пшеницы (Peng et al., 1999; Chandler et al., 2002; Fu et al., 2002). Показано, что ген *Sln1*, в отличие от *Rht*-генов, не имеет интронов (Chandler et al., 2002).

Ген *Sln1* у культурного ячменя (длина 2588 пн у сорта 'Morex') расположен на хромосоме 4Н и представлен только одним экзоном, кодирующим белок в 618 АК. Как

Таблица 1. Классификация кодируемого геном *HvGA20ox2* белка по аминокислотным заменам, выявленным в пангеноме ячменя. Плюсом обозначены изменения, произошедшие относительно дикого типа**Table 1.** Classification of the *HvGA20ox2*-encoded protein according to amino acid substitutions identified in the barley pangenome. Plus signs indicate changes relative to the wild type

Тип белка / Protein type	Известный аллель- ный вариант ¹ / Known allelic variant ¹	Аминокислотные замены / Amino acid substitutions								Число образцов / Number of accessions
		p.S11P ²	p.R14H	p.A28T	p.Ala34fs ³	p.R104H	p.N137D	p.D215G	p.P316R	
I	<i>wt</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	18
	<i>sdw1.c</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8
	<i>sdw1.ins-2</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	7
	-									1
II	<i>sdw1.ZU9-1</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	3
	<i>sdw1.ZU9-2</i>						+			1
	-	-	-	-	-	-	+	-	-	2
III	<i>sdw1.ins-1</i>	-	+	-	-	+	+	+	-	8
IV	-	+	-	-	-	-	+	-	-	2
V	-	-	-	+	-	-	+	-	+	1
VI	<i>sdw1.d</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	2

Примечание: 1 – известные из литературы аллели *sdw1.ins* и *sdw1.ZU9* были дифференцированы в процессе анализа пангенома *in silico*; 2 – префикс «р.» указывает на отношение описываемых мутаций к последовательности белка, согласно номенклатуре HGVS (<https://hgvs-nomenclature.org/>); 3 – окончание «fs» обозначает сдвиг рамки считывания, согласно HGVS

Note: 1 – the *sdw1.ins* and *sdw1.ZU9* alleles known from published sources were differentiated during the *in silico* pangenome analysis; 2 – the p. prefix indicates the relationship of the described mutations to the protein sequence according to the HGVS nomenclature (<https://hgvs-nomenclature.org/>); 3 – the fs ending denotes a frameshift according to HGVS

и его ортологи, ген *Sln1* отвечает за синтез DELLA-белков, которые являются центральными регуляторами сигнального пути GA: они подавляют рост, опосредованный GA (Chandler, Robertson, 1999; Thomas et al., 2016; Gao, Chu, 2020). Биоактивная форма GA – гибберелловая кислота (GA₃, GA₃) – ослабляет репрессию, вызванную DELLA: GA₃ вступает в связь с белком – рецептором гиббереллина GID1 (Gibberellin Insensitive Dwarf 1), образуя рецепторный комплекс GID1-GA₃, который затем связывается с DELLA, подвергается убиквитинированию и деградации в протеасоме; тем самым происходит снижение концентрации DELLA-белков в клетках, ингибирующих рост растений (Fu et al., 2002; Gao, Chu, 2020).

DELLA-белки относятся к семейству регуляторов транскрипции GRAS (название состоит из первых букв трех белков, где был обнаружен GRAS-домен: Gibberellic Acid Insensitive, GAI; Repressor of *ga1-3*, RGA; ScareCrow, SCR) (Thomas et al., 2016); в их состав входит два домена, включающие в себя различные функциональные мотивы: N-концевой регуляторный домен, содержащий консервативный мотив из четырех АК – DELLA, и C-концевой функциональный домен GRAS (рис. 3) (Chandler, Harding,

2013; Thomas et al., 2016). N-концевой домен важен для распознавания GA₃ и связывания белков DELLA с комплексом GID1-GA, все мутации в нем имеют доминантный или полудоминантный характер (Chandler, Harding, 2013). У мягкой пшеницы в гомеологичных генах *Rht-B1* и *Rht-D1* описаны нонсенс-мутации, приводящие к синтезу укороченного с N-конца белка. Этот мутантный белок неспособен связываться с GID1-GA, в результате происходит накопление DELLA-белков в клетках, вызывающее короткостебельный фенотип (Peng et al., 1999; Pearce et al., 2011). Кроме того, у мягкой пшеницы известны аллели с инсерциями в промоторной и кодирующей областях, которые ассоциированы как с уменьшением, так и с увеличением высоты растений (Pearce et al., 2011; Chandler, Harding, 2013; Li A. et al., 2013; Lou et al., 2016).

У культурного ячменя и риса описано два фенотипических проявления мутаций в белке, кодируемом генами *Sln1* и *Sln1*: короткостебельный фенотип, вызванный мутациями в N-концевом регуляторном домене, а также фенотип типа *slender*, представляющий собой быстрорастущие, удлиненные, тонкие, стерильные растения (Ikeda et al., 2001; Chandler et al., 2002; Fu et al., 2002; Chandler,

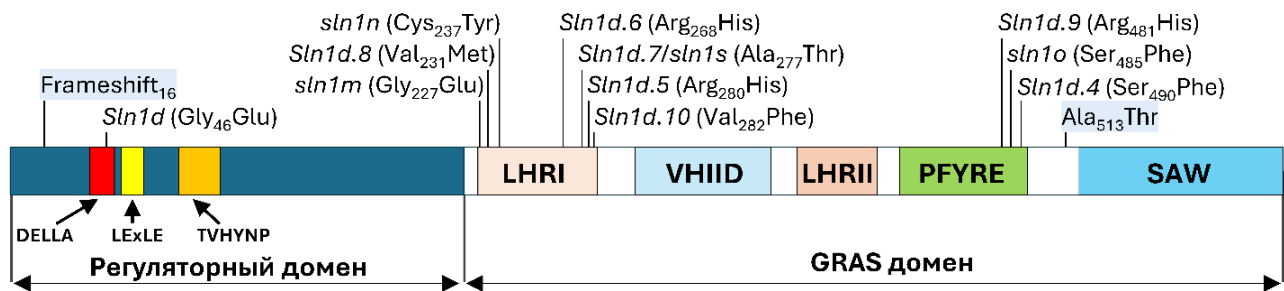


Рис. 3. Схема белка, кодируемого геном *Sln1*. Аннотация дана согласно ранее аннотированному продукту гена-ортолога *Slr1* риса (NP_001405437.1). Локализация индуцированных мутаций дана согласно Р. М. Chandler, С. А. Harding (2013).

Синим выделены изменения в аминокислотном составе, выявленные в пангеноме ячменя

Fig. 3. A diagram of the protein encoded by the *Sln1* gene. The annotation is based on the previously annotated product of the rice ortholog gene *Slr1* (NP_001405437.1). Localization of induced mutations is given according to P. M. Chandler and C. A. Harding (2013).

Amino acid changes identified in the barley pangenome are highlighted in blue

Harding, 2013). Такие генотипы несут мутации в функциональном С-концевом домене GRAS, приводящие к потере репрессорной функции DELLA-белков, в результате чего происходит конститутивная активация GA-сигналинга (Chandler et al., 2002; Chandler, Harding, 2013). У ячменя с помощью серии индуцированных мутаций показана специфичность их фенотипического проявления в зависимости от расположения в GRAS-домене, отвечающем за межбелковые взаимодействия (Chandler, Harding, 2013). Растения с данными мутациями характеризуются резким удлинением стебля, увеличением экспрессии α -амилазы в клетках алейронового слоя; в то же время происходит значительное сокращение длины корней за счет уменьшения размера клеток (Moriconi et al., 2019).

Гены *Rht-B1* и *Rht-D1* мягкой пшеницы имеют несколько аллельных вариантов как естественного, так и искусственного происхождения, которые активно вовлекаются в селекционный процесс (Hedden, 2003; Pearce et al., 2011; Thomas, 2017). В случае культурного ячменя влияние гена *Sln1* на высоту растения изучалось только путем искусственного мутагенеза с участием сортов 'Himalaya' и 'Herta' (Chandler et al., 2002; Fu et al., 2002; Chandler, Harding, 2013). В результате получены мутанты *sln1a* с потерей функции и другие полиморфные аллельные варианты гена (см. рис. 3): *sln1b*, *sln1c*, *Sln1d* (и их производные) с мутациями, затрагивающими N-концевой домен (Chandler et al., 2002; Chandler, Harding, 2013), а также аллели *sln1m*, *sln1n*, *sln1o*, *sln1s* с мутациями в С-концевом домене (Chandler, Harding, 2013). Природный же полиморфизм гена *Sln1* в местных и селекционных сортах ячменя ранее никем не изучался. Анализ последовательностей этого гена в пангеноме ячменя позволит выявить полиморфные участки, которые потенциально могут быть связаны в том числе и с короткостебельностью.

Анализ гена *in silico*

При извлечении последовательностей гена *Sln1* из пангенома ячменя оказалось, что у образцов HOR 19184 и HOR 7172 не был указан Gene ID, поскольку из-за наличия в их геномах нонсенс-мутаций, приводящих к появлению сильно укороченного белка, они не были идентифицированы алгоритмами автоматической аннотации. Последовательности этих образцов идентифицированы в их геномах методами BLAST-анализа.

Анализ промоторной области

В качестве промоторной области у гена *Sln1* изучен участок до -993 пн от стартового кодона. В данной области у 34 (64,15%) генотипов ячменя выявлено 47 SNPs и 12 InDels (последовательности остальных образцов относились к дикому типу). На основе комбинаций этих мутаций выделено 13 гаплотипов (Electronic Supplementary Materials, Table S3³, Electronic Supplementary Materials, Figure S1⁴):

Гаплотип #1 (WT) выявлен у 19 образцов двуридного ячменя разного происхождения и селекционного уровня: два сорта из Японии, по одному сорту из США, Чехии и Польши. Местные образцы были из Испании, Греции, Ливии, Турции, России, Афганистана, Непала, Пакистана, Таджикистана и Китая.

Гаплотип #2 характеризовался одновременным присутствием 26 различных SNPs или InDels, каждый из которых не был уникальным, то есть встречался у других гаплотипов (см. Electronic Supplementary Materials, Table S3, см. Electronic Supplementary Materials, Figure S1). В пангеноме он был наиболее распространен – встречался у 21 образца (10 сортов и 11 местных форм) различного географического происхождения.

Гаплотипы #3 и #4 представлены двумя генотипами каждый: гаплотип #3 определен у двух местных образцов, а гаплотип #4 выявлен у двух сортов из Японии. Гаплотип #3 имел 30 SNP/InDel, 16 из которых были общими с гаплотипом #2. Гаплотип #4 отличался от дикого типа (гаплотип #1) только одним SNP (с.-548G>T), который был уникальным (см. Electronic Supplementary Materials, Table S3, см. Electronic Supplementary Materials, Figure S1).

Остальные **гаплотипы (#5–13)** представлены лишь у единичных местных образцов ячменя.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой изменчивости промоторной области гена *Sln1* у генотипов культурного ячменя. Однако большая часть геноти-

³ Приложение таблица S3 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>).

⁴ Приложение рисунок S1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>).

пов имеет гаплотип #2, остальные же гаплотипы в пангеноме представлены двумя либо единичными образцами. В промоторной области не обнаружено крупных инделей, которые могли бы привести к изменению фенотипа, как это было описано у гена *Rht-B1* мягкой пшеницы.

Анализ аминокислотной последовательности белка

В последовательности белка гена *Sln1* выявлено лишь две мутации: сдвиг рамки считывания, приводящий к синтезу укороченного полипептида за счет преждевременного стоп-кодона (образцы HOR 19184, HOR 7172 из Непала и Индии), а также аминокислотная замена A513T в GRAS-домене белка (образец HOR 21322 из Ирана). Всего выделено 3 типа белка (см. рис. 3). **I тип** соответствует белку дикого типа, а **II и III типы** характеризовались либо укороченной АК-последовательностью, либо заменой АК.

Таким образом, ген *Sln1* характеризовался достаточно низким полиморфизмом кодирующей области. Большинство генотипов ячменя (50 из 53) имели последовательность белка дикого типа. У ячменя не выявлено мутаций, аналогичных таковым у генов-ортологов *Rht-B1*, *Rht-D1* мягкой пшеницы (Peng et al., 1999; Pearce et al., 2011), а именно: нонсенс-мутаций в GRAS-домене и крупных инсерций в кодирующей области.

Анализ гена *HvBRI1* Литературные сведения о функции и полиморфизме гена

Брассиностероиды (далее БР) относятся к важной группе стероидных фитогормонов, задействованных в процессах роста и развития растений, а также в осуществлении реакции на биотический и абиотический стресс (Singh, Savaldi-Goldstein, 2015). На настоящий момент идентифицировано более 70 различных химических соединений БР, они обнаружены более чем у 100 видов растений, во всех органах, включая корни (Peres et al., 2019).

За сигнальный путь БР у арабидопсиса отвечает ген *BRI1* (*Brassinosteroid-Insensitive1*), кодирующий рецепторную киназу, относящуюся к семейству серин-треониновых протеинкиназ – Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinase (Shiu, Bleecker, 2001). В состав полипептида входит внеклеточный домен с лейцин-богатыми повторами (далее LRR), трансмембранный домен и внутриклеточный высококонсервативный домен серин-треониновой киназы (Zada et al., 2024). LRR-домен содержит 25 tandemных повторов (у ячменя и риса их 22) и остров из 70 АК между повторами LRR-21 и LRR-22. Этот остров вместе с LRR-

22 отвечает за связывание с молекулами БР. Домен серин-треониновой киназы отвечает за инициацию передачи сигнала БР (Zada et al., 2024).

У культурного ячменя ортологичный ген *HvBRI1* (старое название – *uzu*) выявлен на хромосоме 3HS с помощью вырожденных праймеров, разработанных на основе белковой последовательности генов *BRI1 Arabidopsis* и *OsBRI1* риса (Chono et al., 2003). Последовательность *HvBRI1* длиной 3900 пн представлена одним экзоном, кодирующим белок из 1118 АК. В настоящий момент описан только один ассоциированный с короткостебельностью природный аллель гена *HvBRI1*, названный *uzu1.a*. Этот аллель несет миссенс-мутацию с.2612A>G, приводящую к замене H857R в консервативном киназном домене (Chono et al., 2003). Мутанты с *uzu1.a* имеют выраженный короткостебельный фенотип (Saisho et al., 2004; Chen et al., 2016). Фенотипическое проявление при наличии данного аллеля – укороченный coleoptиль; небольшой крючок или выступ на верхушке coleoptиля; укороченные широкие темно-зеленые листья; укороченные стебель, колос, ости, цветковые чешуи; небольшие зерновки (Saisho et al., 2004; Chen et al., 2016). Такие особенности позволяют высевать растения более плотно и применять высокие дозы удобрений. Сорты с аллелем короткостебельности *uzu1.a* занимают более 70% посевных площадей ячменя в Японии и более 30% посевных площадей на Корейском полуострове. В настоящее время более половины голозерных форм ячменя, выращиваемых в южной части Японии, – носители аллеля *uzu1.a* (Saisho et al., 2004). В последовательности гена описаны и другие замены: так, почти изогенная линия Akashinriki II содержит замены A79F и L1028V в N- и C-концевых участках полипептида соответственно, однако, по-видимому, эти замены не сказались на высоте растений (Chono et al., 2003; Dockter et al., 2014).

Остальные аллели гена *HvBRI1* получены с помощью мутагенеза, а именно аллели *uzu1.256*, *uzu1.297*, *uzu1.301*, *093AR*, *uzu1.b* (другое название – *ert-ii79*), *uzu1.c*, *M6945*, *M6649*. Носители этих аллелей имеют короткостебельный фенотип разной степени выраженности (Dockter et al., 2014; Jiang et al., 2022), а также отличаются различными показателями продуктивности. Например, мутантная линия M6649 со сниженной на 10–20 см высотой растений по степени озерненности колоса была идентична дикому типу (Jiang et al., 2022).

В совокупности все аллели гена *HvBRI1* имеют аминокислотные замены практически во всех доменах кодируемого полипептида (рис. 4), что делает их ценным инструментом для научных исследований и селекции (Dockter et al., 2014; Jiang et al., 2022).

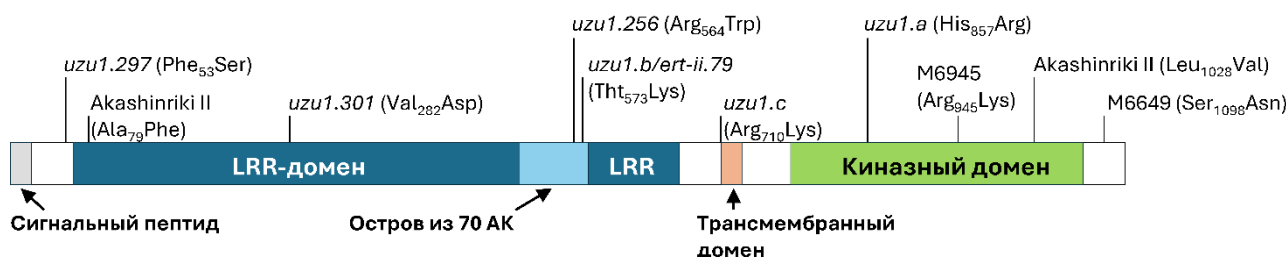


Рис. 4. Схема белка, кодируемого геном *HvBRI1*. Аннотация, а также сведения о существующих индуцированных мутациях даны согласно С. Dockter et al. (2014) и С. Jiang et al. (2022)

Fig. 4. Scheme of the protein encoded by the *HvBRI1* gene. The annotation and information on the existing induced mutations are given according to С. Dockter et al. (2014) and С. Jiang et al. (2022)

Анализ гена *in silico*

Нуклеотидные последовательности гена *HvBR11*, включая его промоторную область, а также аминокислотные последовательности полипептида успешно извлечены из всех 53 генотипов культурного ячменя (см. Electronic Supplementary Materials, Table S1).

Анализ промоторной области

Промоторные последовательности гена *HvBR11* характеризовались наименьшим полиморфизмом среди изученных в данной работе генов. В области до –1030 пн от стартового кодона только у 18 образцов из пангенома (остальные относились к дикому типу) было выявлено 4 SNPs и 16 различных InDels, в том числе одна достаточно крупная вставка размером 278 пн. Всего выделено 15 гаплотипов промоторной области (Electronic Supplementary Materials, Table S4⁵).

Гаплотип #1 (WT) выявлен у большинства (35 из 53) изученных образцов, которые имели различный селекционный уровень и происхождение. Остальные гаплотипы с различными мутациями в промоторной области составляли 34%. Все они были представлены либо двумя (**гаплотипы #2–5**), либо единичными образцами (**гаплотипы #6–15**).

Общими для большинства мутантных гаплотипов промотора были SNPs с.-133A>C и с.-396T>C, которые выявлены в гаплотипах #2–4, #7–12 и #14 преимущественно у образцов азиатского происхождения (см. Electronic Supplementary Materials, Table S4). **Гаплотип #5** характеризовался однонуклеотидной инсерцией в позиции –142, которая была уникальной. У генотипа HOR 9043 с **гаплотипом #6** была выявлена крупная инсерция 278 пн. **Гаплотип #13** отличался от WT тремя инсерциями, две из которых были уникальными (см. Electronic Supplementary Materials, Table S4). Необходимы дополнительные исследования по оценке потенциального влияния этих мутаций на экспрессию гена *HvBR11*.

Анализ аминокислотной последовательности белка

Аминокислотная последовательность белка, кодируемого геном *HvBR11*, была консервативной – в пангеноме у трех генотипов выявлена только одна АК-замена H857R, характерная для аллеля короткостебельности *uzu1.a* (см. рис. 4). Этот аллель обнаружен у японских сортов 'Akashinriki', 'Chikurin Ibaraki', а также у местного образца из Китая ZDM02064. Все остальные 50 генотипов имели последовательность белка дикого типа. Таким образом, полученные сведения о высокой консервативности последовательности белка, кодируемого геном *HvBR11*, свидетельствуют о преимущественно регуляторных механизмах его действия.

Анализ гена *HvDep1*

Литературные сведения о функции и полиморфизме гена

Помимо фитогормонов, у культурного ячменя известны и другие механизмы регуляции роста и развития. Так, описаны гетеротримерные G-белковые комплексы (да-

лее G-белки), функция которых как у растений, так и у животных связана с передачей различных сигналов извне в клетку. G-белки контролируют такие механизмы, как рост, пролиферацию клеток, защитные системы и гормональные реакции (Urano et al., 2013). G-белки относятся к гетеротримерным белкам, их функциональный комплекс состоит из трех субъединиц G α , G β и G γ . (Urano et al., 2013). При этом у арабидопсиса и риса идентифицировано только по одной G α - и G β -субъединице, а для G γ описано три их типа (Li S. et al., 2012), что может указывать на зависимость функции G-белка именно от вовлеченной в его состав субъединицы G γ (Chakravorty et al., 2011).

В геноме риса описано три гена: *GS3* (*Grain size 3*), *DEP1* (*Dense and erect panicle*) и *OsGGC2*, кодирующие G γ -субъединицу типа C, которая характеризуется C-концевым доменом, богатым цистеином (Fan et al., 2006; Huang et al., 2009). Действие гена *GS3* оказывает влияние на размер зерна (Mao et al., 2010), а ген *DEP1* имеет плейотропное действие и наряду с короткостебельным фенотипом вызывает образование густой прямостоячей метелки (Fan et al., 2006; Huang et al., 2009).

У культурного ячменя локус *Breviaristatum-e* (*Ari-e*), ассоциированный с короткостебельностью, соответствует гену *HvDep1*, который на 94,8%, 81,2% и 88,8% идентичен ортологам пшеницы, кукурузы (*Zea mays* L.) и риса соответственно (Bélanger et al., 2014; Wendt et al., 2016). Данный ген размером в 1362 пн состоит из 5 экзонов, он кодирует белок размером 295 АК (рис. 5) (Wendt et al., 2016). Кроме того, последовательность *HvDep1* имеет достаточно длинный 5'-UTR, содержащий еще одну открытую рамку считывания (далее uORF), предположительно, кодирующую белок из 70 АК, функции которого в настоящий момент не изучены (Bélanger et al., 2014).

Ген *HvDep1* у культурного ячменя характеризуется достаточно низким природным полиморфизмом кодирующей области (Bélanger et al., 2014; Watt et al., 2020). Так, при анализе панели из 167 канадских сортов выявлено 32 SNPs и 5 InDels. Только три из этих SNPs оказались локализованы в экзонах, причем они не приводили к изменению аминокислотного состава белка (Bélanger et al., 2014). Однако в 5'-UTR гена *HvDep1*, а также в вышележащей области были выявлены полиморфные участки, в том числе делеция 9 пн, затрагивающая uORF и приводящая к укороченному белку из 67 АК вместо 70 АК. Показана ассоциация этой делеции с уменьшением размера зерна и массы 1000 зерен (Watt et al., 2020).

Все известные аллельные варианты гена *HvDep1* с изменениями в аминокислотном составе белка получены с помощью мутагенеза. Существует 7 мутантных линий *ari-e* (см. рис. 5), короткостебельный фенотип которых обусловлен либо мутациями в функциональном домене OSR, приводящими к синтезу укороченного полипептида (аллели *ari-e.1*, *ari-e.30*, *ari-e.119* и *ari-e.GP*), либо делецией всего гена (*ari-e.39*, *ari-e.156*, *ari-e.166*) (Wendt et al., 2016). Из перечисленных аллелей распространение в селекционном материале получил лишь аллель *ari-e.GP*, характеризующийся сдвигом рамки считывания, в результате которого полипептид содержит всего 66 АК. Носители мутантного аллеля *ari-e.GP* имеют полукарликовый фенотип с укороченными осями; плейотропным проявлением мутации является солеустойчивость (Pakniyat et al., 1997). Источником *ari-e.GP* является полукарликовый сорт 'Golden Promise', полученный как гамма-мутант от сорта 'Maythorpe' в 1956 г. в Великобритании (Sigurbjornsson, Micke, 1969). Сорт 'Golden Promise' обла-

⁵ Приложение таблица S4 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-012>).

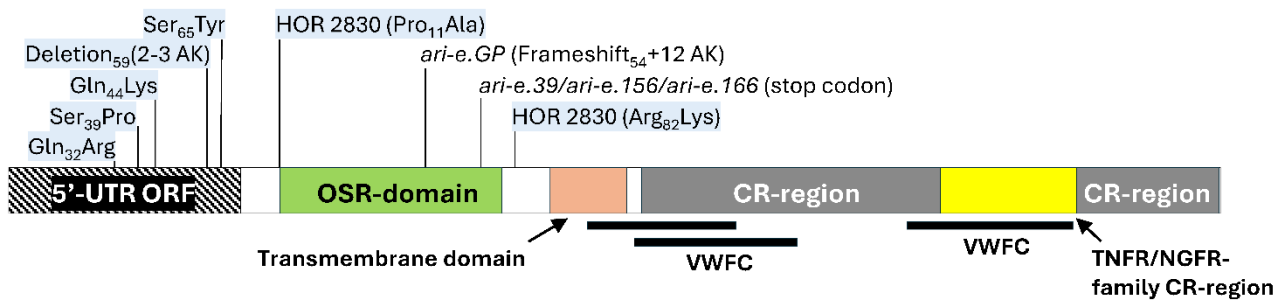


Рис. 5. Схема белка, кодируемого геном *HvDep1*. Аннотация, а также сведения о существующих индуцированных мутациях даны согласно T. Wendt et al. (2016) и S. Sun et al. (2018). Синим выделены изменения в аминокислотные составе, выявленные в пангеноме

Fig. 5. Scheme of the protein encoded by the *HvDep1* gene. The annotation and information on the existing induced mutations are given according to T. Wendt et al. (2016) and S. Sun et al. (2018).

Amino acid changes identified in the pangenome are highlighted in blue

дает желательными агрономическими признаками, такими как короткая жесткая соломина и уменьшенная длина остей. Сам сорт и его производные до сих пор широко используются для производства виски.

Анализ гена *in silico*

Нуклеотидные последовательности гена *HvDep1*, включая его промоторную область, а также аминокислотные последовательности полипептида успешно извлечены из пангенома для всех 53 генотипов культурного ячменя (см. Electronic Supplementary Materials, Table S1). Последовательности сортов 'Golden Promise' и 'Maximus' найдены методом BLAST-анализа, поскольку из-за мутаций сдвига рамки считывания и сильно укороченного белка они не были идентифицированы алгоритмами аннотации (и не имели Gene ID).

Промоторная область гена *HvDep1* была наиболее полиморфной среди изученных в этом исследовании. В области до -1027 пн вверх по течению от стартового кодона у 43 (81,1%) генотипов выявлено 22 SNPs и 11 InDels (Electronic Supplementary Materials, Table S5⁶, Electronic Supplementary Materials, Figure S2⁷), на основе их комбинаций выделено 12 гаплотипов:

Гаплотип #1 (WT) встречался лишь у 10 образцов из 53 (6 сортов и 4 местных образца). По происхождению сорта представлены образцами европейской селекции, плюс два местных образца из Африки (Ливия и Эфиопия) и еще два из Европы.

Гаплотип #2, отличающийся относительно дикого типа делецией 7 пн и заменой с.-1027T>C (см. Electronic Supplementary Materials, Table S5, см. Electronic Supplementary Materials, Figure S2), выявлен у 15 генотипов (4 сорта и 11 местных образцов). Большая часть местных форм происходила из Переднеазиатского центра разнообразия ячменя.

Гаплотип #3 содержал делецию 9 пн, ассоциированную с уменьшением размера семян и снижением массы 1000 зерен (Watt et al., 2020). В пангеноме ячменя выяв-

лено 8 образцов с гаплотипом #3: два сорта из Японии и США и шесть местных форм из Эфиопии (2 образца), Турции (2 образца), Йемена и России.

Гаплотипы #4 и #5 по SNP/InDel были достаточно близкими: они имели семь общих мутаций, а отличались лишь по трем SNPs и одной InDel. Эти гаплотипы обнаружены у образцов ячменя из Азии.

Гаплотип #6 обнаружен у трех местных образцов из Сирии, а **гаплотип #7** определен у двух местных образцов из Афганистана. Остальные **гаплотипы (#8–12)** представлены единичными генотипами (см. Electronic Supplementary Materials, Table S5, см. Electronic Supplementary Materials, Figure S2).

Следует отметить, что связанная с уменьшением размеров и массы зерна делеция размером 9 пн выявлена, кроме гаплотипа #3, еще у гаплотипов #7 и #12, но у большинства образцов (79,2%) отсутствовала (см. Electronic Supplementary Materials, Table S5). Это может свидетельствовать об отборе, направленном в сторону увеличения урожайности.

Анализ последовательности белка гена *HvDep1* показал достаточно высокую ее консервативность:

– **I тип белка** (дикий тип) выявлен у подавляющего числа генотипов (50 из 53);

– **II тип белка** обнаружен у местного образца HOR 2830, содержащего две аминокислотные замены P11A и R82L, не описанные в литературе ранее (см. рис. 5). Первая из этих замен потенциально может затрагивать ORS-домен, участвующий в регуляции размеров семян, а также других органов ячменя;

– **III тип белка** представляет собой укороченный белок, содержащий 54 нативных АК, после которых за счет сдвига рамки считывания и преждевременного стоп-кодона идут еще 12 АК, нехарактерных для белка дикого типа. Данная мутация характерна для аллеля короткостебельности *ari-e.GP*, которая выявлена у сорта 'Maximus', а также у контрольного образца 'Golden Promise'.

Дополнительно проведен анализ предполагаемого полипептида из 70 АК, кодируемого uORF в 5'-UTR гена *HvDep1*. В результате выявлено четыре АК-замены и два варианта делеций АК (см. рис. 5), на основе сочетаний которых выделено 7 типов белка. I тип белка (для uORF), или белок дикого типа, встречался у 31 генотипа с гаплотипами промотора #1, #2, #6, #8, #9 и #11. Остальные типы белка в 5'-UTR были мутантными и соотносились с тем или иным гаплотипом промотора (табл. 2; см. Electronic Supplementary Materials, Figure S2). Потребуется

⁶ Приложение таблица S5 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>).

⁷ Приложение рисунок S2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>) / See Electronic Supplementary Materials in the online version of this article: (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-1-o12>).

Таблица 2. Классификация белкового продукта, кодируемого uORF гена *HvDep1*, по аминокислотным заменам, выявленным у образцов пангенома ячменя.

Плюсом обозначены изменения, произошедшие относительно дикого типа

Table 2. Classification of the protein product encoded in the uORF of the *HvDep1* gene, based on amino acid substitutions identified in barley pangenome samples. Plus signs indicate changes relative to the wild type

Тип белка / Protein type	Аминокислотные замены / Amino acid substitutions						Число образцов / Number of accessions
	p.Q32R	p.S39P	p.Q44K	p.C60del	p.C60_C62del	p.S65Y	
I	-	-	-	-	-	-	31
II	-	-	-	-	+	-	8
III	+	-	-	-	+	-	2
IV	-	+	-	-	+	-	1
V	-	-	-	+	-	-	6
VI	+	-	-	+	-	-	4
VII	-	-	-	-	-	+	1

дополнительные исследования для изучения влияния этих мутаций в 5'-UTR на экспрессию гена *HvDEP1*. Таким образом, механизмы, связанные с влиянием гена *HvDep1* на рост и высоту растений, могут быть связаны с мутациями либо в 5'-UTR, либо в регуляторных последовательностях гена.

Заключение

Таким образом, на выборке из 53 образцов пангенома ячменя наиболее полиморфным среди изученных оказался ген *HvGA20ox2*, для которого выделено 10 гаплотипов промоторной области и 6 типов белка. В пангеноме ячменя выявлены образцы с уже известными аллелями короткостебельности *sdw1.c*, *sdw1.d* и с недавно открытыми *sdw1.ins* и *sdw1.ZU9*, причем последние при анализе *in silico* были дифференцированы на подтипы *sdw1.ins-1/sdw1.ins-2* и *sdw1.ZU9-1/sdw1.ZU9-2*. Показано, что фенотипическое проявление аллелей *sdw1.c* и *sdw1.ins-2*, вероятнее всего, связано с изменениями промоторной области, *sdw1.ins-1*, *sdw1.ZU9-1/sdw1.ZU9-2* – с мутациями как в промоторной области, так и в белке, а *sdw1.d* – исключительно с изменениями в кодирующей области.

Ген *Shn1* характеризовался высокой консервативностью кодирующей последовательности (лишь у трех генотипов культурного ячменя обнаружены изменения в составе белка) при значительном полиморфизме промоторной области (выделено 13 гаплотипов). Отсутствие мутаций, аналогичных генам-ортологам *Rht-B1* и *Rht-D1* мягкой пшеницы, указывает на различные механизмы регуляции высоты растений пшеницы и ячменя.

Ген *HvBR1* продемонстрировал наименьший уровень полиморфизма промоторной области (34% генотипов имели различные SNPs/InDels), а также характеризовался консервативной аминокислотной последовательностью белка. Единственная АК-замена N857R соответствует известному аллелю короткостебельности *uzu1.a*, который выявлен у японских сортов и местного образца из Китая. По-видимому, существует не так много естественных вариаций данного гена, оказывающих влияние на высоту растений.

Ген *HvDep1* показал наибольшую изменчивость промоторной области (81,1% генотипов отличались от дикого типа) при высокой консервативности белка. Выявленная в промоторной области делеция 9 пн, ассоциированная с уменьшением размера семян, обнаружена только у 20,8% генотипов, что может свидетельствовать об отборе, направленном на увеличение урожайности.

Высокий полиморфизм промоторных областей при консервативности белковых продуктов большинства из изученных генов указывает на преимущественно регуляторные механизмы, которые могут быть задействованы в контроле признака высоты растений у культурного ячменя. Таким образом, полученные результаты расширяют представления о полиморфизме промоторных и кодирующих участков основных генов короткостебельности ячменя и создают основу для целенаправленного использования выявленных мутаций и гаплотипов в научных исследованиях и селекционных программах.

Литература / References

- Bélanger S., Gauthier M., Jean M., Sato K., Belzile F.J. Genomic characterization of the *Hordeum vulgare* *DEP1* (*HvDEP1*) gene and its diversity in a collection of barley accessions. *Euphytica*. 2014;198(1):29-41. DOI: 10.1007/s10681-014-1089-1
- Bouma J. New variety of spring barley 'Diamant' in Czechoslovakia. In: H. Stubbe (ed.). *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Klasse für Medizin. No. 2. Induzierte Mutationen und ihre Nutzung: Erwin-Baur-Gedächtnisvorlesungen IV, 1966*. Berlin: Akademie-Verlag; 1967. p.177-182.
- Chakravorty D., Trusov Y., Zhang W., Acharya B.R., Sheahan M.B., McCurdy D.W. et al. An atypical heterotrimeric G-protein γ -subunit is involved in guard cell K^+ -channel regulation and morphological development in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 2011;67(5):840-851. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2011.04638.x
- Chandler P.M., Harding C.A. 'Overgrowth' mutants in barley and wheat: new alleles and phenotypes of the 'Green Revolution' *DELLA* gene. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(6):1603-1613. DOI: 10.1093/jxb/ert022

- Chandler P.M., Marion-Poll A., Ellis M., Gubler F. Mutants at the *Slender1* locus of barley cv Himalaya. Molecular and physiological characterization. *Plant Physiology*. 2002;129(1):181-190. DOI: 10.1104/pp.010917
- Chandler P.M., Robertson M. Gibberellin dose-response curves and the characterization of dwarf mutants of barley. *Plant Physiology*. 1999;120(2):623-632. DOI: 10.1104/pp.120.2.623
- Chen G., Li H., Wei Y., Zheng Y.L., Zhou M., Liu C. Pleiotropic effects of the semi-dwarfing gene *uzu* in barley. *Euphytica*. 2016;209(3):749-755. DOI: 10.1007/s10681-016-1668-4
- Chono M., Honda I., Zeniya H., Yoneyama K., Saisho D., Takeda K. et al. A semi-dwarf phenotype of barley *uzu* results from a nucleotide substitution in the gene encoding a putative brassinosteroid receptor. *Plant Physiology*. 2003;133(3):1209-1219. DOI: 10.1104/pp.103.026195
- Dockter C., Gruszka D., Braumann I., Druka A., Druka I., Frankowski J. Et al. Induced variations in brassinosteroid genes define barley height and sturdiness, and expand the “Green Revolution” genetic toolkit. *Plant Physiology*. 2014;166(4):1912-1927. DOI: 10.1104/pp.114.250738
- Dockter C., Hansson M. Improving barley culm robustness for secured crop yield in a changing climate. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(12):3499-3509. DOI: 10.1093/jxb/eru521
- EnsemblPlants: [website]. Available from: <https://plants.ensembl.org/index.html> [accessed Sept. 15, 2025].
- Fan C., Xing Y., Mao H., Lu T., Han B., Xu C. et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;112(6):1164-1171. DOI: 10.1007/s00122-006-0218-1
- Fu X., Richards D.E., Ait-Ali T., Hynes L.W., Ougham H., Peng J. et al. Gibberellin-mediated proteasome-dependent degradation of the barley DELLA protein SLN1 repressor. *The Plant Cell*. 2002;14(12):3191-3200. DOI: 10.1105/tpc.006197
- Gao S., Chu C. Gibberellin metabolism and signaling: targets for improving agronomic performance of crops. *Plant and Cell Physiology*. 2020;61(11):1902-1911. DOI: 10.1093/pcp/pcaa104
- Haahr V., von Wettstein D. Studies of an induced, high yielding dwarf-mutant of spring barley. In: H. Gaul (ed.). *Barley Genetics III: Proceedings of the 3rd International Barley Genetics Symposium*. Munich: Verlag Karl Thieme; 1976. p.215-218.
- Hausinger R.P. Biochemical diversity of 2-oxoglutarate-dependent oxygenases. In: R.P. Hausinger, C.J. Schofield (eds). *RSC Metallobio Series No. 32. Oxoglutarate-Dependent Oxygenases*. Cambridge: Royal Society of Chemistry; 2015. p.1-58. DOI: 10.1039/9781782621959-00001
- Hedden P. The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics*. 2003;19(1):5-9. DOI: 10.1016/S0168-9525(02)00009-4
- HGVs Nomenclature: [website]. Available from: <https://hgvs-nomenclature.org> [accessed Sept. 15, 2025].
- Huang X., Qian Q., Liu Z., Sun H., He S., Luo D. Et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nature Genetics*. 2009;41(4):494-497. DOI: 10.1038/ng.352
- Ikeda A., Ueguchi-Tanaka M., Sonoda Y., Kitano H., Koshioka M., Futsuhara Y. et al. slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* gene, an ortholog of the height-regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8*. *The Plant Cell*. 2001;13(5):999-1010. DOI: 10.1105/tpc.13.5.999
- InterPro. Classification of protein families: [website]. Available from: <https://www.ebi.ac.uk/interpro> [accessed Sept. 15, 2025].
- Jayakodi M., Lu Q., Pidon H., Rabanus-Wallace M.T., Bayer M., Lux T. et al. Structural variation in the pangenome of wild and domesticated barley. *Nature*. 2024;636(8043):654-662. DOI: 10.1038/s41586-024-08187-1
- Jayakodi M., Padmarasu S., Haberer G., Bonthala V.S., Gundlach H., Monat C. et al. The barley pan-genome reveals the hidden legacy of mutation breeding. *Nature*. 2020;588(7837):284-289 DOI: 10.1038/s41586-020-2947-8
- Jia Q., Li C., Shang Y., Zhu J., Hua W., Wang J. et al. Molecular characterization and functional analysis of barley semi-dwarf mutant Riso no. 9265. *BMC Genomics*. 2015;16:927. DOI: 10.1186/s12864-015-2116-x
- Jia Q., Zhang J., Westcott S., Zhang X.Q., Bellgard M., Lance R. et al. GA-20 oxidase as a candidate for the semidwarf gene *sdw1/denso* in barley. *Functional and Integrative Genomics*. 2009;9(2):255-262. DOI: 10.1007/s10142-009-0120-4
- Jiang C., Lei M., Guo Y., Gao G., Shi L., Jin Y. et al. A reference-guided TILLING by amplicon-sequencing platform supports forward and reverse genetics in barley. *Plant Communications*. 2022;3(4):100317. DOI: 10.1016/j.xplc.2022.100317
- Kovrigina L.N., Zaushintsena A.V. Sources of summer barley resistance to lodging. *The Bulletin of KrasGAU*. 2010;1(40):57-62. [in Russian] (Ковригина Л.Н., Заушинцена А.В. Источники устойчивости ярового ячменя к полеганию. *Вестник КрасГАУ*. 2010;1(40):57-62).
- Kuczyńska A., Mikołajczak K., Ćwiek H. Pleiotropic effects of the *sdw1* locus in barley populations representing different rounds of recombination. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2014;17(5):217-223. DOI: 10.1016/j.ejbt.2014.07.005
- Kuczyńska A., Surma M., Adamski T., Mikołajczak K., Krystkowiak K., Ogrodowicz P. Effects of the semi-dwarfing *sdw1/denso* gene in barley. *Journal of Applied Genetics*. 2013;54(4):381-390. DOI: 10.1007/s13353-013-0165-x
- Li A., Yang W., Lou X., Liu D., Sun J., Guo X. et al. Novel natural allelic variations at the *Rht-1* loci in wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2013;55(11):1026-1037. DOI: 10.1111/jipb.12103
- Li S., Liu W., Zhang X., Liu Y., Li N., Li Y. Roles of the *Arabidopsis* G protein γ subunit AGG3 and its rice homologs GS3 and DEP1 in seed and organ size control. *Plant Signaling and Behavior*. 2012;7(10):1357-1359. DOI: 10.4161/psb.21620
- Lou X., Li X., Li A., Pu M., Shoaib M., Liu D. et al. The 160 bp insertion in the promoter of *Rht-B1i* plays a vital role in increasing wheat height. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:307. DOI: 10.3389/fpls.2016.00307
- Lukina K.A., Porotnikov I.V., Antonova O.Yu., Kovaleva O.N. 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. *Plants (Basel)*. 2024;13(3):376. DOI: 10.3390/plants13030376
- Mao H., Sun S., Yao J., Wang C., Yu S., Xu C. et al. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010;107(45):19579-19584. DOI: 10.1073/pnas.1014419107
- MEGA Software. Molecular Evolutionary Genetics Analysis: [website]. Available from: <https://www.megasoftware.net> [accessed Sept. 15, 2025].
- Mickelson H.R., Rasmusson D.C. Genes for short stature in barley. *Crop Science*. 1994;34(5):1180-1183.
- Moriconi J.I., Kotula L., Santa-María G.E., Colmer T.D. Root phenotypes of dwarf and “overgrowth” SLN1 barley mutants, and implications for hypoxic stress tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 2019;234-235:60-70. DOI: 10.1016/j.jplph.2019.01.009

- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.; the UGENE team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*. 2012;28(8):1166-1167. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091
- Pakniyat H., Handley L.L., Thomas W.T.B., Connolly T., Macaulay M., Caligari P.D.S. et al. Comparison of shoot dry weight, Na⁺ content and $\delta^{13}C$ values of ari-e and other semi-dwarf barley mutants under salt-stress. *Euphytica*. 1997;94:7-14. DOI: 10.1023/A:1002956802041
- Pearce S., Saville R., Vaughan S.P., Chandler P.M., Wilhelm E.P., Sparks C.A. et al. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. *Plant Physiology*. 2011;157(4):1820-1831. DOI: 10.1104/pp.111.183657
- Peng J., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E. et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*. 1999;400(6741):256-261. DOI: 10.1038/22307
- Peres A.L.G.L., Soares J.S., Tavares R.G., Righetto G., Zullo M.A.T., Mandava N.B. et al. Brassinosteroids, the sixth class of phytohormones: a molecular view from the discovery to hormonal interactions in plant development and stress adaptation. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):331. DOI: 10.3390/ijms20020331
- Saisho D., Tanno K.I., Chono M., Honda I., Kitano H., Takeda K. Spontaneous brassinolide-insensitive barley mutants 'uzu' adapted to East Asia. *Breeding Science*. 2004;54(4):409-416. DOI: 10.1270/jsbbs.54.409
- Sakamoto T., Miura K., Itoh H., Tatsumi T., Ueguchi-Tanaka M., Ishiyama K. et al. An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice. *Plant Physiology*. 2004;134(4):1642-1653. DOI: 10.1104/pp.103.033696
- Shiu S.H., Bleecker A.B. Plant receptor-like kinase gene family: diversity, function, and signaling. *Science's STKE: Signal Transduction Knowledge Environment*. 2001;2001(113):re22. DOI: 10.1126/stke.2001.113.re22
- Sigurbjornsson B., Micke A. Progress in mutation breeding. In: *Induced Mutation in Plants. Proceedings Symposium, Pullman, IAEA*. Vienna: IAEA; 1969. p.673-698.
- Singh A.P., Savaldi-Goldstein S. Growth control: brassinosteroid activity gets context. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(4):1123-1132. DOI: 10.1093/jxb/erv026
- Sun S., Wang L., Mao H., Shao L., Li X., Xiao J. et al. A G-protein pathway determines grain size in rice. *Nature Communications*. 2018;9(1):851. DOI: 10.1038/s41467-018-03141-y
- Teplyakova S., Lebedeva M., Ivanova N., Horeva V., Voytsutskaia N., Kovaleva O. et al. Impact of the 7-bp deletion in *HvGA20ox2* gene on agronomic important traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Plant Biology*. 2017;17 Suppl 1:99-108. DOI: 10.1186/s12870-017-1121-4
- Thomas S.G. Novel *Rht-1* dwarfing genes: tools for wheat breeding and dissecting the function of DELLA proteins. *Journal of Experimental Botany*. 2017;68(3):354-358. DOI: 10.1093/jxb/erw509
- Thomas S.G., Blázquez M.A., Alabadi D. DELLA proteins: master regulators of gibberellin-responsive growth and development. In: P. Hedden, S.G. Thomas (eds). *Annual Plant Reviews. Vol. 49. The Gibberellins*. Oxford: John Wiley & Sons, Ltd.; 2016. p.189-228. DOI: 10.1002/9781119210436.ch7
- Urano D., Chen J.G., Botella J.R., Jones A.M. Heterotrimeric G protein signalling in the plant kingdom. *Open Biology*. 2013;3(3):120186. DOI: 10.1098/rsob.120186
- Watt C., Zhou G., Angessa T.T., Moody D., Li C. A novel polymorphism in the 5' UTR of *HvDEP1* is associated with grain length and 1000-grain weight in barley (*Hordeum vulgare*). *Crop and Pasture Science*. 2020;71(8):752-759. DOI: 10.1071/CP20169
- Wendt T., Holme I., Dockter C., Preuss A., Thomas W., Druka A. et al. *HvDep1* is a positive regulator of culm elongation and grain size in barley and impacts yield in an environment-dependent manner. *PLoS One*. 2016;11(12):e0168924. DOI: 10.1371/journal.pone.0168924
- Xie S., Wang F., Li M., Hu Z., Wang H., Zhang Z. et al. Enhancing barley yield potential and germination rate: gene editing of *HvGA20ox2* and discovery of novel allele *sdw1.ZU9*. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*. 2024;119(2):814-827. DOI: 10.1111/tpj.16798
- Xu Y., Jia Q., Zhou G., Zhang X.Q., Angessa T., Broughton S. et al. Characterization of the *sdw1* semi-dwarf gene in barley. *BMC Plant Biology*. 2017;17(1):11. DOI: 10.1186/s12870-016-0964-4
- Zada A., Lv M., Li J. Molecular lesions in *BR11* and its orthologs in the plant kingdom. *International Journal of Molecular Sciences*. 2024;25(15):8111. DOI: 10.3390/ijms25158111

Информация об авторах

Игорь Вадимович Поротников, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.v.porotnikov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-5841-8803>

Ксения Андреевна Лукина, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, k.lukina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5477-8684>

Ольга Юрьевна Антонова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, olgaant326@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-8069>

Ольга Николаевна Ковалева, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

Information about the authors

Igor V. Porotnikov, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.v.porotnikov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-5841-8803>

Kseniia A. Lukina, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, k.lukina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5477-8684>

Olga Yu. Antonova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, olgaant326@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-8069>

Olga N. Kovaleva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 15.10.2025; одобрена после рецензирования 01.12.2025; принята к публикации 26.01.2026.
The article was submitted on 15.10.2025; approved after reviewing on 01.12.2025; accepted for publication on 26.01.2026.