

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИКЛАДНЫХ ПРОБЛЕМ

Научная статья
УДК 633.16:631.524
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-016



Скороспелость и фотопериодическая чувствительность образцов ячменя из стран Восточной Азии

Р. А. Абдуллаев¹, Б. А. Баташева², О. Н. Ковалева¹, З. А. Щедрина¹, Е. Е. Радченко¹

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, Дербентский район, Россия,

Автор, ответственный за переписку: Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, abdullaev.1988@list.ru

Актуальность. Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) относится к широко распространенным, издревле возделываемым культурам. В настоящее время ячмень занимает ведущие позиции по посевным площадям среди зерновых. В связи с растущей проблемой изменения климата все более популярным становится перемещение сельского хозяйства в северные регионы. Важными признаками, определяющими адаптивность ячменя и широту географического продвижения, являются скорость развития и нечувствительность к различным условиям произрастания.

Материал и методы. Исследовали продолжительность межфазного периода «всходы – колошение» 660 образцов ячменя из стран Восточной Азии. При помощи ДНК-маркеров изучили аллельное состояние генов *Ppd* и *VRN* у 51 скороспелого в условиях северо-запада России образца. Оценили чувствительность к фотопериоду 44 скороспелых в полевых условиях генотипов. В качестве контроля использовали образцы, характеризующиеся скороспелостью в различных почвенно-климатических условиях: 'Bankuti Korai', 'Kinai 5', 'Mona', к-15013. При изучении материала руководствовались общепринятыми методическими указаниями ВИР.

Результаты и выводы. В условиях длинного дня выделено 19 образцов с очень высокой скоростью развития. Идентифицировали 11 групп с различными аллельными комбинациями генов *Ppd* и *VRN*. Наиболее распространенной среди скороспелых образцов ячменя оказалась комбинация аллелей *Ppd-H1Ppd-H2vrn-H1vrn-H2vrn-H3*, то есть 2 доминантных и 3 рецессивных – «DD-RRR», представленная 17 генотипами. Среди поздних и озимых образцов ячменя отсутствуют наиболее распространенные у скороспелых форм сочетания «DD-RRR», «DR-DRD», «DD-DDR» и «DR-RRR», что может свидетельствовать об их диагностической ценности. Выделили 15 источников слабой фотопериодической чувствительности. Образец к-12223 из Китая отличается скороспелостью и отсутствием реакции на продолжительность дня.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, Восточная Азия, аллель, фотопериод, чувствительность, всходы, колошение

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Для цитирования: Абдуллаев Р.А., Баташева Б.А., Ковалева О.Н., Щедрина З.А., Радченко Е.Е. Скороспелость и фотопериодическая чувствительность образцов ячменя из стран Восточной Азии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026;187(1):204-216. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-016

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.

IDENTIFICATION OF THE DIVERSITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES FOR SOLVING FUNDAMENTAL AND APPLIED PROBLEMS

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-016

Earliness and photoperiod sensitivity of barley accessions from East Asian countries

Renat A. Abdullaev¹, Belahan A. Batasheva², Olga N. Kovaleva¹, Zoya A. Shchedrina¹, Evgeny E. Radchenko¹

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station – branch of VIR, Derbentsky District, Russia

Corresponding author: Renat A. Abdullaev, abdullaev.1988@list.ru

Background. Barley (*Hordeum vulgare* L.) is a staple crop cultivated since ancient times. Currently, barley is the leader among cereals in acreage. Due to the growing concern about climate change, the relocation of agriculture to northern regions becomes increasingly popular. Important traits that determine plant adaptability and the range of its geographic expansion include its rate of development and tolerance to various growing conditions.

Materials and methods. The duration of the germination-to-heading period was studied in 660 barley accessions from East Asian countries. DNA-markers were used to analyze the allelic state of the *Ppd* and *VRN* genes in 51 accessions that matured early in Northwest Russia. The photoperiod sensitivity was assessed for 44 genotypes maturing early in the field. The accessions that demonstrated earliness under various soil and climatic conditions, including 'Bankuti Korai', 'Kinai 5', 'Mona', and k-15013, served as controls. The tested material was analyzed in accordance with conventional guidelines adopted at VIR.

Results and conclusions. Nineteen accessions with very high development rates were selected under long-day conditions in Northwest Russia. Eleven groups with different allelic combinations of the *Ppd* and *VRN* genes were identified. The most frequent allele combination among early-maturing barley accessions was *Ppd-H1Ppd-H2vrn-H1vrn-H2vrn-H3*, i.e., two dominant and three recessive alleles (DD-RRR), represented by 17 genotypes. The most common combinations among early barleys: DD-RRR, DR-DRD, DD-DDR, and DR-RRR, were absent in late-maturing and winter barley accessions, which may attest to their diagnostic value. Fifteen sources of weak photoperiod sensitivity were selected. Accession k-12223 from China was identified for its earliness and lack of response to day length.

Keywords: *Hordeum vulgare*, East Asia, allele, photoperiod, sensitivity, germination, heading

Acknowledgments: the study was conducted within the framework of the state task assigned by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

For citation: Abdullaev R.A., Batasheva B.A., Kovaleva O.N., Shchedrina Z.A., Radchenko E.E. Earliness and photoperiod sensitivity of barley accessions from East Asian countries. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(1):204-216. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-016

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.) относится к числу древнейших возделываемых культур (Pourkheirandish et al., 2015). В настоящее время вид имеет очень широкий ареал и занимает ведущие позиции по посевным площадям среди зерновых. В основных областях выращивания *H. vulgare* довольно часто отмечается неблагоприятное сочетание климатических и почвенных условий. Ячмень более приспособлен к сезонным колебаниям в сравнении с большинством других зерновых культур, тем не менее значительная часть урожая растений может теряться в результате пагубного влияния природных явлений, ухудшения почвенного плодородия, распространения на посевах вредителей и болезней.

Успехи современной селекции сельскохозяйственных культур определяются многими факторами, среди которых важная роль принадлежит экологической пластичности растений и высокой адаптивности к условиям выращивания. Н. И. Вавилов (Vavilov, 1957) указывал, что продолжительность периода вегетации – важнейшее экологическое свойство сортов – во многом зависит от влияния на растения погодных условий. Синхронизация цикла развития растений с условиями окружающей среды предоставила возможность расширения возделывания многих сельскохозяйственных культур в регионах, далеких от их центров происхождения (Knüpfker et al., 2003; Cockram et al., 2007; Zohary et al., 2012). Высокая скорость развития ячменя позволяет выращивать его при неблагоприятных для многих других сельскохозяйственных растений условиях среды, что важно для России с ее весьма разнообразными эколого-географическими регионами. В условиях меняющегося климата поиск и внедрение в производство новых источников хозяйственно ценных признаков ячменя имеет большое значение для адаптации культуры к новым условиям выращивания (Verstegen et al., 2014).

К настоящему времени известно множество работ, посвященных изучению скорости развития ячменя, в результате которых выявлены образцы, характеризующиеся разной скоростью развития (Abdullaev, 2015; Schreiber et al., 2024; Benlioglu et al., 2025). Продемонстрировано существенное различие образцов ячменя по скорости развития среди экологических групп, что обусловлено разной адаптацией к природно-климатическим факторам (Lukyanova, 1958; Abdullaev, 2015). Кроме того, выделены образцы, не реагирующие на условия внешней среды, которые также могут быть ценным исходным материалом для селекции (Abdullaev, 2015; Zveinek et al., 2021; Benlioglu et al., 2025). Исследование образцов ячменя из различных эколого-географических областей продемонстрировало, что скороспелые и ультраскороспелые генотипы сосредоточены в основном в Северо-Западном и Центральном регионах России, в Сибири, странах Балтии, Скандинавии, Эфиопии, Турции и Индии (Zaushintseva, 2009; Batakova, 2009). Довольно низка вероятность встречаемости ранних форм ячменя в Среднеазиатском и Нововосточном центрах разнообразия культуры (Bataшева, 2012).

Ячмень является растением длинного светового дня (длиннодневным): чем продолжительнее освещение, тем меньше задержка колошения (Laurie et al., 1995). Сроки колошения ячменя могут определяться множеством факторов, среди которых ключевыми являются гены, контролируемые нечувствительность к фотопериоду (*Ppd*), озимый либо яровой тип развития (*VRN*) и соб-

ственно скороспелость (*eps*). Наиболее изученными генетическими системами, обуславливающими разнообразие по времени цветения ячменя, являются аллели генов *Ppd-H1* (*HvPRR37*), *Ppd-H2* (*HvFT3*), *VRN-H1* (*HvBM5A*), *VRN-H2* (*HvZCCA-c*), *VRN-H3* (*HvFT1*) и гены *eps*, например *eam8* (*ea_k*) (Takahashi, Yasuda, 1971; Laurie et al., 1995; Yan et al., 2006; Zakhrebekova et al., 2012; Fernández-Calleja et al., 2021).

Гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response) локализованы в хромосомах 2Н и 1Н. Доминантный аллель *Ppd-H1* контролирует быструю реакцию растений на удлинение фотопериода и раннее выколашивание ячменя при длинном дне. Задержку колошения при продолжительном дне обуславливает рецессивный аллель *ppd-H1*. Доминантный аллель *Ppd-H2* на коротком дне ускоряет начало колошения, в рецессивном состоянии – задерживает (Laurie et al., 1995; Casao et al., 2011; Fernández-Calleja et al., 2021). Гены *VRN* (*VERNALIZATION*): *VRN-H1* (хромосома 4Н), *VRN-H2* (5Н) и *VRN-H3* (1Н) детерминируют необходимость растений в яровизации и участвуют в регуляции развития ячменя для перехода к колошению (Yan et al., 2006; Fernández-Calleja et al., 2021). Согласно принятой в настоящее время модели, яровизация индуцирует экспрессию *VRN-H1*, который подавляет ген *VRN-H2*. Потеря активности *VRN-H2* обуславливает экспрессию гена *VRN-H3*, который в свою очередь участвует в регуляции транскриптов *VRN-H1*, необходимых для инициации цветения (Distelfeld et al., 2009).

Большим разнообразием по адаптивно важным признакам характеризуются образцы *H. vulgare* из генетических центров происхождения и доместикации. Ранее нами была изучена изменчивость фрагмента коллекции ячменей из Восточноазиатского генцентра по устойчивости к вредным организмам (Radchenko et al., 2022; Abdullaev et al., 2023) и слабой чувствительности к фотопериоду, обусловленной геном *eam8* (Zveinek et al., 2021).

Цель настоящей работы – исследовать разнообразие *H. vulgare* из стран Восточной Азии по скороспелости и фотопериодической чувствительности, контролируемых генами *Ppd* и *VRN*.

Материал и методы

Исследовали продолжительность межфазного периода «всходы – колошение» 660 образцов ячменя из Восточноазиатского центра разнообразия (240 образцов из Китая, 239 из Японии, 169 из Монголии и 12 из Непала). Сроки колошения опытных образцов учитывали на экспериментальном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, Пушкин). Условия проведения опытов в течение двух лет изучения (2021–2022) сильно различались, причем погодные условия в 2021 г. отличались от среднесезонных данных наиболее существенно. Так, в мае выпало 139,0 мм осадков, что почти в три раза превысило многолетние данные. Начиная с третьей декады июля до конца августа (период созревания ячменя) выпало 183,8 мм, что также значительно превысило норму. Напротив, в период с 29 мая до 20 июля (53 дня, период «кущение – колошение» ячменя) выпало всего лишь 23,6 мм осадков, а температура воздуха в этот период практически ежедневно превышала норму. Июнь 2021 г. стал самым жарким за всю историю метеонаблюдений, пять дней подряд с 19 по 23 июня было установлено пять суточных рекордов температуры (табл. 1). Погодные

Таблица 1. Погодные условия (Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)*
Table 1. Weather conditions (Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)

Годы изучения	Параметры	Метеорологические условия			
		Май	Июнь	Июль	Август
2021	Температура, °C	12,1	21,4	23,1	16,9
	Сумма осадков, мм	139,0	22,0	50,0	135
2022	Температура, °C	10,0	17,6	19,9	20,6
	Сумма осадков, мм	26,0	47,0	84,0	113,0
Средние многолетние	Температура, °C	11,5	16,1	19,1	17,4
	Сумма осадков, мм	47,0	69,0	76,0	87,0

Примечание: * – справочно-информационный портал «Погода и климат» (<https://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=26063>)

Note: * – the weather and climate reference and information portal (<https://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=26063>)

условия в 2022 г. отличались от среднемноголетних данных незначительно.

Изучаемый материал высевали на делянках площадью 1 кв. м, междурядья – 15 см. Условия проведения исследований характеризуются отсутствием яровизации (яровой посев) и продолжительным световым днем. В качестве контроля использовали образцы, характеризующиеся скороспелостью в различных почвенно-климатических условиях: 'Bankuti Korai', 'Kinai 5', 'Mona', к-15013 (Abdullaev et al., 2017) и допущенный к выращиванию на северо-западе России сорт 'Белогорский'. При изучении материала руководствовались методическими указаниями по изучению мировой коллекции ячменя, овса и ржи, разработанными в ВИР (Loskutov et al., 2012, 2024), а также «Международного классификатора СЭВ рода *Hordeum* L. (подрод *Hordeum*)» (Lekeš et al., 1983). Всходы растений отмечали датой, когда на поверхности почвы появлялись развернутые листья более 75% растений на делянке. Колошение фиксировали при появлении наполовину колоса из влагалища последнего листа. Колошение отмечали при выколашивании 75% растений (Loskutov et al., 2012). Для корректного сопоставления скорости развития изучаемого материала в разные по климатическим условиям годы и сроки посева рассчитывали коэффициент «превышение периода «всходы – колошение» образца над минимальным значением этого признака по выборке» (ППВК), то есть из показателя скорости развития данного образца до колошения вычитали минимальное по всем изученным образцам (Zveinek et al., 2021).

Исследовали аллельное состояние генов *PpD* и *VRN* у 51 скороспелого среди изученной выборки в условиях северо-запада России образца ячменя. Для сравнительной характеристики аллельных комбинаций генов, контролирующих нечувствительность к фотопериоду и тип развития, были изучены по десять наиболее позднеспелых и озимых генотипов. ДНК выделяли индивидуально из семидневных проростков (2 растения каждого образца) по методике Д. Б. Дорохова и Э. Клоке (Dorokhov, Klocke, 1997) с некоторыми модификациями (Anisimova et al., 2018). Амплификацию генетического материала проводили в реакционной смеси объемом 15–25 мкл, которая содержала геномную ДНК (50–100 нг), 1х-реакционный буфер без $MgCl_2$, 2–3 мМ хлористого магния, по 0,25 мМ dNTP's, 250 нМ каждого олигонуклеотида, 1 единицу Taq-полимеразы («Диалат»). ПЦР выпол-

няли на амплификаторе MiniAmp Plus (Thermo FS, США). Список использовавшихся в работе праймеров представлен в таблице 2.

Продукты амплификации разделяли с помощью электрофореза в 2-процентном агарозном геле при напряжении 5 В/см в 1хTBE-буфере. Гель после окрашивания бромистым этидием визуализировали в свете ультрафиолета. Для оценки размера ДНК-фрагментов применяли маркер FastRuler™ SM1113. Для идентификации аллелей генов *Ppd-H1* и *Vrn-H3* проводили рестрикцию продуктов амплификации с помощью рестриктаз *MspI* и *Ksp22I* соответственно. Реакционную смесь помещали в термостат при 37°C в течение 16 ч. ДНК-фрагменты разделяли в 3-процентном агарозном геле.

В 2022–2023 гг. на фотопериодической площадке НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» оценили чувствительность к фотопериоду скороспелых в условиях поля 44 образцов ячменя. Растения выращивали в 8-литровых сосудах с почвой (10 растений на сосуд) в условиях естественного длинного (17–19 ч) и короткого (12 ч) фотопериода. Колошение каждого растения отмечали при выходе половины колоса главного стебля из влагалища. Фотопериодическую чувствительность (ФПЧ) определяли по величине задержки колошения при коротком дне (КД) по сравнению с длинным днем (ДД) ($T_2 - T_1$), а также с помощью коэффициента ФПЧ ($K_{фпч}$), который высчитывали по формуле $K_{фпч} = T_2/T_1$, где T_1 и T_2 – период «всходы – колошение» (дней) у растений, выращенных в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня соответственно (Koshkin, 2012). Образцы, отстающие в развитии на КД в сравнении с ДД в пределах 1–8 дней и имеющие $K_{фпч}$ от 0,8 до 1,2, относили к группе слабочувствительных к фотопериоду. В качестве контроля использовали сорта 'Mari' (индуцированный мутант, гомозиготный по *eam8*), 'Kinai 5' (несет естественную мутацию, гомозиготный по *eam8.k*) и чувствительный к фотопериоду сорт ярового ячменя 'Белогорский' (*Eam8*).

Результаты и обсуждение

Скороспелость

Период «всходы – колошение» многих образцов выборки ячменя в 2021 г. отличался от наблюдавшегося в 2022 г. и составил 27–78 дней, в среднем – 40,4 (табл. 3). В 2022 г. размах варьирования признака составлял 31–57

Таблица 2. Последовательности использовавшихся праймеров**Table 2. Sequences of the primers used in the study**

Праймер	Последовательности нуклеотидов (5' → 3')	Аллель	Литературный источник
Jones5-F Jones5-R	GATGGATTCAAAGGCAAGGA CGTTAGAGCCCTGCTTCATC	<i>Ppd-H1/ppd-H1</i>	Jones et al., 2008
HvFT3-F HvFT3-R	GTCCTCCTCCAGTATATGTC CTACTCCCCTTGAGAACTTTC	<i>Ppd-H2</i>	Kikuchi et al., 2009
HvFT3-F4 HvFT3-R1	GGATGGATCGGATTATTATTGTATG CTGCACATTATTTGTGATGCAA	<i>ppd-H2</i>	
HvBM5A-intronI-F1 HvBM5A-TE-R1	GTTCTCCACCGAGTCATGG AGAGATGGAGGCATGGAGCA	<i>Vrn-H1</i>	Cockram et al., 2009
HvBM5A-exon2-F1 HvBM5A-exon2-R1	TCCCAAGAAAACCTGAACAACACCAG ATTAGGTTACATCATTCGACCA	<i>Vrn-H1/vrn-H1</i>	
HvBM5A-intronI-F3b HvBM5A-intronI-R3b	CTTGATGTGTTGTGCGGTCT GCTGGACAAGACTCTACGG	<i>vrn-H1</i>	
HvZCCT.06F HvZCCT.07R	CCTAGTAAAAACATATATCCATAGAGC GATCGTTGCGTTGCTAATAGTG	<i>Vrn-H2</i>	Karsai et al., 2005
HvFT1-R HvFT1-F	ACGTACGTCCCTTTTCGATG CGCTAGGACTTGGAGCATCT	<i>Vrn-H3/vrn-H3</i>	Kikuchi et al., 2009

Таблица 3. Продолжительность межфазного периода «всходы – колошение» образцов ячменя из стран Восточной Азии (Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)**Table 3. Duration of the germination-to-heading period in barley accessions from East Asian countries (Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)**

Год изучения	Изучено образцов	Распределение образцов по продолжительности периода «всходы – колошение», шт.							
		25–30	31–35	36–40	41–45	46–50	51–55	56–60	> 60
2021	660	4	50	288	287	11	4	4	12
2022	608	0	24	200	236	111	34	3	0

(среднее 42,1) дней. Широкий размах варьирования и позднее колошение некоторых образцов в 2021 г., скорее всего, объясняется их чувствительностью к относительно высокой (21,4°C и 23,1°C) среднемесячной температуре (отклонение от нормы +5,3°C и +4,0°C соответственно) в июне и июле, а также низким количеством выпавших осадков в периоды выхода в трубку и колошения ячменя (см. табл. 1).

В условиях продолжительного светового дня ячмени из стран Восточной Азии характеризуются большим количеством скороспелых форм. Высокую скорость развития (ППВК – 0–5 дней) в течение двух лет наблюдали у 24 образцов (табл. 4). Наиболее скороспелыми (27–35 дней) оказались 19 генотипов (см. табл. 4). Большинство изученных форм показали себя среднеспелыми. Гетерогенностью по скорости развития в условиях северо-запада РФ характеризовались 99 образцов ячменя, у многих из них наблюдался полиморфизм по типу развития, причем проявилось это лишь в 2022 г. Превышение периода «всходы – колошение» для контролей составляло 5 дней у очень скороспелого образца местного ячменя из Дагестана к-15013 и 8, 9, 10 дней – у сортов 'Mona', 'Kinai 5' и 'Bankuti Korai' соответственно (см. табл. 4).

Интересным результатом исследования оказалось обнаружение среди ячменей из стран Восточной Азии большого количества образцов, не реагирующих или реагирующих слабо по скорости развития на сильно различающиеся погодные условия. Выявлено 57 генотипов, период «всходы – колошение» которых не менялся в контрастные по погодным условиям 2021 и 2022 г. Задержка колошения 294 образцов составляла 1–3 дня.

Аллельное разнообразие участвующих в контроле продолжительности межфазного периода «всходы – колошение» генов *Ppd* и *VRN*

Среди наиболее скороспелых генотипов аллель *Ppd-H1* имеет подавляющее большинство: 46 форм из 51 проанализированной (табл. 5). Три изученных генотипа (к-3513, к-6992, к-12291) имеют аллель *ppd-H1*, который обуславливает ранее колошение в условиях короткого дня. Образцы к-7061 и к-3952 оказались гетерогенными (не представлены в табл. 5), два изученных растения каждого образца отличались друг от друга и имели рецессивный и доминантный аллели (*ppd-H1* и *Ppd-H1*). Ячмени из стран Восточной Азии характеризуются большим количеством для изученной выборки образцов (90,2%), несущих доминантный аллель *Ppd-H1*. В наших

Таблица 4. Наиболее скороспелые образцы ячменя из стран Восточной Азии
(Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)

Table 4. The earliest among the studied barley accessions from East Asian countries
(Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)

№ по каталогу ВИР	Образец	Разновидность	Происхождение	Продолжительность периода «всходы – колошение», сут. (ППВК)		
				2021	2022	среднее
12223	‘Ychang’	<i>nutans</i>	Китай	37 (10)	32 (1)	34,5 (5,5)
12246	Местный	<i>pallidum</i>	Китай	31 (4)	33 (2)	32,0 (3,0)
12272	‘Shantung’	<i>coeleste</i>	Китай	31 (4)	34 (3)	32,5 (3,5)
12287	Местный	<i>pallidum</i>	Китай	29 (2)	34 (3)	31,5(2,5)
15582	Местный	<i>coeleste</i>	Китай	31 (4)	35 (4)	33,0(4,0)
15894	Местный	<i>pallidum</i>	Китай	32 (5)	37 (6)	34,5 (5,5)
18439	Местный	<i>himalayense</i>	Китай	31 (4)	35 (4)	33,0(4,0)
18440	Местный	<i>trifurcatum, kobdicum, coeleste</i>	Китай	31 (4)	34 (3)	32,5 (3,5)
18442	Местный	<i>coeleste, himalayense</i>	Китай	31 (4)	35 (4)	33,0 (4,0)
18451	Местный	<i>violaceum, coeleste, himalayense, subnudipiramidatum</i>	Китай	29 (2)	33 (2)	31,0 (2,0)
19000	‘Ла-са-пай-цин-кэ’	<i>coeleste</i>	Китай	31 (4)	35 (4)	33,0 (4,0)
19001	‘Ласа-джи-цин-кэ’	<i>coeleste</i>	Китай	32 (5)	36 (5)	34,0 (5,0)
19494	‘Mie’	<i>subparallelum</i>	Япония	32 (5)	33 (2)	32,5 (3,5)
19522	‘Fukumugi’	<i>parallelum</i>	Япония	33 (6)	36 (5)	34,5 (5,5)
20247	‘Aizu N4’	<i>parallelum</i>	Япония	28 (1)	33 (2)	30,5(1,5)
21706	Местный	<i>coeleste, himalayense, pallidum</i>	Монголия	27 (0)	34 (3)	30,5 (1,5)
22093	‘Baitori’	<i>parallelum</i>	Япония	32 (5)	35 (4)	33,5 (4,5)
22440	‘KOS’	<i>erectum</i>	Япония	34 (7)	34 (3)	34,0 (5,0)
25586	‘Suwon 29’	<i>pyramidatum</i>	Япония	31 (4)	35 (4)	33,0 (4,0)
25592	‘Aizu’	<i>parallelum, intermedium</i>	Япония	32 (5)	34 (3)	33,0 (4,0)
25604	‘Hoho’	<i>pallidum</i>	Япония	31 (4)	34 (3)	32,5 (3,5)
27525	‘Hayachine Mugi’	<i>parallelum</i>	Япония	33 (6)	33 (2)	33,0 (4,0)
30259	‘Misato Golden’	<i>erectum</i>	Япония	32 (5)	37 (6)	34,5 (5,5)
30849	С 226 ZDM 1422	<i>pallidum</i>	Китай	32 (5)	31 (0)	31,5 (2,5)
‘Bankuti Korai’ (контроль)				38(11)	40 (9)	39 (10)
‘Kinai 5’ (контроль)				36 (9)	40 (9)	38 (9)
‘Mona’ (контроль)				36 (9)	38 (7)	37 (8)
к-15013 (контроль)				32 (5)	36 (5)	34 (5)
‘Белогорский’ (допущенный к выращиванию сорт)				40 (13)	42 (9)	41 (11)
Среднее значение для всех изученных образцов				40,4 (13,4)	42,5 (11,4)	41,45 (12,4)

Таблица 5. Комбинации аллелей генов *Ppd-H1*, *Ppd-H2*, *VRN-H1*, *VRN-H2* и *VRN-H3* у образцов ячменя из стран Восточной Азии**Table 5.** Combinations of alleles for the *Ppd-H1*, *Ppd-H2*, *VRN-H1*, *VRN-H2* and *VRN-H3* genes in barley accessions from East Asian countries

Аллельное состояние генов <i>Ppd</i> и <i>VRN</i>					Количество образцов	Продолжительность периода «всходы – колошение», среднее, сут. (ППВК)
<i>Ppd-H1</i>	<i>Ppd-H2</i>	<i>VRN-H1</i>	<i>VRN-H2</i>	<i>VRN-H3</i>		
Скороспелые образцы						
D	D	D	D	R	5	36,0 (7,0)
D	D	D	R	R	2	36,25 (7,25)
D	D	R	D	R	3	33,83 (4,83)
D	D	R	R	D	1	35,5 (6,5)
D	D	R	R	R	17	34,5 (5,5)
D	R	R	R	R	4	34,75 (5,75)
D	R	D	R	D	7	36,86 (7,86)
D	R	D	R	R	1	36,0 (7,0)
R	D	D	D	R	1	39,0 (10)
R	D	D	R	R	1	35,0 (6,0)
R	D	R	D	R	1	38,5 (9,5)
Наиболее позднеспелые образцы						
D	D	R	D	R	6	53,33 (24,33)
R	D	R	D	D	2	55,0(26,0)
R	D	D	D	R	1	52,0 (23,0)
R	-	R	D	R	1	61,0 (32,0)
Озимые образцы						
D	D	R	D	R	6	-
D	D	R	D	-	1	-
D	D	-	R	R	1	-
R	D	R	D	R	1	-
R	R	R	D	D	1	-

Примечание: D – доминантный аллель; R – рецессивный аллель; прочерк – фрагмент не амплифицировался

Note: D – dominant allele; R – recessive allele; dash – the fragment was not amplified

предыдущих исследованиях этот показатель составлял 29% для местных ячменей из Дагестана (Abdullaev et al., 2017) и 9% для сортов ярового ячменя, допущенных к использованию в России и Беларуси (Zlotina et al., 2013). Результаты нашего исследования плохо согласуются с ранее полученными данными (Turner et al., 2005; Zlotina et al., 2013), демонстрирующими связь раннего колошения ячменя при длинном дне с наличием аллеля *Ppd-H1*, носителями которого являются 6 из 10 изученных нами позднеспелых образцов.

Установлено, что аллель *Ppd-H2* определяет быстрое колошение ячменя при коротком дне, а в рецессивном состоянии вызывает задержку колошения (Casao et al., 2011). Среди изученной выборки ячменей из стран Вос-

точной Азии 37 образцов имеют аллель *Ppd-H2*, 12 несут *ppd-H2* (см. табл. 5) и 2 оказались гетерогенными.

Наиболее распространено сочетание аллелей *Ppd-H1/Ppd-H2* (64,7%). Ранее показано (Zlotina et al., 2013), что районированные в различных климатических зонах России сорта ячменя с доминантными аллелями *Ppd-H1* и *Ppd-H2* достоверно опережают другие генотипы по скорости развития и являются скороспелыми при возделывании в условиях длинного дня северо-запада России. Настоящее исследование показало, что сочетание аллелей *Ppd-H1/Ppd-H2* не может быть диагностическим для выявления скороспелых в условиях Санкт-Петербурга форм ячменя, так как является наиболее распространенным и среди поздних генотипов (см. табл. 5). В то же вре-

мя 12 скороспелых форм ячменя (23,5% от числа изученных) имеют комбинацию аллелей *Ppd-H1/ppd-H2*, которая практически не встречается среди поздних и озимых образцов (см. табл. 5.) Три скороспелых образца (к-3513, к-6992, к-12291) несут аллели *ppd-H1/Ppd-H2*. Носители рецессивных аллелей *ppd-H1/ppd-H2* среди скороспелых генотипов не обнаружены.

Тип развития *H. vulgare* детерминирован тремя парами генов: *VRN-H1*, *VRN-H2*, *VRN-H3*, которые контролируют необходимость растений в яровизации для перехода к колошению и таким образом принимают участие в регулировании скорости развития растений.

Выявили 11 групп образцов с различными аллельными комбинациями генов *Ppd* и *VRN* (см. табл. 5). Пять образцов характеризовались уникальным сочетанием аллелей, 14 форм образовали 4 небольшие группы (по 2–5 образцов), 24 изученные формы распределились в две большие группы с комбинацией доминантных и рецессивных аллелей «DD-RRR» (*Ppd-H1Ppd-H2vrn-H1vrn-H2vrn-H3*) и «DR-DRD» (*Ppd-H1ppd-H2Vrn-H1vrn-H2Vrn-H3*), представленные 17 и 7 образцами соответственно. Гетерогенными по одному и более аллелям оказались 8 об-

разцов ячменя. Отметим, что наличие рецессивных аллелей *vrn-H1* и *vrn-H2* характерно для образцов ячменя с типом развития «двуручка». Генотипы с подобным сочетанием аллелей генов *VRN* демонстрируют зимостойкость и не требуют обязательной яровизации (Muñoz-Amatriáin et al., 2020; Fernández-Calleja et al., 2021).

В работе М. М. Злотиной с коллегами (Zlotina et al., 2013) генотипы, несущие одинаковые аллели генов *Ppd-H1* и *Ppd-H2* и имеющие аллельные комбинации *Vrn-H1vrn-H2Vrn-H3* (DRD), переходили к колошению раньше, чем генотипы с другим сочетанием аллелей генов *VRN*. Среди образцов нашей выборки данное сочетание имели 7 скороспелых форм. Данная комбинация аллелей *VRN* отсутствует среди поздних генотипов ячменя, но имеется у среднеспелого, допущенного к выращиванию на северо-западе России сорта 'Белогорский' (табл. 6). Отметим, что группы образцов из нашей выборки с иными сочетаниями аллелей *VRN* выколашивались немного раньше, чем с *Vrn-H1vrn-H2Vrn-H3* (см. табл. 6); при этом многие из них, за исключением *Vrn-H1vrn-H2vrn-H3* (DRR), в исследовании М. М. Злотиной с соавторами (Zlotina et al., 2013) не были идентифицированы.

Таблица 6. Характеристика коллекционных образцов ячменя из стран Восточной Азии по фотопериодической чувствительности (Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)

Table 6. Characterization of barley accessions from East Asian countries according to their photoperiod sensitivity (Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Период «всходы – колошение», сут.		T2 – T1	K _{фпч}	Аллельное состояние генов <i>Ppd</i> и <i>VRN</i>
			T1	T2			
2765	Местный	Япония	35,9 ± 0,45	42,7 ± 0,47	6,8	1,19	–*
3320	Местный	Китай	38,0 ± 0,53	46,8 ± 0,83	8,8	1,23	DD/R-RRR**
3446	Местный	Китай	34,5 ± 0,92	39,0 ± 1,09	4,5	1,13	–
3513	Местный	Китай	37,2 ± 0,83	54,1 ± 3,53	16,9	1,45	RD-DDR
3945	Местный	Китай	39,5 ± 0,76	54,1 ± 1,20	14,6	1,37	DD-DDR
3952	Местный	Монголия	37,0 ± 0,26	45,4 ± 0,58	8,4	1,23	R/DD/R-DRD
3996	Местный	Монголия	38,7 ± 0,63	53,1 ± 1,37	14,4	1,34	–
4034	Местный	Монголия	39,6 ± 0,81	57,0	17,4	1,44	DR-DRD
6992	Местный	Япония	38,6 ± 0,50	46,5 ± 1,98	7,9	1,20	RD-RDR
11605	Местный	Япония	37,7 ± 0,37	56,2 ± 0,93	18,5	1,43	–
12223	'Ychang'	Китай	36,9 ± 1,39	36,9 ± 0,59	0,0	1,00	–
12245	'Kiangsu'	Китай	36,4 ± 0,20	45,2 ± 1,10	8,8	1,24	–
12246	Местный	Китай	35,7 ± 1,44	47,4 ± 2,12	11,7	1,33	DD-RDR
12272	'Shantung'	Китай	33,3 ± 0,84	47,4 ± 2,31	14,1	1,42	DD-RRR
12287	Местный	Китай	47,9 ± 2,49	62,6 ± 3,70	14,7	1,31	–
12291	Местный	Китай	38,8 ± 1,31	46,3 ± 1,74	7,5	1,19	RD-DRR
12302	Vaughn	Китай	39,7 ± 1,70	55,6 ± 5,31	15,9	1,40	DD-DR/DR
15582	Местный	Китай	35,6 ± 0,48	44,0 ± 0,86	8,4	1,24	DD-RDR
15813	Местный	Китай	39,3 ± 0,63	59,0 ± 2,47	19,7	1,50	DR-DRD

Таблица 6. Окончание

Table 6. The end

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Период «всходы – колошение», сут.		T2 – T1	K _{фпч}	Аллельное состояние генов Ppd и VRN
			T1	T2			
15827	Местный	Китай	36,9 ± 0,84	66,1 ± 3,08	29,2	1,79	DD/R-DRD
15849	Местный	Китай	38,7 ± 1,67	54,7 ± 2,94	16,0	1,41	DR-DRD
15878	Местный	Китай	34,6 ± 0,47	40,3 ± 0,69	5,7	1,16	DD-R/DRR
15894	Местный	Китай	33,3 ± 0,84	44,0 ± 2,29	10,7	1,32	DD-DDR
18440	Местный	Китай	32,8 ± 0,77	36,8 ± 0,70	4,0	1,12	DD-RRR
18442	Местный	Китай	33,0 ± 0,31	42,6 ± 1,02	9,6	1,29	DD-RRR
18451	Местный	Китай	31,5 ± 0,27	42,8 ± 2,82	11,3	1,36	DD-RRR
19000	'La-sa-paj-cin-kye'	Китай	31,4 ± 0,20	45,3 ± 4,84	13,9	1,44	DD-RRR
19001	'Lasa-dzhi-cin-kye'	Китай	32,6 ± 0,53	46,2 ± 3,03	13,6	1,42	DD-RRR
19494	'Mie'	Япония	34,0 ± 0,47	40,0 ± 1,81	6,0	1,18	-
19522	F'ukumugi'	Япония	33,4 ± 0,16	41,2 ± 1,04	7,8	1,23	DD-RRR
20247	'Aizu N4'	Япония	31,9 ± 0,35	38,9 ± 0,61	7,0	1,22	DD-RRR
20297	'Jukiwarimugi'	Япония	34,5 ± 1,34	45,5 ± 1,85	11,0	1,32	DD-RRR
21439	'Akimakishibari'	Япония	34,4 ± 0,40	50,3 ± 1,27	15,9	1,46	DR-RRR
21706	Местный	Монголия	34,3 ± 1,48	3,69 ± 1,06	2,6	1,08	DD-RRR
22093	'Baitori'	Япония	32,6 ± 0,62	46,9 ± 1,50	14,3	1,44	DD-DDR
22440	'KOS'	Япония	34,4 ± 0,34	38,8 ± 0,76	4,4	1,13	-
22747	Местный	Китай	37,5 ± 0,76	59,3 ± 3,09	21,8	1,58	DR-DRD
25586	'Suwon 29'	Япония	33,3 ± 0,33	40,6 ± 0,99	7,3	1,22	-
25592	'Aizu'	Япония	33,1 ± 0,30	36,2 ± 0,87	3,1	1,09	-
25604	'Hoho'	Япония	35,2 ± 0,29	41,5 ± 1,04	6,3	1,17	-
27076	'Mihogooruden'	Япония	32,1 ± 1,02	36,8 ± 0,20	4,7	1,15	DD-RRR
30259	'Misato Golden'	Япония	31,8 ± 0,29	36,5 ± 0,69	4,7	1,16	DD-RRR
30263	'Smoath Awn'	Япония	33,4 ± 0,70	39,3 ± 0,68	5,9	1,18	DR-RRR
30849	C 226 ZDM 1422	Китай	31,5 ± 0,17	36,5 ± 0,17	5,0	1,16	DD-RRR
'Mari' (контроль)		Швеция	38,4 ± 0,69	39,4 ± 0,57	1,0	1,03	RR-RRD
'Kinai 5' (контроль)		Япония	35,0 ± 0,15	36,9 ± 0,41	1,9	1,05	RD-DRR
'Белогорский' (допущен к выращиванию)		Россия	39,6 ± 0,40	59,0 ± 1,80	19,4	1,49	RR-DRD

Примечание: T1 и T2 – продолжительность периода «всходы – колошение» (сут.) у растений ячменя, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого (12-часового) дня; T2 – T1 – задержка колошения растений ячменя на коротком дне по сравнению с длинным (сут.); K_{фпч} = T2/T1 – коэффициент фотопериодической чувствительности; * – идентификация аллелей не проводилась; ** – гетерогенный образец

Note: T1 – T2 means the duration of the germination-to-heading period (days) in barley plants grown under long-day (natural) and short-day (12 hours) conditions, respectively; T2 – T1 is the heading delay in barley plants under short days compared to long days; K_{фпч} = T2/T1 is the photoperiod sensitivity coefficient; * – allele identification was not performed; ** – heterogeneous accession

Носители аллельной комбинации *vrn-H1Vrn-H2vrn-H3* являются озимыми (восприимчивыми к яровизации), тогда как остальные аллельные комбинации этих трех генов ассоциированы с «яровым» типом развития (Takahashi, Yasuda, 1971). В нашем исследовании самую скороспелую группу составили три яровых образца, которые имели данное сочетание (RDR) *VRN*-генов, а также несли доминантные аллели *Ppd* (см. табл. 5). Ранее нами было изучено аллельное состояние генов *VRN* у 151 ярового образца ячменя из Дагестана, среди которых «озимую» комбинацию *vrn-H1Vrn-H2vrn-H3* имели 99 яровых генотипов. Доля доминантных аллелей *Vrn-H1* и *Vrn-H3* у местных форм была невелика и резко возростала среди яровых селекционных линий и сортов (Abdullaev et al., 2017). По всей видимости, в процессе селекции происходит замещение рецессивного аллеля *vrn-H1* на доминантный, что также подтверждается исследованиями М. М. Злотиной с соавторами (Zlotina et al., 2013), в которых при изучении 91 районированного в различных климатических зонах России сорта ярового ячменя лишь один имел аллель *vrn-H1*.

Молекулярно-генетический анализ аллельного состояния генов *Ppd* и *VRN* позднеспелых и озимых образцов показал, что у ячменей данных групп наиболее распространено сочетание «DD-RDR», которое имели и три яровых скороспелых генотипа (к-12246, к-15582, к-15950). В свою очередь, среди поздних и с озимым типом развития образцов отсутствуют генотипы с наиболее распространенными у скороспелых при весеннем посеве форм комбинациями аллелей *Ppd* и *VRN*: «DD-RRR», «DR-DRD», «DD-DDR» и «DR-RRR». Полученные результаты могут свидетельствовать о возможной диагностической ценности выявленных нами сочетаний аллелей для идентификации скороспелых в условиях продолжительного дня ячменей.

Оценка фотопериодической чувствительности

В результате оценки на фотопериодической площадке 44 скороспелых в поле образцов ячменя выделили 15 источников слабой ФПЧ: к-2765, к-3446, к-6992, к-12223, к-12291, к-15878, к-18440, к-19494, к-20247, к-21706, к-22440, к-27076, к-30259, к-30263, к-30849 (см. табл. 6), у которых $K_{фнч}$ не превышал 1,20. Особо следует отметить образец к-12223 из Китая, характеризующийся скороспелостью и отсутствием чувствительности к фотопериоду.

Не выявлено строгой закономерности слабой реакции растений на продолжительность дня и аллельными комбинациями генов *Ppd* и *VRN*. Так, шесть характеризующихся слабой реакцией на фотопериод образцов ячменя (к-18440, к-20247, к-21706, к-27076, к-30259 и к-30849) имеют наиболее распространенное среди изученных форм сочетание аллелей *Ppd-H1Ppd-H2vrn-H1vrn-H2vrn-H3* (DD-RRR). Данное сочетание аллелей *Ppd* и *VRN* несут также 7 чувствительных образцов. Три генотипа, слабо реагирующих на продолжительность дня (к-6992, к-12291, к-30263), имели комбинации «RD-RDR», «RD-DRR» и «DR-RRR» соответственно (см. табл. 6). Возможным объяснением выявленных противоречий может являться влияние генов *eps* или других неизвестных генетических систем.

Заключение

В условиях длинного дня северо-запада России исследовали 660 коллекционных образцов ячменя из Вос-

точноазиатского центра разнообразия по адаптивно важным признакам. В результате двухлетнего (2021–2022 гг.) полевого изучения выделены 19 образцов, характеризующихся высокой скоростью развития.

С использованием молекулярных маркеров изучили аллельное состояние генов *Ppd* и *VRN*, участвующих в контроле продолжительности межфазного периода «всходы – колошение» у 51 скороспелого образца ячменя. Ячмени из стран Восточной Азии характеризуются большим количеством образцов с доминантным аллелем *Ppd-H1* (90,2% изученных форм), который контролирует более раннее колошение ячменя на длинном дне. Три образца (к-3513, к-6992, к-12291) имеют рецессивный аллель *ppd-H1*, обуславливающий задержку колошения в условиях длинного дня. Среди ячменей из нашей выборки 37 образцов (72,5%) имеют аллель *Ppd-H2*, определяющий более раннее колошение при коротком дне. Наиболее распространено сочетание аллелей *Ppd-H1/Ppd-H2* (64,7,8%), которое, как показало наше исследование, не является диагностическим для выявления скороспелых в условиях длинного дня форм ячменя. В то же время 12 изученных скороспелых генотипов (23,5%) имеют комбинацию *Ppd-H1/ppd-H2*, не встречающуюся среди поздних и озимых образцов.

Выявили 11 групп с различными аллельными комбинациями генов *Ppd* и *VRN*. Пять образцов характеризовались уникальным сочетанием аллелей, 14 форм образцовали 4 небольшие группы (по 2–5 образцов), 24 изученные формы распределились в две большие группы с комбинацией доминантных и рецессивных аллелей «DR-DRD» (*Ppd-H1ppd-H2Vrn-H1vrn-H2Vrn-H3*) и «DD-RRR» (*Ppd-H1Ppd-H2vrn-H1vrn-H2vrn-H3*), представленные 7 и 17 образцами соответственно. Среди поздних и озимых образцов ячменя отсутствуют наиболее распространенные у скороспелых форм комбинации аллелей «DD-RRR», «DR-DRD», «DD-DDR» и «DR-RRR», что может свидетельствовать о диагностической ценности выявленных нами сочетаний аллелей *Ppd* и *VRN* при идентификации скороспелых в условиях продолжительного дня генотипов.

В результате оценки фотопериодической чувствительности 44 образцов ячменя, характеризующихся высокой скоростью развития в полевых условиях, выделили 15 источников слабой ФПЧ. Образец к-12223 из Китая отличается скороспелостью и отсутствием реакции на продолжительность фотопериода. Показано аллельное состояние генов *Ppd* и *VRN* у генотипов, слабо реагирующих на продолжительность дня.

Таким образом, выявлено внутривидовое разнообразие ячменей из стран Восточной Азии по адаптивно важным признакам. Идентифицирован ценный материал, характеризующийся скороспелостью и слабой реакцией на фотопериод. Выделены генотипы, несущие адаптивно ценные комбинации аллелей *Ppd-H1*, *Ppd-H2*, *VRN-H1*, *VRN-H2* и *VRN-H3*, необходимые для создания экологически пластичных конкурентоспособных сортов с высоким адаптивным потенциалом.

References / Литература

Abdullaev R.A. Genetic diversity of local barley forms from Dagestan in adaptively important traits (Geneticheskoye raznoobrazie mestnykh form yachmenya iz Dagestana po adaptivno vazhnykh priznakam) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2015. [in Russian] (Абдуллаев Р.А. Генетическое разнообразие местных форм ячменя из Дагестана

- по адаптивно важным признакам: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2015).
- Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Karabitsina Yu.I., Zveinek I.A., Batasheva B.A., Anisimova I.N. et al. Allelic diversity of the *Ppd* and *Vrn* genes involved in control of the duration of shooting-earing stage in Dagestanian barley accessions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):56-65. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Карабицина Ю.И., Звейнек И.А., Баташева Б.А., Анисимова И.Н. и др. Аллельное разнообразие участвующих в контроле продолжительности периода всходы-колошение генов *Ppd* и *VRN* у образцов ячменя из Дагестана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):56-65). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-56-65
- Abdullaev R.A., Lukina K.A., Batasheva B.A., Kovaleva O.N., Radchenko E.E. Genetic diversity of barley accessions from East Asian countries in terms of resistance to powdery mildew. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(3):178-186. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Лукина К.А., Баташева Б.А., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е. Генетическое разнообразие образцов ячменя из стран Восточной Азии по устойчивости к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(3):178-186). DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-178-186
- Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8
- Batakova O.B. Some results of studies of the spring barley vegetative period duration in the Arkhangelsk region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;165:169-173. [in Russian] (Батакова О.Б. Некоторые итоги по изучению длины вегетационного периода в условиях Архангельской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:169-173).
- Batasheva B.A. Prospects for increasing barley productivity in Dagestan based on the study of the gene pool (Perspektivy povysheniya produktivnosti yachmenya v Dagestane na osnove izucheniya genofonda) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Баташева Б.А. Перспективы повышения продуктивности ячменя в Дагестане на основе изучения генофонда: дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Benlioglu B., Bilir M., Akdogan G., Ahmed H.A.A., Ergun N., Aydogan S. et al. Phenotypic characterization of two-row barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *vulgare*) germplasm conserved in Osman Tosun Genebank of Türkiye by multivariate analysis model. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2025;72(2):1567-1584 DOI: 10.1007/s10722-024-02032-0
- Casao M.C., Karsai I., Igartua E., Gracia M.P., Veisz O., Casas A.M. Adaptation of barley to mild winters: a role for *PPDH2*. *BMC Plant Biology*. 2011;11:164. DOI: 10.1186/1471-2229-11-164
- Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A. et al. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(6):1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042
- Cockram J., Norris C., O'Sullivan D.M. PCR-based markers diagnostic for spring and winter seasonal growth habit in barley. *Crop Science*. 2009;49(2):403-410. DOI: 10.2135/cropsci2008.07.0398
- Distelfeld A., Li C., Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals. *Current Opinion in Plant Biology*. 2009;12(2):178-184. DOI: 10.1016/j.pbi.2008.12.010
- Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(4):443-450.
- Fernández-Calleja M., Casas A.M., Igartua E. Major flowering time genes of barley: allelic diversity, effects, and comparison with wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2021;134(7):1867-1897. DOI: 10.1007/s00122-021-03824-z
- Jones H., Leigh F.J., Mackay I., Bower M.A., Smith L.M.J., Charles M.P. et al. Population based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the Fertile Crescent. *Molecular Biology and Evolution*. 2008;25(10):2211-2219. DOI: 10.1093/molbev/msn167
- Karsai I., Szűcs P., Mészáros K., Filichkina T., Hayes P.M., Skinner J.S. et al. The *Vrn-H2* locus is a major determinant of flowering time in a facultative × winter growth habit barley (*Hordeum vulgare* L.) mapping population. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005;110(8):1458-1466. DOI: 10.1007/s00122-005-1979-7
- Kikuchi R., Kawahigashi H., Ando T., Tonooka T., Handa H. Molecular and functional characterization of PEBP genes in barley reveal the diversification of their roles in flowering. *Plant Physiology*. 2009;149(3):1341-1353. DOI: 10.1104/pp.108.132134
- Knüpfner H., Terentyeva I., Hammer K., Kovaleva O., Sato K. Ecogeographical diversity – a Vavilovian approach. In: R. von Bothmer, K. Sato, H. Knüpfner, T. van Hintum (eds). *Developments in Plant Genetics and Breeding. Vol. 7. Diversity in Barley (Hordeum vulgare)*. Amsterdam: Elsevier 2003. p.53-76. DOI: 10.1016/S0168-7972(03)80006-3
- Koshkin V.A. Methodical approaches of diagnosis of photoperiodical sensitivity and earliness of plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:118-129. [in Russian] (Кошкин В.А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:118-129).
- Laurie D.A., Pratchett N., Bezant J.H., Snape J.W. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome*. 1995;38(3):575-585. DOI: 10.1139/g95-074
- Lekeš J., Bareš I., Foral A., Odignal V., Ružička F., Bobek M., Trofimovskaya A., Lukyanova M., Korneychuk V., Ilyina N., Yarosh N. International COMECON list of descriptors for the genus *Hordeum* L. (subgen. *Hordeum*). Leningrad: VIR; 1983. [in Russian] (Лекеш Я., Бареш И., Форал А., Одигал И., Ружичка Ф., Бобек М., Трофимовская А., Лукьянова М., Корнейчук В., Ильина Н., Ярош Н. Международный классификатор СЭВ рода *Hordeum* L. (подрод *Hordeum*). Ленинград: ВИР; 1983).
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. (comp.). Guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektzii yachmenya i ovsy). I.G. Loskutov (ed.). 4th ed. St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Методические указания по изуче-

- нию и сохранению мировой коллекции ячменя и овса / сост. И.Г. Лоскутов, О.Н. Ковалева, Е.В. Блинова; под ред. И.Г. Лоскутова. 4-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V., Safonova I.V. Guidelines for the study and conservation of the global collection of barley, oat, and rye. St. Petersburg: VIR; 2024. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В., Сафонова И.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя, овса и ржи. Санкт-Петербург: ВИР; 2024). DOI: 10.30901/978-5-907780-09-5
- Lukyanova M.V. Agrobiological study of a collection of oats and barley for use as green fodder (Agrobiologicheskoye izucheniye kollektzii ovsy i yachmenya v tselyakh ispolzovaniya na zeleny korm) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1958. [in Russian] (Лукиянова М.В. Агробиологическое изучение коллекции овса и ячменя в целях использования на зеленый корм: дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: ВИР; 1958).
- Muñoz-Amatriaín M., Hernandez J., Herb D., Baenziger P.S., Bochar A.M., Capettini F. et al. Perspectives on low temperature tolerance and vernalization sensitivity in barley: prospects for facultative growth habit. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:585927. DOI: 10.3389/fpls.2020.585927
- Pourkheirandish M., Hensel G., Kilian B., Senthil N., Chen G., Sameri M. et al. Evolution of the grain dispersal system in barley. *Cell*. 2015;162(3):527-539. DOI: 10.1016/j.cell.2015.07.002
- Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Akimova D.E., Zajtseva I.Yu. Genetic diversity of barley accessions from Mongolia for greenbug resistance. *Ecological Genetics*. 2022;20(3):175-182. [in Russian] (Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Акимова Д.Е., Зайцева И.Ю. Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. *Экологическая генетика*. 2022;20(3):175-182). DOI: 10.17816/ecogen105875
- Schreiber M., Wonneberger R., Haaning A.M., Coulter M., Russell J., Himmelbach A. et al. Genomic resources for a historical collection of cultivated two-row European spring barley genotypes. *Scientific Data*. 2024;11(1):66. DOI: 10.1038/s41597-023-02850-4
- Takahashi R., Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley. In: R.A. Nilan (ed.). *Barley Genetics II: Proceedings of the 2nd International Barley Genetics Symposium*. Pullman, WA: Washington State University; 1971. p.388-408.
- Turner A., Beales J., Faure S., Dunford R.P., Laurie D.A. The pseudo-response regulator *Ppd-H1* provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*. 2005;310(5750):1031-1033. DOI: 10.1126/science.1117619
- Vavilov N.I. World resources of cereals, leguminous seed crops and flax, and their utilization in plant breeding. Agro-ecological survey of the principal field crops. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1957. [in Russian] (Вавилов Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. Москва; Ленинград: АН СССР; 1957).
- Verstegen H., Köneke O., Korzun V., von Broock R. The world importance of barley and challenges to further improvements. In: J. Kumlehn, N. Stein (eds). *Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 69. Biotechnological Approaches to Barley Improvement*. Berlin; Heidelberg: Springer; 2014. p.3-19. DOI: 10.1007/978-3-662-44406-1_1
- Weather and Climate. Reference and Information Portal (Pogoda i klimat. Spravochno-informatsionny portal): [website]. [in Russian] (Погода и климат. Справочно-информационный портал: [сайт]). URL: <https://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=26063> [дата обращения: 03.09.2025].
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M. et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006;103(51):19581-19586. DOI: 10.1073/pnas.0607142103
- Zakhrabekova S., Gough S.P., Braumann I., Müller A.H., Lundqvist J., Ahmann K. et al. Induced mutations in circadian clock regulator *Mat-a* facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(11):4326-4331. DOI: 10.1073/pnas.1113009109
- Zaushintseva A.V. Genetic sources for the realization of main trends in barley breeding in Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;165:101-105. [in Russian] (Заушинцева А.В. Генетические источники для реализации основных направлений селекции ячменя в Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:101-105).
- Zlotina M.M., Kovaleva O.N., Loskutov I.G., Potokina E.K. Use of allele-specific markers of the *Ppd* and *Vrn* genes for predicting growing season duration in barley cultivars. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(1):50-62. [in Russian] (Злотина М.М., Ковалева О.Н., Лоскутов И.Г., Потокина Е.К. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Ppd* и *Vrn* для прогнозирования продолжительности вегетационного периода сортов ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(1):50-62).
- Zohary D., Hopf M., Weiss E. Domestication of plants in the Old World: the origin and spread of domesticated plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean basin. 4th ed. Oxford: Oxford University Press; 2012. DOI: 10.1093/acprof:osobl/9780199549061.001.0001
- Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Batasheva V.A., Radchenko E.E. The effect of responses to vernalization, photoperiodism, and earliness per se of barley accessions from Dagestan on the duration of the period from shooting to heading. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):24-33. [in Russian] (Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Баташева В.А., Радченко Е.Е. Влияние реакции на яровизацию, чувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости на продолжительность развития образцов ячменя из Дагестана от всходов до колошения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):24-33). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-24-33
- Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Matvienko I.I., Radchenko E.E., Alpatieva N.V. Identification of the *eam8* allele associated with photoperiod insensitivity in barley accessions from Japan. *Ecological Genetics*. 2022;20(2):101-109. [in Russian] (Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Матвиенко И.И., Радченко Е.Е., Алпатьева Н.В. Идентификация аллеля *eam8*, ассоциированного со слабой чувствительностью к фотопериоду, у образцов ячменя из Японии. *Экологическая генетика*. 2022;20(2):101-109). DOI: 10.17816/ecogen106033

Информация об авторах

Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, 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, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Белахан Абдурашидовна Баташева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, с. Вавилово, kostek-kum@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-281X>

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>

Зоя Андреевна Щедрина, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, z.shedrina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-2245-9395>

Евгений Евгеньевич Радченко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, eugene_radchenko@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

Information about the authors

Renat A. Abdullaev, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Belahan A. Batasheva, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station – branch of VIR, Vavilovo Village, Derbentsky District 368612, Republic of Dagestan, Russia, kostek-kum@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-281X>

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>

Zoya A. Shchedrina, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, z.shedrina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-2245-9395>

Evgeny E. Radchenko, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, eugene_radchenko@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

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 07.11.2025; одобрена после рецензирования 30.12.2025; принята к публикации 30.01.2026. The article was submitted on 07.11.2025; approved after reviewing on 30.12.2025; accepted for publication on 30.01.2026.