

Животноводство и кормопроизводство. 2025. Т. 108. № 2. С. 186-194.
Animal Husbandry and Fodder Production. 2025. Vol. 108. No. 2. P. 186-194.

Научная статья
УДК 633.16:632.4(470.56)
doi:10.33284/2658-3135-108-2-186

Анализ состояния генетического разнообразия *Hordeum Vulgare* L. адаптированного к условиям Оренбургского Предуралья по аллелям генов *Ppd* и *Vrn*

Антонина Александровна Новикова¹, Екатерина Юрьевна Подласова²,
Ольга Сергеевна Гречишкина³

¹²³Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, Оренбург, Россия

¹tony-novikova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6947-9262>

²katerina.pryakhina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2985-198X>

³vip.olga1979@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4054-3048>

Аннотация. Продолжительность вегетационного периода и форма злаковых культур контролируется главным образом локусами двух генов – *Ppd* (фотопериодическая чувствительность) и *Vrn* (продолжительность периода «всходы–колошение»). Сорта ячменя с доминантным аллелем *Ppd-H1* опережают другие генотипы по скорости развития (сроку колошения) и являются более скороспелыми при возделывании в условиях длинного светового дня. Целью нашего исследования являлась оценка генетического разнообразия сортов ярового ячменя по генам яровизации – *Vrn* и фотопериодизма – *Ppd*. Материалом для исследования служили 72 образца ярового ячменя (*Hordeum vulgare*) из коллекционного питомника и питомника конкурсного испытания лаборатории селекции ярового ячменя селекции ФГБНУ ФНЦ БСТ РАН. ДНК-анализ проводили на этилированных проростках с использованием коммерческого набора реагентов для выделения геномной ДНК. Праймеры, амплифицирующие аллели генов *Ppd* и *Vrn*, выбрали по литературным данным. Среди изученных сортов носителями аллелей генов *Ppd* являются 2, а носителями аллелей генов *Vrn* – 4 образца. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Ppd* и *Vrn* может значительно повысить результативность отбора на скороспелость и ускорить селекцию сортов на этот признак.

Ключевые слова: яровой ячмень, *Hordeum vulgare*, ПЦР-анализ, молекулярные маркеры, период вегетации, урожайность, скороспелость, фотопериод, яровизация

Благодарности: работа выполнена в соответствии с планом НИР на 2022-2026 гг. ФГБНУ ФНЦ БСТ РАН (№ FNWZ-2022-0015).

Для цитирования: Новикова А.А., Подласова Е.Ю., Гречишкина О.С. Анализ состояния генетического разнообразия *Hordeum Vulgare* L. адаптированного к условиям Оренбургского Предуралья по аллелям генов *Ppd* и *Vrn* // Животноводство и кормопроизводство. 2025. Т. 108. № 2. С. 186-194. [Novikova AA, Podlasova EYu, Grechishkina OS. Analysis of genetic diversity of *Hordeum Vulgare* L. adapted to the conditions of Orenburg region according to *Ppd* and *Vrn* gene alleles. Animal Husbandry and Fodder Production. 2025;108(2):186-194. (In Russ.). <https://doi.org/10.33284/2658-3135-108-2-186>

Original article

Analysis of genetic diversity of *Hordeum Vulgare* L. adapted to the conditions of Orenburg region according to *Ppd* and *Vrn* gene alleles

Antonina A Novikova¹, Ekaterina Yu Podlasova², Olga S Grechishkina³

¹²³Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

¹tony-novikova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6947-9262>

²katerina.pryakhina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2985-198X>

³vip.olga1979@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4054-3048>

Abstract. The duration of the growing season and the form of cereal crops are mainly controlled by the loci of two genes – *Ppd* (photoperiodic sensitivity) and *Vrn* (duration of the "germination–earling")

period). Barley varieties with the dominant allele *Ppd-H1* are ahead of other genotypes in the rate of development (heading period) and are earlier ripening when grown under long-daylight conditions. The aim of our study was to assess the genetic diversity of spring barley varieties by the genes of vernalization - *Vrn* and photoperiodism - *Ppd*. The material for the study was 72 samples of spring barley (*Hordeum vulgare*) from the collection nursery and the nursery of the competitive testing laboratory of the spring barley breeding laboratory of the Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences. DNA analysis was performed on ethylated seedlings using a commercial reagent kit for the extraction of genomic DNA. Primers amplifying alleles of the *Ppd* and *Vrn* genes were selected based on literature data. Among the studied varieties, 2 samples were carriers of the *Ppd* gene alleles, and 4 samples were carriers of the *Vrn* gene alleles. The use of allele-specific markers of the *Ppd* and *Vrn* genes can significantly increase the efficiency of selection for early maturity and accelerate the selection of varieties for this trait.

Key words: spring barley, *Hordeum vulgare*, PCR-analysis, molecular markers, vegetation period, yield, early maturity, photoperiod, vernalization

Acknowledgments: the work was performed in accordance to the plan of research works for 2022-2026 FSBRI FRC BST RAS (No. FNWZ-2022-0015).

For citation: Novikova AA, Podlasova EYu, Grechishkina OS. Analysis of genetic diversity of *Hordeum Vulgare* L. adapted to the conditions of Orenburg region according to *Ppd* and *Vrn* gene alleles. Animal Husbandry and Fodder Production. 2025;108(2):186-194. (In Russ.). <https://doi.org/10.33284/2658-3135-108-2-186>

Введение.

Сельское хозяйство представляет собой фундамент агропромышленного комплекса Оренбургской области. Агроэкологические условия региона способствуют успешному выращиванию зерновых культур, среди которых наибольшее распространение получило производство ячменя. Тем не менее, существующие адаптационные синдромы могут оказаться неэффективными в новых условиях, что создаёт дополнительные вызовы для селекционеров (Нецветаев В.П., 2021; Новикова А.А. и др., 2022а).

Нестабильные климатические условия вегетационных периодов на фоне изменения климата и глобального потепления сильно влияют на фенологические циклы и снижают продуктивность зерновых культур (Ni Z et al., 2009; Kenney AM et al., 2014). Для получения максимальной урожайности важно адаптировать их жизненные циклы к агроэкологическим условиям, в которых они выращиваются (Новикова А.А. и др., 2022б). Одним из основных признаков, влияющим на урожайность, продолжительность периода вегетации и качество сельскохозяйственных культур является время цветения, а правильное определение времени цветения в узком сезонном диапазоне напрямую связано с их улучшением. Цветение знаменует собой переход от вегетативного развития к репродуктивному. Генетическая регуляция времени цветения более чувствительна к сигналам окружающей среды, чем многие другие сельскохозяйственные признаки. Важнейшим этапом фенологического развития сельскохозяйственных культур является закладка цветков и время цветения, также известное как появление колоса или колосьев и колосков и определяемое как первое раскрытие пыльников на колосках у злаковых. Дата колошения и чувствительность к фотопериоду - это основные признаки, определяющие адаптацию к географическим условиям и различным системам земледелия. Они контролируются эндогенной генетической сетью, а также факторами окружающей среды, включая продолжительность светового дня и температуру (Andres F and Coupland G, 2012). Оптимальное время этого перехода напрямую влияет на рост растений, поскольку он должен происходить в определённые сезоны, чтобы избежать неблагоприятных условий. В регионах с умеренным климатом, где продолжительный вегетационный период и достаточное количество воды, зерновые культуры цветут в конце года и накапливают больше биомассы, в то время как раннее цветение позволяет избежать абиотических и биотических стрессов, таких как засуха и поражение патогенами в конце сезона. На сегодняшний день у ячменя выявлено лишь относительно небольшое количество основных генов, определяющих время цветения.

Основными генами, контролирующими время цветения ячменя в ответ на внешние раздражители, являются *HvVRN-H1*, *HvVRN-H2*, *HvVRN-H3* (*HvFT1*), *HvPPD-H1* и *HvPPD-H2* (*HvFT3*)

Два основных гена, отвечающих за реакцию на фотопериод у ячменя, *HvPPD-H1* и *HvPPD-H2*, расположены на хромосомах 2Н и 1Н соответственно. *HvPPD-H1* (*HvPRR37*) регулирует цветение при длинном световом дне и *HvPPD-H2* (*HvFT3*) при коротком световом дне.

Потребность в яровизации у ячменя контролируется тремя локусами: *HvVRN-H1*, *HvVRN-H2* и *HvVRN-H3*, расположенными на хромосомах 5Н, 4Н и 7Н соответственно. Гены и регуляторы времени цветения часто оказывают плеiotропное воздействие на несколько важных с точки зрения агрономии признаков, включая количество и размер семян, продуктивность колоса, силу роста и устойчивость к стрессу (Kwon CT et al., 2015) отвечающие за время цветения, являются ключевыми факторами селекции сельскохозяйственных культур и играют важную роль в их эволюции и адаптации.

Оптимизация времени цветения зерновых культур является ключом к адаптации будущих культур к меняющимся условиям окружающей среды для повышения урожайности и увеличению мирового производства продуктов питания. В таких условиях представляется разумным исследовать и тестировать новые для конкретного региона аллельные комбинации ключевых генов развития, которые могут быть более эффективными, чем существующие.

Цель исследований.

Оценить генетическое разнообразие сортов ярового ячменя по генам яровизации (*Vrn*) и фотопериода (*Ppd*).

Материалы и методы исследования.

Объект исследований. 72 образца ярового ячменя из коллекционного питомника и питомника конкурсного испытания лаборатории селекции ярового ячменя.

Схема эксперимента. Экстракцию геномной ДНК из этилированных проростков осуществляли набором для выделения ДНК из растительного материала «ДНК-Экстрат-3» (ООО «Синтол», Россия). Количество ДНК определяли в объёме 1 мкл на Флуориметре Qubit 4 (ThermoFS). Качество выделенной ДНК определяли методом электрофореза в 1,5 % агарозном геле с использованием в качестве стандарта ДНК известной концентрации. Выявление наличия у растений генов устойчивости проводили методом полимеразной цепной реакции с использованием аллель-специфичных праймеров и рестрикционного анализа. Праймеры, амплифицирующие искомые гены, выбрали по литературным данным (табл. 1). Рестрикционный анализ проводили в общем объёме 15 мкл, содержащем 3 мкл продукта ПЦР и 7,5 ед. активности эндонуклеазы Msp I.

Таблица 1. Характеристика используемых маркеров
Table 1. Characteristics of the markers used

Ген / Gene	Сиквенс праймера / Primer Sequence	Источник / Source
<i>HvPPD-H1</i>	<i>Ppd-H1</i> -F: GATGGATTCAAAGGCAAGGA <i>Ppd-H1</i> -R: CGTTAGAGCCCTGCTTCATC <i>ppd-H1</i> -F: GATGGATTCAAAGGCAAGGA <i>ppd-H1</i> -R: CGTTAGAGCCCTGCTTCATC	Laurie D.A. et al., 1995
<i>HvPPD-H2</i> (<i>HvFT3</i>)	<i>Ppd-H2</i> -F: GTCCTCCTCCAGTATATGTC <i>Ppd-H2</i> -R: CТАCTCCCCTTGAGAACTTTC <i>ppd-H2</i> -F: GGATGGATCGGATTATTATTGTATG <i>ppd-H2</i> -R: CTGCACATTATTTGTGATGCAA	Ochagavia H. et al., 2022
<i>HvVRN-H1</i>	F: TCCCAAGAAACTTGAACAACACCAG R: ATTAGGTTACATCATTCGACCA	Trevaskis B. et al., 2003
<i>HvVRN-H2</i>	<i>Vrn-H2</i> -F: CCTAGTAAAAACATATATCCATAGAGC <i>Vrn-H2</i> -R: GATCGTTGCGTTGCTAATAGTG	Yan L. et al., 2003
<i>HvVRN-H3</i> (<i>HvFT1</i>)	<i>Vrn-H3</i> -F: CGCTAGGACTTGAGCATCT <i>Vrn-H3</i> -R: ACGTACGTCCCTTTTCGATG <i>vrn-H3</i> -F: CGCTAGGACTTGAGCATCT <i>vrn-H3</i> -R: ACGTACGTCCCTTTTCGATG	Trevaskis B. et al., 2003

Реакцию проводили в 20-25 мкл реакционной смеси, содержащей готовый набор для ПЦР 5X ScreenMix-HS (ЗАО Евроген, Россия), по 0,5-1,0 мкл прямого и обратного праймера (синтез олигонуклеотидов – ООО Синтол), 1 мкл ДНК образца.

Детекцию результатов анализа проводили методом горизонтального электрофореза в 2,5 % агарозном геле в буфере TAE, содержащем этидий бромид. Размеры фрагментов ДНК оценивали в сравнении со стандартным ДНК маркером DNA Ladder (ООО «Евроген», Россия).

Для контроля неспецифической гибридизации праймеров использовали полную реакционную смесь без добавления ДНК. Амплификацию локусов проводили в трёхкратной повторности.

Оборудование и технические средства. Генетический анализ проводили в лаборатории селекционно-генетических исследований в растениеводстве с использованием оборудования ЦКП БСТ РАН <http://цкп-бст.рф>. Амплификацию проводили в термоциклере MyCycler (BioRad, США), визуализацию результатов – на системе видеодокументации Molecular Imager Gel Doc XR (BioRad, США).

Статистическая обработка. Статистический анализ проводили с помощью офисного программного комплекса «Microsoft Office» («Microsoft», США) с применением «Excel» («Microsoft», США).

Результаты исследования.

Среди изучаемых генотипов, по локусу *HvVRN-H1* все сорта имели доминантный аллель, по локусу *HvVRN-H2* доминантный аллель не был обнаружен - все образцы имели рецессивный аллель, по локусу *HvVRN-H3* доминантный аллель имели 4 образца, все остальные рецессивный (табл. 2).

Таблица 2. Аллельные варианты локусов *HvVRN-H1*, *HvVRN-H2* и *HvVRN-H3* образцов ярового ячменя
 Table 2. Allelic variants of *HvVRN-H1*, *HvVRN-H2*, and *HvVRN-H3* loci in spring barley samples

Сортообразец / Sample variety	<i>HvVRN-H1</i>	<i>HvVRN-H2</i>	<i>HvVRN-H3</i>
Оренбургский 15, Оренбургский 17, Анна, Биноли, Саша, Сибирский авангард, Мрия, Мироновский 92, Черкасский 240, Симфония, Московский 3/84, Ратник, ГУ-250, Зевс, Велес, Skarlett, Halla, T 12, Первоцелинник, Миар, Натали, Миар 2, Армилид, Лида, Чебенек, Губернаторский, Лекарь, Донецкий 12, Рикотензе 2006, Подарок Сибири, Тулпар, Памяти Чепелева, Туран-2, Леон, Дмитриевский 5, Акжол, Баган, Владук, Донецкий 8, Нутанс 401, Камышинский 23, Оренбургский совместный, Беркут, Зерноградский 770, Приазовский 9, Щедрый, Ястреб, Медикум 108, Карагандинский, Craig, Etrene, Klandike, Tankard, Hahby Pyramid, Ditta, Flect, Olbram, Prestige, Alandra, Чехия 896/80, KM-143, Alsa, Ydumeja, Kanada, City, Primus / <i>Orenburgsky 15, Orenburgsky 17, Anna, Binoli, Sasha, Siberian Avant-garde, Mriya, Mironovskiy 92, Cherkassky 240, Symphony, Moskovsky 3/84, Ratnik, GU-250, Zeus, Veles, Skarlett, Halla, T 12, Pervotsilinnik, Miar, Natalie, Miar 2, Armilid, Lida, Chebenek, Gubernatorsky, Lekar, Donetsk 12, Rikotense 2006, gift of Sibiria, Tulpar, in Memory of Chepelev, Turan-2, Leon, Dmitrievsky 5, Akzhol, Bagan, Vladuk, Donetsk 8, Nutans 401, Kamyshinskiy 23, Orenburgskiy shared, Berkut, Zernogradsky 770, Priazovsky 9, Generous, Hawk, Medicum 108, Karaganda, Craig, Etrene, Klandike, Tankard, Hahby Pyramid, Ditta, Flect, Olbram, Prestige, Alandra, Czech Republic 896/80, KM-143, Alsa, Ydumeja, Kanada, City, Primus</i>	D/D	p/r	p/r
Медикум, KM-314, Eifol, Coyo/ <i>Medikum, KM-314, Eifol, Coyo</i>	D/D	p/r	D/D

Примечание: Д – доминантный аллель, р – рецессивный аллель
 Note: Д – the dominant allele, p – the recessive allele

По результатам анализа 72 сортообразцов ячменя установлено, что носителями доминантного аллеля *HvPpd-H1* являлись сорта Halla и Соуо (табл. 3). При этом все исследуемые образцы имеют доминантный аллель *HvPPD-H2*.

Таблица 3. Аллельные варианты локусов *HvPPD-H1* и *HvPPD-H2* образцов ярового ячменяTable 3. Allelic variants of *HvPPD-H1* and *HvPPD-H2* loci in spring barley samples

Сортообразец /sample variety	<i>HvPPD-H1</i>	<i>HvPPD-H2</i>	Сортообразец /sample variety	<i>HvPPD-H1</i>	<i>HvPPD-H2</i>
Оренбургский 11 / <i>Orenburgsky 11</i>	p/r	Д/Д	Баган / <i>Bagan</i>	p/r	Д/Д
Оренбургский 15/ <i>Orenburgsky 15</i>	p/r	Д/Д	Биноли / <i>Binolli</i>	p/r	Д/Д
Оренбургский 17 / <i>Orenburgsky 17</i>	p/r	Д/Д	Саша / <i>Sasha</i>	p/r	Д/Д
			Сибирский аван- гард / <i>Siberian</i>	p/r	Д/Д
Анна / <i>Anna</i>	p/r	Д/Д	<i>Avant-garde</i>		
Т 12 / <i>T 12</i>	p/r	Д/Д	Мрия / <i>Mria</i>	p/r	Д/Д
			Мироновский	p/r	Д/Д
Первоцелинник/ <i>Pervotsilinnik</i>	p/r	Д/Д	92/ <i>Mironovskiy 92</i>		
			Черкасский 240 /	p/r	Д/Д
Миар / <i>Miar</i>	p/r	Д/Д	<i>Cherkassky 240</i>		
Натали / <i>Natalie</i>	p/r	Д/Д	Симфония/ <i>Symphony</i>	p/r	Д/Д
			Московский 3/84 /	p/r	Д/Д
Миар 2 / <i>Miar 2</i>	p/r	Д/Д	<i>Moskovsky 3/84</i>		
Армилид / <i>Armilid</i>	p/r	Д/Д	Ратник / <i>Ratnik</i>	p/r	Д/Д
Лида / <i>Lida</i>	p/r	Д/Д	ГУ-250 / <i>GU-250</i>	p/r	Д/Д
Чебенек / <i>Chebenek</i>	p/r	Д/Д	Зевс / <i>Zeus</i>	p/r	Д/Д
Губернаторский/ <i>Gubernatorsky</i>	p/r	Д/Д	Велес / <i>Veles</i>	p/r	Д/Д
Лекарь / <i>Lekar</i>	p/r	Д/Д	Skarlett	p/r	Д/Д
Донецкий 12 / <i>Donetsky 12</i>	p/r	Д/Д	Halla	Д/Д	Д/Д
Рикотензе 2006/ <i>Rikotense 2006</i>	p/r	Д/Д	КМ-314/ <i>KM-314</i>	p/r	Д/Д
Подарок Сибири/ <i>Gift of sibiria</i>	p/r	Д/Д	Piramid	p/r	Д/Д
Тулпар / <i>Tulpar</i>	p/r	Д/Д	Ditta	p/r	Д/Д
Памяти Чепелева /					
<i>in Memory of Chepelev</i>	p/r	Д/Д	Flect	p/r	Д/Д
Туран-2 / <i>Turan-2</i>	p/r	Д/Д	Olbram	p/r	Д/Д
Леон / <i>Leon</i>	p/r	Д/Д	Prestige	p/r	Д/Д
Дмитриевский 5/ <i>Dmitrievsky 5</i>	p/r	Д/Д	Alandra	p/r	Д/Д
			Чехия 896/80 /	p/r	Д/Д
Акжол / <i>Akzhol</i>	p/r	Д/Д	<i>Czech Republic 896/80</i>		
Владук / <i>Vladuk</i>	p/r	Д/Д	КМ-143/ <i>KM-143</i>	p/r	Д/Д
Донецкий 8 / <i>Donetsky 8</i>	p/r	Д/Д	Alsa	p/r	Д/Д
Нутанс 401 / <i>Nutans 401</i>	p/r	Д/Д	Ydumeja	p/r	Д/Д
Камышинский 23 /					
<i>Kamyshinskiy 23</i>	p/r	Д/Д	Kanada	p/r	Д/Д
Оренбургский совместный /					
<i>Orenburgskiy shared</i>	p/r	Д/Д	City	p/r	Д/Д
Беркут / <i>Berkut</i>	p/r	Д/Д	Primus	p/r	Д/Д
Зерноградский 770/					
<i>Zernogradsky 770</i>	p/r	Д/Д	Eifol	p/r	Д/Д
Приазовский 9/ <i>Priazovsky 9</i>	p/r	Д/Д	Etrene	p/r	Д/Д
Щедрый / <i>Generous</i>	p/r	Д/Д	Klandike	p/r	Д/Д
Ястреб / <i>Hawk</i>	p/r	Д/Д	Tankard	p/r	Д/Д
Медикум 108/ <i>Medicum 108</i>	p/r	Д/Д	Hahby	p/r	Д/Д
Карагандинский / <i>Karaganda</i>	p/r	Д/Д	Coyo	Д/Д	Д/Д
Медикум / <i>Medicum</i>	p/r	Д/Д	Craig	p/r	Д/Д

Примечание: Д – доминантный аллель, p – рецессивный аллель

Note: Д – the dominant allele, p – the recessive allele

Обсуждение полученных результатов.

Озимые сорта, высеваемые осенью, нуждаются в яровизации для последующего цветения и обычно демонстрируют сильное стимулирование цветения в ответ на рост в условиях длинного светового дня. Яровые сорта, высеваемые весной, не нуждаются в яровизации и могут демонстрировать слабую или сильную реакцию на длинный световой день. Генетический контроль это процесса связан с двумя важными генами яровизации (*Vrn*) и фотопериода (*Ppd*).

Три основных локуса, контролирующих реакцию на яровизацию у ячменя, расположены в коллинеарных местах генома, что позволяет предположить, что они представляют собой ортологичные гены. У ячменя наиболее широко изученная группа соответствует длинным плечам хромосом группы 5 (*VRN-H1*) с доминантным аллелем, придающими нечувствительным к яровизации линиям ярового типа. *HvVRN-H1* – это ген-индуктор цветения, который кодирует AP1-подобный фактор транскрипции MADS-бокса (Trevaskis B et al., 2003; Yan L et al., 2003).

Вторая серия генов *Vrn* была картирована в коллинеарных локусах (*VRN-H2*), при этом рецессивные аллели обеспечивали нечувствительность к яровизации. *HvVRN-H2* – это репрессор цветения, кодируемый транскрипционным фактором с цинковым пальцем-CCT (CONSTANS, CONSTANS-подобным и TOC) (ZCCT), который активируется при длинном световом дне (Karsai I et al., 2005; Dubcovsky J et al., 2006).

Анализ доминирования и взаимодействия между двумя основными локусами *Vrn* показывает, что они демонстрируют схожие взаимодействия, при этом яровые аллели эпистатичны по отношению к озимым аллелям. У озимого ячменя рецессивный аллель *HvVRN-H1* сочетается с наличием *HvVRN-H2*. В этих генотипах *HvVRN-H1* подавляется при отсутствии холода. После определенного периода воздействия низких температур его экспрессия вызывает подавление *HvVRN-H2*, что способствует цветению (Oliver SN et al., 2013). С другой стороны, доминантные аллели *HvVRN-H1*, присутствующие в яровых генотипах, проявляют конститутивную экспрессию даже без яровизации. Яровые сорта ячменя характеризуются естественными мутациями в *PPD-H1* и делециями в локусе *VRN-H2* и, таким образом, не нуждаются в яровизации. Растения с рецессивным *HvVRN-H1* и отсутствием *HvVRN-H2* характеризуются факультативной способностью к росту. Они слабо реагируют на яровизацию и могут быть посеяны как осенью, так и весной.

У ячменя также есть третий локус *HvVRN-H3*, расположенный на хромосоме 7Н. *HvVRN-H3* – это ортолог гена FLOWERING LOCUS T арабидопсиса у ячменя (Kwon CT et al., 2015). *HvVRN-H3* интегрирует сигналы цветения, поступающие от фотопериода и яровизации (Kikuchi R et al., 2009). Аллели генов *Vrn* также оказывают достоверное влияние на продолжительность периода «всходы–колошение».

Доминантный аллель *HvPPD-H1* ускоряет цветение при длинном световом дне и является наиболее распространённым у озимого ячменя. Естественная мутация в CCT-домене локуса *HvPPD-H1* связана с поздним цветением при низкой освещённости и распространена у ярового ячменя (Ochagavia H et al., 2022; Laurie DA et al., 1995; Turner A et al., 2005). Однако доминантные аллели *HvPpd-H1* обеспечивают раннее цветение при низких температурах, но не влияют на него при высоких температурах.

Второй важный локус фотопериодической реакции *HvPpd-H2* обеспечивает задержку цветения в неблагоприятных условиях, дополняя эффект, обеспечиваемый требованием яровизации.

Сорта ячменя с доминантным аллелем *HvPpd-H1* опережают другие генотипы по скорости развития (сроку колошения) и являются более скороспелыми при возделывании в условиях длинного светового дня.

Заключение.

Согласно результатам, из проанализированных вариантов 92 % образцов имеют схожие и 8 % отличающиеся конфигурации аллелей генов яровизации (*Vrn*) и фотопериодизма (*Ppd*). Однако разнообразие аллельных полиморфизмов имеет практическую ценность для повышения урожайно-

сти, сокращения периода развития, и полученные данные свидетельствуют о необходимости расширения линейки изучаемых сортов.

Использование аллель-специфичных маркеров генов *Ppd* и *Vrn* может значительно повысить эффективность отбора на скороспелость и ускорить селекцию сортов на этот признак. Дальнейшее изучение продуктивных качеств этих сортов позволит установить, какая именно аллельная комбинация наиболее оптимальна для климатических условий региона.

Список источников

1. Нецветов В.П. Анализ сцепления генов, контролирующих качественные признаки растений ячменя на хромосоме 6 // Генетика. 2021. Т. 57, № 2. С. 179-184. [Netsvetov VP. Linkage analysis of genes controlling the qualitative characteristics of barley plants in chromosome 6. Russian Journal of Genetics. 2021;57(2):173-177. (In Russ.)]. doi: 10.31857/S0016675821020077 doi: 10.1134/S1022795421020071
2. Оценка экологической пластичности и стабильности сортов ярового ячменя по урожайности в условиях Оренбургского региона / А.А. Новикова, А.А. Емельянова, А.А. Пустовалова, О.С. Гречишкина, Т.А. Мишенина, М.В. Замерзляк // Животноводство и кормопроизводство. 2022а. Т. 105, № 4. С. 220-231. [Novikova AA, Emelyanova AA, Pustovalova AA, Grechishkina OS, Mishenina TA, Zamerzlyak MV. Assessment of ecological plasticity and stability of spring barley varieties by yield in the conditions of Orenburg region. Animal Husbandry and Fodder Production. 2022a;105(4):220-231. (In Russ.)]. doi: 10.33284/2658-3135-105-4-220
3. Параметры адаптивности и гомеостатичности сортов ярового ячменя в условиях Оренбургской области / А.А. Новикова, О.С. Гречишкина, А.А. Емельянова, А.А. Пустовалова, М.В. Замерзляк // Земледелие. 2022б. № 8. С. 35-38. [Novikova AA, Grechishkina OS, Emelyanova AA, Pustovalova AA, Zamerzlyak MV. Parameters of adaptivity and homeostaticity of spring barley varieties in the conditions of the Orenburg region. Zemledelie. 2022b;8:35-38. (In Russ.)]. doi: 10.24412/0044-3913-2022-8-35-38
4. Andres F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. Nat Rev Genet. 2012;13:627-639. doi: 10.1038/nrg3291
5. Dubcovsky J, Loukoianov A, Fu D, Valarik M, Sanchez A, Yan L. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2. Plant Mol Biol. 2006;60:469-480. doi: 10.1007/s11103-005-4814-2
6. Karsai I, Szucs P, Mészáros K, Filichkina T, Hayes PM, Skinner JS, et al. The Vrn-H2 locus is a major determinant of flowering time in a facultative x winter growth habit barley (*Hordeum vulgare* L.) mapping population. Theor Appl Genet. 2005;110:1458-1466. doi: 10.1007/s00122-005-1979-7
7. Kenney AM, McKay JK, Richards JH, Juenger TE. Direct and indirect selection on flowering time, water-use efficiency (WUE, δ 13C), and WUE plasticity to drought in *Arabidopsis thaliana*. Ecol Evol. 2014;4(23):4505-4521. doi: 10.1002/ece3.1270
8. 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 Physiol. 2009;149(3):1341-1353. doi: 10.1104/pp.108.132134
9. Kwon CT, Kim SH, Kim D, Paek NC. The rice floral repressor Early flowering1 affects spikelet fertility by modulating gibberellin signaling. Rice. 2015;8:23. doi: 10.1186/s12284-015-0058-1
10. Laurie DA, Pratchett N, Snape JW, Bezant JH. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. Genome. 1995;38(3):575-585. doi: 10.1139/g95-074
11. Ni Z, Kim E-D, Ha M, Lackey E, Liu J, Zhang Y, et al. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. Nature. 2009;457:327-331. doi: 10.1038/nature07523
12. Ochagavia H, Kiss T, Karsai I, Casas AM, Igartua E. Responses of barley to high ambient temperature are modulated by vernalization. Front Plant Sci. 2022;12:776982. doi: 10.3389/fpls.2021.776982

13. Oliver SN, Deng W, Casao MC, Trevaskis B. Low temperatures induce rapid changes in chromatin state and transcript levels of the cereal VERNALIZATION1 gene. *J Exp Bot.* 2013;64(8):2413-2422. doi: 10.1093/jxb/ert095
14. Trevaskis B, Bagnall DJ, Ellis MH, Peacock WJ, Dennis ES. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2003;100(22):13099-13104. doi: 10.1073/pnas.1635053100
15. Turner A, Beales J, Faure S, Dunford RP, Laurie DA. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science.* 2005;310(5750):1031-1034. doi: 10.1126/science.1117619
16. Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2003;100(10):6263-6268. doi: 10.1073/pnas.0937399100

References

1. Netsvetaev VP. Linkage analysis of genes controlling the qualitative characteristics of barley plants in chromosome 6. *Russian Journal of Genetics.* 2021;57(2):173-177. doi: 10.31857/S0016675821020077 doi: 10.1134/S1022795421020071
2. Novikova AA, Emelyanova AA, Pustovalova AA, Grechishkina OS, Mishenina TA, Zamerzlyak MV. Assessment of ecological plasticity and stability of spring barley varieties by yield in the conditions of Orenburg region. *Animal Husbandry and Fodder Production.* 2022a;105(4):220-231. doi: 10.33284/2658-3135-105-4-220
3. Novikova AA, Grechishkina OS, Emelyanova AA, Pustovalova AA, Zamerzlyak MV. Parameters of adaptivity and homeostaticity of spring barley varieties in the conditions of the Orenburg region. *Agriculture.* 2022b;8:35-38. doi: 10.24412/0044-3913-2022-8-35-38
4. Andres F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet.* 2012;13:627-639. doi: 10.1038/nrg3291
5. Dubcovsky J, Loukoianov A, Fu D, Valarik M, Sanchez A, Yan L. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2. *Plant Mol Biol.* 2006;60:469-480. doi: 10.1007/s11103-005-4814-2
6. Karsai I, Szucs P, Mészáros K, Filichkina T, Hayes PM, Skinner JS, et al. The Vrn-H2 locus is a major determinant of flowering time in a facultative x winter growth habit barley (*Hordeum vulgare* L.) mapping population. *Theor Appl Genet.* 2005;110:1458-1466. doi: 10.1007/s00122-005-1979-7
7. Kenney AM, McKay JK, Richards JH, Juenger TE. Direct and indirect selection on flowering time, water-use efficiency (WUE, δ 13C), and WUE plasticity to drought in *Arabidopsis thaliana*. *Ecol Evol.* 2014;4(23):4505-4521. doi: 10.1002/ece3.1270
8. 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 Physiol.* 2009;149(3):1341-1353. doi: 10.1104/pp.108.132134
9. Kwon CT, Kim SH, Kim D, Paek NC. The rice floral repressor Early flowering1 affects spikelet fertility by modulating gibberellin signaling. *Rice.* 2015;8:23. doi: 10.1186/s12284-015-0058-1
10. Laurie DA, Pratchett N, Snape JW, Bezant JH. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome.* 1995;38(3):575-585. doi: 10.1139/g95-074
11. Ni Z, Kim E-D, Ha M, Lackey E, Liu J, Zhang Y, et al. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature.* 2009;457:327-331. doi: 10.1038/nature07523
12. Ochagavia H, Kiss T, Karsai I, Casas AM, Igartua E. Responses of barley to high ambient temperature are modulated by vernalization. *Front Plant Sci.* 2022;12:776982. doi: 10.3389/fpls.2021.776982

13. Oliver SN, Deng W, Casao MC, Trevaskis B. Low temperatures induce rapid changes in chromatin state and transcript levels of the cereal VERNALIZATION1 gene. *J Exp Bot.* 2013;64(8):2413-2422. doi: 10.1093/jxb/ert095
14. Trevaskis B, Bagnall DJ, Ellis MH, Peacock WJ, Dennis ES. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2003;100(22):13099-13104. doi: 10.1073/pnas.1635053100
15. Turner A, Beales J, Faure S, Dunford RP, Laurie DA. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science.* 2005;310(5750):1031-1034. doi: 10.1126/science.1117619
16. Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2003;100(10):6263-6268. doi: 10.1073/pnas.0937399100

Информация об авторах:

Антонина Александровна Новикова, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией селекционно-генетических исследований в растениеводстве, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89228884481.

Екатерина Юрьевна Подласова, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89877866593.

Ольга Сергеевна Гречишкина, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией селекции ярового ячменя, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89225314123.

Information about the authors:

Antonina A Novikova, Cand. Sci. (Agriculture), Head of the Laboratory for Selection and Genetic Research in Plant Growing, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, 27/1 Gagarin Ave., Orenburg, 460051, tel.: 89228884481.

Ekaterina Yu Podlasova, Cand. Sci. (Agriculture), Research Assistant, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, 27/1 Gagarin Ave., Orenburg, 460051, tel.: 89877866593.

Olga S Grechishkina, Cand. Sci. (Agriculture), Head of the Laboratory for Spring Barley Breeding, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, 27/1 Gagarin Ave., Orenburg, 460051, tel.: 89225314123.

Статья поступила в редакцию 15.05.2025; одобрена после рецензирования 21.05.2025; принята к публикации 16.06.2025.

The article was submitted 15.05.2025; approved after reviewing 21.05.2025; accepted for publication 16.06.2025.