

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Голозерный ячмень: систематика, селекция и перспективы использования

К.А. Лукина , О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия  
 k.lukina@vir.nw.ru


**Аннотация.** В обзоре освещены вопросы современного состояния систематики, происхождения и перспектив использования голозерного ячменя. Представлены положения систематики культурного ячменя *Hordeum vulgare* L., в которой выделяются группы многорядного (convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) и двурядного (convar. *nudum* (L.) A. Trof.) голозерного ячменя. Группы включают разновидности согласно особенностям строения колоса, остей, цветковых и колосковых чешуй и цвету зерновок. Отражены вопросы очагов формообразования голозерного ячменя, по данным археологии, палеоэтноботаники, разнообразию форм и сортов, а также рассмотрены вопросы происхождения голозерного ячменя по результатам ДНК-маркирования. Приведены основные зоны возделывания и возможные причины такого преимущественного или исключительного распространения голозерных ячменей в районах высокогорья. Обсуждается вопрос наследования признака голозерности ячменя и механизмов его проявления в соответствии с новыми данными в области генетики. Представлены характеристики биохимического состава зерна по белку, некоторым заменимым и незаменимым аминокислотам,  $\beta$ -глюканам, витаминам, антиоксидантам. Показано, что голозерный ячмень – ценный источник уникальных комбинаций растворимых и нерастворимых пищевых волокон и полисахаридов. Подчеркнуто значение параметров голозерного ячменя, которые ограничивают широкое распространение этой культуры в мире, и выделены направления селекционной работы для устранения этих недостатков. Приведены примеры образцов голозерного ячменя, устойчивых к вредным организмам, которые являются перспективными источниками для повышения урожайности и качества зерна, а также сохранения экологической чистоты и безопасности продукции. Отражены этапы и направления селекционных работ с голозерным ячменем, показано значение мировой коллекции ВИР как основного источника генетического материала для развития селекции.

Ключевые слова: голозерный ячмень; систематика; происхождение; генетика; качество зерна; устойчивость к болезням; урожайность; селекция.

**Для цитирования:** Лукина К.А., Ковалева О.Н., Лоскутов И.Г. Голозерный ячмень: систематика, селекция и перспективы использования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(6):524-536. DOI 10.18699/VJGB-22-64

## Naked barley: taxonomy, breeding, and prospects of utilization

К.А. Lukina , O.N. Kovaleva, I.G. Loskutov

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia  
 k.lukina@vir.nw.ru

**Abstract.** This review surveys the current state of taxonomy, origin, and utilization prospects for naked barley. The cultivated barley *Hordeum vulgare* L. incorporates the covered and naked barley groups. Naked barleys are divided into six-row naked barley (convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) and two-row naked barley (convar. *nudum* (L.) A. Trof.). The groups include botanical varieties differing in the structural features of spikes, awns, floret and spikelet glumes, and the color of kernels. The centers of morphogenesis for naked barley are scrutinized employing archeological and paleoethnobotanical data, and the diversity of its forms. Hypotheses on the centers of its origin are discussed using DNA marker data. The main areas of its cultivation are shown, along with possible reasons for such a predominating or exclusive distribution of naked barley in highland areas. Inheritance of nakedness and mechanisms of its manifestation are considered in the context of new data in genetics. The biochemical composition of barley grain in protein, some essential and nonessential amino acids,  $\beta$ -glucans, vitamins, and antioxidants is described. Naked barley is shown to be a valuable source of unique combinations of soluble and insoluble dietary fibers and polysaccharides. The parameters limiting wider distribution of naked barley over the world are emphasized, and breeding efforts that could mitigate them are proposed. Pathogen-resistant naked barley accessions are identified to serve as promising sources for increasing grain yield and quality. Main stages and trends of naked barley breeding are considered and the importance of the VIR global germplasm collection as the richest repository of genetic material for the development of breeding is shown.

Key words: naked barley; taxonomy; origin; genetics; grain quality; disease resistance; yield; breeding.

**For citation:** Lukina K.A., Kovaleva O.N., Loskutov I.G. Naked barley: taxonomy, breeding, and prospects of utilization. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(6):524-536. DOI 10.18699/VJGB-22-64

## Введение

С древнейших времен ячмень – одна из важнейших зерновых культур, которая возделывается во всех земледельческих областях земного шара. Ячмень принадлежит к роду *Hordeum* семейства Triticaceae, является облигатным самоопылителем с диплоидным набором хромосом ( $2n = 14$ ). Его по праву считают универсальной культурой как по широте распространения, так и по использованию. Это четвертая по значимости зерновая культура в мире после пшеницы, кукурузы и риса.

Широкий ареал распространения и длительная история возделывания ячменя определили большое внутривидовое разнообразие культурного вида *H. vulgare* L., который делится на два подвида: многорядный (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare*) и двурядный (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern.). Они включают группы пленчатых и голозерных разновидностей. Среди голозерного ячменя выделены группа многорядного (convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) и группа двурядного (convar. *nudum* (L.) A. Trof.) голозерного ячменя (Лукьянова и др., 1990).

Особенность групп голозерного ячменя – зерновки у них голые и не соединяются с цветковыми чешуями, вследствие чего при обмолоте зерновки легко отделяются от них. Голозерный ячмень – ценный источник для селекции на качество зерна. Различные формы голозерного ячменя отличаются повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот, в первую очередь лизина, фенилаланина, метионина, треонина и жиров, богаты β-глюканами, стеролами, токотринолами, флавонолами и фенолами, обладающими антиоксидантной активностью (Анисков и др., 2015; Meints et al., 2021).

Голозерный ячмень имеет свои недостатки. Основным из них является выпячивание центрального зародышевого корешка за пределы сферы поверхности зерновки, что приводит к повреждению зародыша при обмолоте. Он отличается слабой адаптивной способностью к меняющимся условиям среды, низкой засухоустойчивостью, устойчивостью к полеганию и к различным болезням. Из этого следует, что селекционные работы с голозерным ячменем должны быть направлены не только на увеличение его положительных свойств, но и на устранение главных недостатков. В настоящее время активно ведется анализ генетических ресурсов с целью выделения источников и доноров по основным направлениям селекции.

## Систематика

История классификации ячменя берет начало со времен глубокой древности. В 1747 г. К. Линней разработал принципы научной систематики растений с охватом огромного ботанического разнообразия, в том числе и ячменя. В основу классификации пошла число плодущих колосков в каждом сочленении колоса и плотность самого колоса. По этой классификации в роде *Hordeum* L. было четыре вида культурного ячменя, а в составе видов выделены ботанические разновидности голозерного ячменя var. *nudum* L. (двурядный) и var. *coeleste* L. (шестирядный), т.е. уже в то время существовало разделение ячменя на пленчатый и голозерный (Бахтеев, 1955; Трофимовская, 1972).

Большой вклад в развитие и создание внутривидовой классификации ячменя внесли такие ученые, как К.Б. Три-

ниус, Д.К. Долль, К. Кох, Р.Э. Регель, С.А. Невский, Н.И. Вавилов, А.А. Орлов, Ф.Х. Бахтеев. Голозерный ячмень выделен как отдельный подвид у Д.К. Долля. В классификациях А.А. Орлова и Ф.Х. Бахтеева голозерный ячмень отмечен наряду с пленчатым в виде разновидности в различных видах и подвидах (Орлов, 1936; Бахтеев, 1955).

Современная классификация, которой пользуются во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), основанная на работах Н.И. Вавилова, Р. Мансфельда, С.А. Невского, Ф.Х. Бахтеева, А.А. Орлова, представлена А.Я. Трофимовской (1972). Культурный вид *H. vulgare* L. в ней делится на два подвида: многорядный (*H. vulgare* L. subsp. *vulgare*) и двурядный (*H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern.). Они включают группы пленчатых и голозерных разновидностей. Среди голозерного ячменя описаны группа многорядного (convar. *coeleste* (L.) A. Trof.) и группа двурядного (convar. *nudum* (L.) A. Trof.) голозерного ячменя (Трофимовская, 1972; Лукьянова и др., 1990). Группы голозерных ячменей характеризуются большим числом эндемичных разновидностей с различных предгорных и высокогорных территорий. Эта классификация отражает огромный полиморфизм видов и ботанических разновидностей данного рода, в том числе и голозерного ячменя.

Группа многорядного голозерного ячменя *H. vulgare* L. subsp. *vulgare* convar. *coeleste* (L.) A. Trof. включает 58 разновидностей (Лукьянова и др., 1990). Характеризуется тем, что все три колоска, сидящие в выемках колосового стержня, в большей части колоса плодovиты и имеют нормально развитые зерновки, при этом сами зерновки голые, т.е. свободно отделяются от цветковых чешуй. Внутри группы выделяются разновидности по ширине колосковых чешуй, наличию, длине и гладкости остей, цвету колоса, плотности колоса, а также по цвету зерновок.

По плотности колоса выделяются разновидности с плотным и рыхлым колосом. При этом плотный колос еще подразделяется на плотный и очень плотный. К очень плотному колосу относятся разновидности: var. *nudipyramidatum* Koern., var. *uljassutaicum* Vav. et Orl., var. *subnudipyramidatum* Orl., var. *micrurum* Vav. et Orl., var. *latitudipyramidatum* Vav. et Orl. Данные разновидности относятся к японской, китайской и монголо-тибетской агроэкологическим группам. Их характерная особенность, кроме плотного колоса, – низкорослость. С плотным колосом отмечаются разновидности: var. *revelatum* Koern., var. *ancoberense* Vav. et Orl., var. *brevisetum* Regel, var. *nanum* Vav. et Orl., var. *latirevelatum* Vav. et Orl. Разновидности распространены в Японии, Китае, Эфиопии, относятся к японской, китайской и абиссинской агроэкологическим группам.

Внутри группы многорядного голозерного ячменя описаны разновидности, имеющие вместо остей трехлопастные придатки – фурки: var. *trifurcatum* (Schlecht.) Wender., var. *pseudotrifurcatum* Langsd., var. *aethiops* Koern. Они получены из Китая, Монголии и Эфиопии, но некоторые разновидности с такой особенностью отобраны в гибридных питомниках. В этой группе также представлены разновидности с остями, или фурками, только на средних

колосках, боковые – безостые или только с небольшими зачатками остей: var. *cornutum* Schrad., var. *cornutiforme* Aoberg., var. *subaethiops* Koern., var. *nuditransiens* Koern., var. *nudijaponicum* Vav. et Orl. – из Японии, Южной Африки, Тибета, а также гибриды, полученные в гибридных питомниках.

Цветовые особенности зерновки служат характеристикой для разделения многих разновидностей между собой. Зерновки бывают различных цветов: желтые (var. *coeleste* L., var. *brevisetum* Regel), зеленые (var. *himalayense* (Ritt.) Koern., var. *urgaicum* Vav. et Orl., var. *kobdicum* Vav. et Orl.), фиолетовые (var. *violaceum* Koern., var. *gobicum* Vav. et Orl., var. *uhangaicum* Vav. et Orl.), черные (var. *duplicinigrum* Koern., var. *aethiops* Koern.), коричневые (var. *tibetanum* Vav. et Orl.), и их различных оттенков, полученных в ходе расщепления при скрещивании. Разновидности с желтым цветом зерновки встречаются повсеместно, с зеленой зерновкой также широко распространены, но преимущественно относятся к агроэкологическим группам Азии. Фиолетовый цвет зерновки наблюдается у разновидностей монголо-тибетской и китайской агроэкологических групп. Разновидности с черным цветом зерновки относятся к абиссинской агроэкологической группе, с коричневым цветом зерновки – к тибетской.

Группа двурядного голозерного ячменя *H. vulgare* L. subsp. *distichon* (L.) Koern. convar. *nudum* (L.) A. Trof. характеризуется тем, что из трех колосков, сидящих в выемках колосового стержня, только один средний колосок всегда является плодовитым, с нормально развитым зерном; зерновки голые, т. е. не соединены прочно с цветковыми чешуями и при обмолоте свободно от них отделяются. Группа включает 38 разновидностей. Как и для группы многорядного голозерного ячменя, выделение разновидностей внутри группы происходит по морфологическим особенностям колоса и цвету зерновок. Все разновидности преимущественно относятся к абиссинской, дагестанской, японской и индийской агроэкологическим группам, а также большая часть разновидностей получена в процессе скрещивания в гибридных питомниках. Разновидности с плотным колосом, var. *gymnocritum* Koern., var. *neogenes* Koern., var. *nudimelanocrithum* Giess. et al., относятся к абиссинской агроэкологической группе.

Внутри группы выделяют разновидности по наличию/отсутствию остей, их длине и наличию остевых придатков – фуруков. Разновидности, имеющие вместо остей трехлопастные придатки (фурки): var. *nudifurcatum* Regel, var. *zhukovskii* Chodk., var. *sublaxum* Koern., var. *gymnospermum* Koern. Разновидности без остей: var. *duplicatrum* Koern., var. *duplialbum* Koern., var. *subduplialbum* Koern., var. *subdupliatrum* Koern., относятся к агроэкологическим группам Азии или получены в результате скрещивания в гибридных питомниках.

У двурядной группы голозерного ячменя описаны образцы, у которых боковые колоски полностью редуцированы и представлены одними колосковыми чешуями: var. *nudideficiens* Koern., var. *daghestanicum* Vav. et Orl. Они встречаются в дагестанской агроэкологической группе.

Цвет также является отличительной особенностью многих разновидностей. Зерновки, как и у многорядного голозерного ячменя, бывают желтые (var. *nudum* L., var. *coloni-*

*cum* Orl.), зеленые (var. *viride* Vav. et Orl., var. *virideinermis* Giess. et al., var. *daghestanicum* Vav. et Orl.), фиолетовые (var. *nudidubium* Koern., var. *janthinum* Koern.), черные (var. *nigrinudum* Vav., var. *nudimelanocrithum* Giess. et al.) и других различных оттенков. Распределение разновидностей с разным цветом зерновки аналогично многорядной голозерной группе.

В коллекции ВИР представлено более 1230 образцов голозерного ячменя, собранного со всего мира. Образцы являются ценным генетическим материалом для селекции ячменя и могут послужить источником для создания высокоурожайных сортов голозерного ячменя с адаптивными свойствами для различных регионов РФ.

### Происхождение и распространение голозерного ячменя

О происхождении голозерного ячменя известно еще очень мало, так как отдельные исследования не проводились, а данная тема рассматривалась только в контексте возникновения ячменя в целом. Впервые заговорили о временных рамках происхождения голозерного ячменя в результате обнаруженных в раскопках Али-Коша (Ali Kosh) многорядного голозерного и пленчатого ячменя. По результатам проведенного анализа радиоизотопным методом установлено, что голозерный ячмень появился примерно в период 7900 лет до н. э., значительно позднее пленчатого ячменя, который произрастал в докерамический неолит (9700–9300 лет до н. э.) (Helback, 1959). Сам процесс возникновения голозерного ячменя также еще не совсем понятен. Наиболее распространенная гипотеза заключается в появлении мутации гена, контролирующего процесс образования пленчатого покрытия зерновки.

Благодаря работам ученых ВИР, установлено, что голозерный ячмень имеет три основных очага формообразования (Вавилов, 1965; Лукьянова и др., 1990). Н.И. Вавилов воспринимал эти очаги как «локусы формообразования», «чрезвычайно малые пространства», в которых человек окультурировал дикие виды. Такие очаги выделяют на основе данных по археологии, палеоэтноботанике, но главным образом – по современному сортовому разнообразию культивируемых видов и форм. Важно понимать, что древние очаги могут возникать в разных частях континентов (т. е. полиотпно), одновременно (гетерохронно). Позднее стал известен и другой феномен – повторная доместикация (редоместикация) видов растений на фоне вполне сложившегося древнего сортимента.

Первый очаг – Юго-Восточная Азия, горный Центральный и Западный Китай с прилегающими к нему низменными районами. Здесь голозерный ячмень возделывается преимущественно в горных районах на высоте не ниже 2000 м. Второй очаг – Северо-Восточная Африка (горные районы Эфиопии), где голозерные разновидности ячменя представлены эндемичными формами. К третьему очагу относят Переднюю Азию: Турцию, Закавказье, Иран и Таджикистан (Вавилов, 1957).

В последнее время усиленно идет работа с ДНК-маркерами. Результаты могут вывести рассмотрение доместикации голозерного ячменя на более высокий уровень, а также подтвердить или опровергнуть имеющиеся гипотезы происхождения и распространения голозерного ячменя.

Одна из гипотез возникновения голозерного ячменя – монофилитическое происхождение на территории Юго-Западного Ирана, откуда произошла миграция в другие регионы. Предположение основано на анализе доминантного маркера SCARsKT7, тесно связанного с локусом *nud* (Taketa et al., 2004). Горные районы Гималаев могут рассматриваться как возможный центр доместикации голозерного ячменя (Badr et al., 2000) из-за ряда отличительных признаков (Xifeng et al., 2013). Однако последние работы показывают противоположную точку зрения. На основе данных полного генома и опубликованных результатов ресеквенирования с захватом экзона для 437 образцов показано, что современный тибетский ячмень (*Hordeum vulgare* L., qingke) получен из одомашненного восточного ячменя и завезен в Южный Тибет, предположительно, через Северный Пакистан, Индию и Непал около 3500–4500 лет назад. Низкое генетическое разнообразие qingke позволяет предположить, что Тибет можно исключить как центр происхождения или одомашнивания ячменя. Быстрое уменьшение генетического разнообразия от одомашненного восточного ячменя до qingke можно объяснить эффектом изоляции в районе Тибета от 2000 до 4500 лет назад (Zeng et al., 2018).

Кроме гипотезы монофилитического происхождения голозерного ячменя из Юго-Западного Ирана, есть также гипотеза множественного независимого происхождения голозерного ячменя. Она основана на сравнительном морфологическом анализе разновидностей из разных очагов формообразования и заключается в независимом появлении голозерных ячменей в нескольких центрах разнообразия культурных растений (Helback, 1959).

Группы многозерного и двурядного голозерного ячменя встречаются во всех зонах возделывания ячменя. Наиболее распространены в Юго-Восточной Азии (Китай, Япония, Южная Корея), Северо-Восточной Африке (Эфиопия, Эритрея) и Средней Азии – в горных районах (Памир, Тибет, Таджикистан, Монголия и Индия) (Лукьянова и др., 1990). Самые распространенные разновидности этих групп – var. *coeleste* L., var. *himalayense* (Ritt.) Koern. и var. *nudum* L. Равномерность посевов в пределах этих стран различная, в одних странах посевы голозерного ячменя достигают 95 % площадей от общих посевов ячменя, а в других – только 50 % или меньше. В направлении с востока на запад площади с голозерным ячменем резко сокращаются. В России посевы голозерного ячменя незначительны из-за факторов, ограничивающих его распространение (Тетяников, Боме, 2020).

Существует два мнения о причинах распространения голозерного ячменя преимущественно на горных территориях. Одни исследователи связывают это явление с активным использованием голозерного ячменя на пищевые нужды (Helback, 1966; Nevo, 1992), другие же высказывают гипотезу о том, что голозерный ячмень лучше приспособлен к таким условиям (Harlan, 1979). Вторую точку зрения доказывают исследования А.А. Поморцева с коллегами (1996), в которых была изучена динамика генотипического состава популяций ячменя, полученных от скрещивания сортов Московский 121 (двурядный, пленчатый) и Джау Кабутак (шестирядный, голозерный, var. *himalayense*). Гибриды выращивали параллельно с

F<sub>2</sub> до F<sub>9</sub> на Памире (высота 2600 м над уровнем моря) и с F<sub>2</sub> до F<sub>10</sub> в Москве. Показано, что под действием естественного отбора динамика популяций по маркерным локусам при репродукции на Памире и в Москве различна и приводит к дивергенции популяций. В условиях высокогорья Памира отбор был направлен против растений с пленчатым зерном и двурядным колосом, а на территории Москвы – против голозерных растений, что подтверждает вторую точку зрения – голозерный ячмень более приспособлен к произрастанию в условиях высокогорья в сравнении с пленчатым (Поморцев и др., 1996).

### Ген голозерности и механизм его действия

В настоящее время считается, что различие между пленчатым и голозерным ячменем контролируется одним локусом. Пленчатость зерновки относят к доминантному признаку, а голозерность – к рецессивному. Генетический локус отнесен к длинному плечу хромосомы 7Н ячменя и получил название *nud* (от *nudum*) (Gerasimova et al., 2020). Ген *nud* находится на расстоянии 0.3 сМ от проксимального и 1.2 сМ от дистального концов в районе (SCAR) КТ 2 и КТ 4 (Kikuchi et al., 2003). Структурная часть гена *nud* состоит из двух экзонов и одного интрона.

У пленчатого ячменя присутствует ген *Nud*, который кодирует транскрипцию семейства этиленового фактора (ERF – ethylene response factor), принадлежащий к группе Wax Inducer 1/Shine 1 (WIN1/SHN1)-подобных факторов транскрипции. Этот фактор контролирует биосинтез липидов и кодирует белок из 227 аминокислот (Taketa et al., 2008). В локусе *nud* есть три вариации аллеля, обозначенные как *nud 1.a*, *nud 1.b* и *nud 1.c*. Аллель *nud 1.a* является результатом делеции *Nud*. Аллель *nud 1.b* имеет нуклеотидную замену тимина на аденин во втором экзоне, который приводит к замене валина на аспарагиновую кислоту в положении 134. Аллель *nud 1.c* имеет делецию 1 п. н. второго экзона, который вызывает сдвиг рамки считывания и генерирует преждевременный стоп-кодон, приводящий к усеченной последовательности белка из 199 аминокислот.

Еще не до конца понятен механизм образования пленчатости и голозерности зерновок ячменя. Наиболее часто встречаемая в литературе версия заключается в том, что рецессивный ген *nud* находится в интактном состоянии и не образует склеивающий липидный слой между эпидермисом околоплодника зерновки и цветковыми чешуями, что позволяет им свободно разъединяться при обмолоте. А доминантный аллель *Nud* контролирует биосинтез липидов, которые способствуют склеиванию цветковых чешуй с зерновкой и образованию пленчатых сортов (Taketa et al., 2008; Hoard et al., 2016).

Последние работы по секвенированию локуса *nud* показали, что во всех голозерных образцах данный ген характеризуется делецией 17-kb (т. п. н.) или содержанием несинонимичного SNP T643A по сравнению с функциональным геном *Nud* (Yu et al., 2016). Анализ индуцированных рентгеновскими лучами мутантов голого зерна подтвердил, что ген *Nud* несет несинонимичные однонуклеотидные полиморфизмы во всех случаях. Продемонстрировано, что направленный мутагенез гена *Nud* вызывает появление голых зерен на первичных трансген-

ных растениях (Gasparis et al., 2018). Помимо нормальной делеционной мутации *Nud*, способствующей голозерности, обнаружен новый аллель *nud*, обозначенный как *nud1.g*, выделенный у трех сортов голозерного ячменя, собранных в Тибете. Аллель *nud1.g* содержит несинонимичный SNP T643A по сравнению с функциональным геном *Nud*. Генетический анализ показал, что SNP T643A *nud1.g* коассоциирует с голозерным фенотипом. Кроме того, предсказание *in silico* функционально консервативных сайтов и трехмерных структур выявило, что аминокислотная замена (валин на аспаргат), вызванная SNP T643A, может привести к резкому структурному изменению *Nud*, которое может повлечь потерю функции. Это исследование предоставляет доказательства о возможном новом механизме происхождения голозерного фенотипа одомашненного ячменя в Тибете (Yu et al., 2016).

Все больше исследований направлено на работу с голозерным ячменем. В 2020 г. вышла статья, в которой авторы продемонстрировали целенаправленное изменение первого экзона гена *Nud* с помощью РНК-управляемой эндонуклеазы Cas9, что приводило к появлению голозерности зерновки. В качестве объекта исследования брали пленчатый ячмень сорта Golden Promise, изменения осуществляли путем опосредованного переноса ДНК агробактериями (Gerasimova et al., 2020).

Однако незначительное число исследований по этой тематике и большая вариабельность исходного материала, который еще не был до конца изучен, не позволяют выяснить молекулярные механизмы формирования голозерности и пленчатости в зерновках ячменя. Возможно, с использованием более широкого разнообразия голозерного ячменя со всего мира и современных методов будут обнаружены новые локусы, отвечающие за признак голозерности.

### Химический состав зерна голозерного ячменя

Основная особенность голозерного ячменя в сравнении с пленчатым – биохимический состав зерна. Зерно ячменя содержит уникальные комбинации растворимых и нерастворимых пищевых волокон и полисахаридов вместе с низкомолекулярными биоактивными компонентами (Madaeketohekar et al., 2018). Голозерный ячмень превосходит пленчатый по содержанию питательных веществ, таких как белок, некоторых заменимых и незаменимых аминокислот, β-глобулинов, витаминов, макро- и микроэлементов, фенольных и флавоноидных соединений. Установлено, что при переработке зерна ячменя сохраняются все его полезные компоненты, в том числе проантоцианидины – активные антиоксиданты (Железнов и др., 2013; Полонский и др., 2021).

Физиологически важным диетическим компонентом в зерне голозерного ячменя являются (1,3;1,4)-β-D-глюканы. Они способствуют снижению риска сердечно-сосудистых заболеваний, поддержанию или снижению количества холестерина в крови и сокращают риск гипергликемического синдрома, улучшают функции печени и снижают избыточную массу тела (Wirkijowska et al., 2012; Vozbulut, Sanlier, 2019). В сухом веществе зерновки пленчатого ячменя содержится 4–8 % β-глобулана, а в

зерновке голозерного ячменя этот показатель может достигать 16 %. Его содержание в зерне ячменя определяется сортовыми особенностями и факторами окружающей среды (Huth et al., 2002). Голозерный ячмень характеризуется большим содержанием витамина Е (Moreau et al., 2007), считается хорошим источником фенольных соединений, таких как производные коричичной и бензойной кислот, проантоцианидинов, флавонолов, флаванолов, флавонов (Shen et al., 2016; Ge et al., 2021), которые имеют антиоксидантное, противовоспалительное и антипролиферативное действие.

### Параметры голозерного ячменя, ограничивающие его широкое распространение

К одним из основных факторов, ограничивающих широкое распространение голозерного ячменя, относится его низкая урожайность по сравнению с пленчатым. Это в основном происходит из-за низкой полевой всхожести, вызванной выпячиванием зародышевого корешка за пределы зерновки, что влияет на устойчивость зародыша к механическому воздействию молотильного оборудования, ведет к его травмированию и снижению полевой всхожести семян.

С целью преодоления данного недостатка голозерного ячменя в селекционных работах необходим контроль по морфологии формы зерновки и характера размещения зародыша (Тетяников, Боме, 2020). Уже создано достаточно много линий с овальной формой зерновки и даже округлым зерном, полученных от скрещиваний голозерных канадских сортов McGwire, BRL-6, с пленчатыми сортами Гетман, Вакула, Linus и др. (Кирдогло и др., 2013). В коллекции ВИР выделен очень перспективный образец голозерного ячменя 95683/73 (к-27730) из Германии. Он имеет укороченную (7.2 мм), но достаточно широкую (3.8 мм) и максимальной толщины (2.8 мм) зерновку. По этим показателям образец имеет уникальное значение для практического использования в селекции голозерного ячменя. Кроме того, выделены образцы с оптимальной формой зерновки: Алар-Эрд-Эне из Монголии, Нога из Нидерландов, 1218-524 из Чехии, S-257 из Мексики (Малашкина, 2008).

Уже давно установлено, что сорта пленчатого ячменя более продуктивны, чем голозерные. Однако многие исследователи, изучающие голозерные ячмени, отмечают, что на цветковые чешуи, которые плотно соединены с зерновкой, в общей массе собранного урожая пленчатого ячменя приходится не менее 12–14 %. Причем сами по себе цветковые чешуи – та же солома, поэтому при измерении реальной урожайности пленчатого ячменя надо учитывать этот факт (Грязнов, 2014).

Показана большая вариабельность урожайности от условий окружающей среды, особенно в засушливых зонах (Грязнов, 2014). Голозерный ячмень существенно различается по урожайности, в зависимости от сортовых особенностей. Изучение продуктивности голозерных форм ячменя проводили во многих регионах России: в Сибири – в Тюменской области (Тетяников, Боме, 2020), Омской (Аниськов и др., 2015) и Кемеровской областях (Заушинцева и др., 2007), Северном Кавказе (Дорошенко и др., 2019) и др. В этих регионах выделены образцы с наибольшей урожайностью и адаптивными свойствами.

Один из наиболее значимых хозяйственно ценных признаков – устойчивость к полеганию голозерного ячменя для различных зон. Т.М. Богданова с коллегами (2001) в условиях Северо-Западного региона выявили единичные образцы, устойчивые к полеганию: КМ 280 (к-29419, var. *nudum*, Чехия), Nacta (к-20928, var. *nudum*, Германия), сложные гибриды из Мексики (к-28019, var. *nudum* и к-28083, var. *neogenes*). Позже в этих же условиях были найдены устойчивые к полеганию образцы из двурядных: к-29863 (var. *neogenes*, Чехословакия) и к-28083 (var. *neogenes*, Мексика), а из многорядных – к-28961 (var. *coeleste*, Индия), к-4365 (var. *coeleste*, Беларусь), к-21319 (var. *subnudupyramidatum*, Япония) (Тяглый, 2007). В условиях Тюменской области устойчивость к полеганию в 9 баллов за период изучения продемонстрировали двурядные образцы: к-22308 (Н 2198 Ubamer Vaco), к-23450 (Н 2866 Coll. Halle EP 80), к-25008 (Местный), к-25855 (Ra 6), из многорядных: к-30663 (С.І.11073) и к-30624 (С.І.10975) (Тетяников, Боме, 2020).

Немаловажный критерий для повышения урожайности голозерного ячменя в зонах возделывания с рискованным земледелием – его скороспелость. Например, при изучении скороспелости ячменя из стран Юго-Восточной Азии обнаружены две ультраскороспелые формы из Китая: к-15881 (var. *coeleste* L.) и к-15882 (var. *nudipyramidatum* Koern.) с межфазным периодом «всходы–колошение» по годам исследований 30–33 дня (Звейнек, Ковалева, 2017), что делает эти образцы перспективными для выращивания в зонах с неблагоприятными абиотическими факторами. По итогам изучения обширного материала из коллекции ВИР также выделено 16 скороспелых образцов, например из двурядных: к-25090 (Мексика, var. *nudum*), к-29820 (Эфиопия, var. *nigrinudum*), многорядных: к-5489 (Украина, var. *glabriduplinigrum*), к-24817 (Эфиопия, var. *tibetanum*) (Богданова и др., 2001).

Практика возделывания голозерных сортов, в том числе сорта Нудум 95, свидетельствует о необходимости разработки мер адаптации таких сортов к местным условиям, что позволит поднять их урожайность до уровня пленчатых ячменей. Такие технологии уже начали появляться, но только для определенных регионов (Грязнов, 2016; Гладких и др., 2019).

### Устойчивость к различным заболеваниям

Устойчивость сортов – один из важных резервов повышения урожайности и качества зерна, а также сохранения экологической чистоты и безопасности продукции.

Грибные, бактериальные и вирусные заболевания и вредители ячменя обнаруживаются ежегодно в различных зонах страны, что вызывает резкое снижение урожайности и качества зерна. Они воздействуют на нормальный ритм развития растений, отрицательно влияют на налив зерна, тем самым снижают его крупность и выполненность, кроме того, повреждают стеблестой. Поэтому селекция на качество тесно связана с селекцией на устойчивость к болезням и вредителям. Самый выгодный и безопасный способ уменьшить заражение зерна – это создание сортов, обладающих генетической устойчивостью. Для решения селекционных задач необходим постоянный поиск новых источников и доноров устойчивости, поскольку в резуль-

тате возникновения и накопления мутаций вирулентности в популяциях патогена гены резистентности растений теряют свою эффективность (Лукьянова и др., 1990).

Известно, что ячмень может быть заражен широким спектром патогенных для растений грибов, многие из которых могут сохраняться в зерне. Роды *Bipolaris*, *Pyrenophora*, *Phaeosphaeria*, *Alternaria*, *Ustilago*, *Puccinia*, *Blumeria* и *Fusarium* считаются наиболее часто поражающими грибами для зерна ячменя во всем мире (Chen et al., 2016). С целью уменьшения потери урожая и ценных качеств зерна необходимо тщательно подбирать исходный материал, использовать наиболее устойчивые источники для создания новых селекционных сортов.

**Фузариоз** – распространенное заболевание зерновых, таких как пшеница, кукуруза и ячмень, может привести к резкому снижению урожайности и качества продукции (Polisenska et al., 2020) за счет образования микотоксинов. Они вызывают в организме человека отсутствие аппетита, рвоту, диарею и в высоких дозах – кровотечение кишечника, а иногда приводят к дополнительным эффектам, таким как нарушение иммунной функции. В растениях микотоксины ингибируют синтез белков, а ферменты грибов обуславливают разрушение белка и тем самым вызывают механизмы защитной реакции растений (Martin et al., 2018).

Устойчивость растений к фузариозу и накопление микотоксинов – сложный механизм. Определено пять основных классов устойчивости для пшеницы, ячменя и кукурузы: устойчивость I типа действует против первоначального проникновения и заражения растений, II типа – ограничивает распространение инфекции внутри растения, III типа – устойчивость к заражению зерна, IV типа – устойчивость и способность поддерживать урожай и, наконец, V типа – объединяет все механизмы устойчивости к накоплению микотоксинов (Martin et al., 2018). Устойчивость V типа предлагают разделить на две составляющие. Первый, называемый типом V-1, представляет собой устойчивость к накоплению токсина, управляемую метаболической трансформацией, включающей биохимическую модификацию, катализируемую ферментами. Второй (V-2) тип соответствует устойчивости через ингибирование биосинтеза микотоксинов под действием эндогенных соединений самого растения (Martin et al., 2017).

Доказано, что решающую роль в устойчивости к фузариозу играет большое число разнообразных метаболитов растений: фенолкислоты, флавоноиды, каротиноиды, токоферолы, бензоксаиноиды, жирные кислоты, аминокислоты и их производные, углеводы, амины и полиамины, терпеноиды и др. (Gauthier et al., 2015; Atanasova-Penichon et al., 2016), которые подавляют активные формы кислорода, улавливают свободные радикалы в ходе перекисного окисления липидов и способствуют созданию физического барьера против патогенной инфекции, а некоторые из метаболитов могут мешать биосинтезу микотоксинов (Siranidou et al., 2002). Установлено, что высокое содержание β-глюкана в зерне также способствует устойчивости V типа (Martin et al., 2018).

При изучении пленчатых и голозерных форм ячменя одни исследователи показали, что пленчатый ячмень оказался более устойчивым (Warzecha et al., 2010), а другие обнаружили очень низкое содержание токсинов в

голозерных сортах ячменя, обосновывая это тем, что в цветковых чешуях остается значительное количество токсинов (Buerstmaier et al., 2004). По последним данным, необходимо отметить преимущество голозерных форм, по сравнению с пленчатыми, в отношении содержания групп метаболитов, способствующих усилению устойчивости V типа ячменя к фузариозу колоса.

При изучении устойчивости сортов к фузариозу, проведенном отечественными исследователями, выделено 14 высокоустойчивых образцов, 5 из которых (к-2946, к-11070, к-11073, к-11076, к-11082) относятся к голозерным формам, имеющим крупное зерно, но склонным к полеганию и восприимчивым к мучнистой росе (Гагкаева, Гаврилова, 2009).

**Мучнистая роса** (возбудитель – *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speerf. sp. *hordei* Marchal), **карликовая ржавчина** (*Puccinia hordei* G.H. Otth.) и **гельминтоспориоз** – одни из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний ячменя в России (Kusch, Panstruga, 2017). Длительную устойчивость к патогену мучнистой росы сортов ячменя практически во всем мире обеспечивают гены *mlo11* и отчасти *mlo9* (Радченко и др., 2020). Найдены образцы голозерного ячменя, которые проявляют устойчивость или слабую восприимчивость к мучнистой росе: Дублет (Беларусь), Омский голозерный 1 (РФ), K-26648 (Пакистан), Buck CDC, CDC VC Gwire, CDC Dawn (Канада), K-3038 (Дай-Май), Orgeniepetite (Франция), NB-OWA (Непал) и др. К гельминтоспориозным пятнистостям устойчивы образцы: Buck CDC, Bowman (Канада), 84469/70, K-3038 (Дай-Май), Дублет (Беларусь), Bgnee (Эфиопия), Orgeniepetite (Франция) и др. Комплексную устойчивость к обоим патогенам имеют образцы: Дублет, Омский голозерный 1, Омский голозерный 2, Юдинский 1, K-26648, 84469/70, Orgeniepetite, CDC Dawn, NB-OWA, K-3038, CDC VC Gwire, E.E.B.N.46, они рекомендуются для участия в селекционных программах на устойчивость к грибным заболеваниям (Дорошенко Е.С., Дорошенко Э.С., 2018).

На базе Пушкинских лабораторий ВИР при изучении образцов из Эфиопии выделены устойчивые к мучнистой росе образцы к-5448, к-8682, к-17554, которые могут быть источниками аллеля гена *mlo11* для создания устойчивых к мучнистой росе сортов. Образец к-5448 (Abun 8, var. *duplinigrum*, Эфиопия) также устойчив к сетчатой пятнистости, поражение растений не превышало 1 балла (Алпатъева и др., 2016). Во время изучения сортифта голозерного ячменя коллекции ВИР был выявлен фонд устойчивых образцов к грибным заболеваниям. Устойчивостью к мучнистой росе в течение 30 лет обладают местные формы: к-2930 (var. *violaceum*, Китай), к-5983 (var. *coeleste*, Афганистан) и к-3282 (var. *nigrinudum*, Эфиопия) (Богданова и др., 2001).

Кроме того, широкому распространению голозерного ячменя препятствует восприимчивость к **головневым грибам**. Эти грибы среди многочисленных возбудителей заболеваний зерновых культур имеют одно из наибольших значений, так как они повсеместно распространены, вызывают очень значительное снижение урожая и ухудшают качество зерна, также возможны снижение уровня накопления сухого вещества в зерне, уменьшение длины

колоса, снижение кустистости и числа зерен в колосе (Бехтольд, Орлова, 2018). При фитопатологическом анализе 40 коллекционных образцов голозерного ячменя на твердую головню обнаружено, что только три сорта имели абсолютную устойчивость (0.0 %) к патогену – Chugokuha-daka N2 (Япония), Buck CDC (Канада), к-30313 (Эфиопия).

Отмечено, что большему поражению головневыми грибами подвержены среднеспелые образцы голозерного ячменя в сравнении со среднепоздними и раннеспелыми сортами. При заражении пыльной головней семена имеют меньшую абсолютную массу (на 10–20 %) и ухудшается их полевая всхожесть (Жичкина, Столпивская, 2015). В результате проведенных исследований (2005–2007 гг.) выявлено 8 пленчатых и 4 голозерных сорта, не пораженных черной и каменной головней, включая стандарты Омский 85 и Омский голозерный 2. Обнаружены образцы, сочетающие устойчивость к черной, каменной и пыльной головне. Они рекомендованы селекционерам для включения в скрещивания с целью получения иммунных сортов (Мешкова, Сабаева, 2009). Образцы из коллекции ВИР к-23851 (var. *himalayense*, Горный Бадахшан) и к-21544 (var. *trifurcatum*, Боливия) устойчивы к пыльной головне в течение 12 лет (Богданова и др., 2001) и представляют интерес как перспективные источники.

### Селекционная работа с голозерным ячменем

Начало изучения голозерного ячменя положено такими учеными, как Н.И. Вавилов, А.А. Орлов и Ф.Х. Бахтеев. Они обратили внимание селекционеров, генетиков и агрономов на разнообразие голозерных форм, имеющих в мировой коллекции, определили отличительные особенности и места распространения этих форм, дали их агроэкологическую характеристику и описали область их применения, а также положили начало сбору голозерных форм ячменя со всего мира (Ходьков, 1985).

В России голозерный ячмень выращивали на очень ограниченных территориях, первые сведения о посевах голозерного ячменя в Восточной Сибири относятся к началу XIX в. Преимущественно в те годы среди посевов ячменя появился так называемый гималайский ячмень, который был заимствован в 1826 г. вице-президентом Императорского Московского сельскохозяйственного общества С.И. Гагариным у австрийского герцога Иоанна (Сурин, 2011). По данным Л.Е. Ходькова (1985), в ранний период отечественной селекции лишь некоторые сельскохозяйственные учреждения интересовались голозерным ячменем. Например, на Запольской опытной станции в конце XIX в. изучали в течение ряда лет гималайский голый ячмень. В 1914 г. на Днепропетровской опытной станции был получен первый селекционный сорт голозерного ячменя в России, Нудум 155, выведенный путем индивидуального отбора из голозерного ячменя.

Однако это не первые сведения возделывания голозерного ячменя на территории России. Например, анализ ископаемых растительных остатков, обнаруженных экспедицией Дагестанского филиала АН СССР во время раскопок древних поселений в районе селения Гильяр в южном Дагестане, показал, что 4.5–5 тыс. лет назад (в эпоху древней бронзы) местные жители возделывали пшеницу и ячмень. Примечательно, что наиболее распространен

был именно голозерный ячмень (Омаров, 1981). Местные горцы даже выделяли голозерный ячмень как самостоятельную культуру, отличную от обычного культурного ячменя. Голозерный ячмень возделывали исключительно в горных и высокогорных районах Дагестана, где его зерно использовали на продовольственные цели.

В мировой коллекции ВИР голозерный ячмень появился с самого основания и сбора коллекции. Интересно то, что первым зарегистрированным номером (к-1) в каталоге ВИР был образец голозерного ячменя var. *himalayense* из Узбекистана, полученный в 1897 г. Первые образцы голозерного ячменя в коллекцию ВИР были предоставлены из совершенно разных мест со всего мира: из Узбекистана, Китая, Украины, Армении, Грузии, Германии, Румынии, Казахстана, Латвии, Франции, Киргизии и др., и со всей России: Саратовской, Ярославской, Тобольской, Вятской губерний, Дагестанской, Кубанской областей, Курской губернии, Донской, Черноморской областей, Енисейской губернии, Терской области и др., что показывает повсеместное произрастание голозерного ячменя в стране.

С 1927 г. Госсоргсеть испытывает голозерные ячмени почти регулярно, а исследования в этой области становятся систематическими. В 1920–1930-е гг. были выведены голозерные сорта ячменя Нудум Ростовский 0289 и 3001, Целесте 086, Нудум 021, Целесте 08, Былое, Колхозный 7, Нудум 92. По разным причинам почти все они не были районированы. Послевоенная селекция также не добилась выдающихся результатов в выведении новых голозерных форм ячменя. Таким образом, уже с конца прошлого века внимание как отдельных селекционеров, так и многих отечественных селекционных учреждений было обращено к проблеме выведения голозерных сортов ячменя и внедрения их в сельскохозяйственное производство, но почти все они не были успешны. Л.Е. Ходьков в своей работе «Голозерные и безостые ячмени» (1985) проанализировал опыт создания голозерных ячменей в стране и показал ряд перспективных селекционных форм собственной селекции.

Целенаправленные исследования по созданию сортов голозерного ячменя в настоящее время проводятся в Канаде, Японии, США, Швеции и Чехии, а также этой тематикой заинтересованы Россия, Украина и Белоруссия. В Канаде еще в конце 20-го века были созданы такие сорта, как Scout и Turper (1980 г.), Condor (1988 г.), Buck и Richard (1990 г.), которые в настоящее время высеваются на площади более 350 тыс. га (Аниськов и др., 2015). В 1997 г. в Канаде впервые был создан ячмень вакси (*waxy*), содержащий на 32–41 % больше  $\beta$ -глюканов по сравнению с обычным ячменем. В Белоруссии первые исследования над созданием голозерных сортов ячменя относят к 70-м годам XX столетия. Получены такие сорта, как Голозерный 76, Белорусский 76, Голозерный 94 и Дублет (Трофимовская, 1972). Значительные успехи достигнуты также в Швейцарии, где в конце 1980-х гг. в официальный каталог внесено несколько сортов голозерного ячменя.

В РФ работы по селекции голозерного ячменя активно проводятся в Сибирском НИИ сельского хозяйства, Красноярском НИИ сельского хозяйства, Сибирском НИИ растениеводства и селекции, Кемеровском НИИ сельского хозяйства. В настоящее время в «Государственном

реестре селекционных достижений...» РФ находится уже шесть сортов голозерного ячменя: Омский голозерный 1 (2004), Омский голозерный 2 (2008) и Омский голозерный 4 (2020), Оскар (2007), Нудум 95 (2010), Ергенинский голозерный (2020) (Государственный реестр..., 2021). Однако эти сорта адаптированы для определенных регионов, в других местах их количественные и качественные характеристики не проявляются. Например, сорт Ергенинский голозерный адаптирован для засушливых регионов черноземной зоны, что делает его востребованным на юге РФ и других засушливых регионах (Характеристики сортов..., 2020).

Современная селекция растений значительно изменилась. Эти изменения связаны с развитием технологии молекулярных маркеров и возможностями секвенирования (Хлесткина, 2013). Они позволяют проводить отбор по генотипу, что значительно ускоряет селекционный процесс (Jaganathan et al., 2020). В настоящее время для генотипирования широко используются SNP-маркеры (Agarwal et al., 2008; Jaganathan et al., 2020), которые применяются как для пленчатого, так и голозерного ячменя.

Применение NGS-технологий (next generation sequencing) для изучения голозерного ячменя распространено не так широко, как для пленчатого. J. Hernandez с коллегами связывают это с проблемой отсутствия модельного голозерного ячменя (Hernandez et al., 2020). X. Chen с коллегами изучили с помощью секвенирования РНК с парными концами на платформе Illumina HiSeq 2000 два местных сорта голозерного ячменя, XQ754 и Nimubai, из Тибета и получили их транскриптомы. Всего 13.1 и 12.9 млн парных прочтений длиной 90 п.н. были созданы из двух сортов. На основе баз данных описаны гены и консервативные белковые домены развивающегося зерна голозерного ячменя. Более того, проанализированы последовательности и уровни экспрессии генов, связанных с кодированием запасных белков и ферментов синтеза крахмала и  $\beta$ -глюканов. Их временные и пространственные закономерности выведены из данных транскриптома сорта пленчатого ячменя Morex (Chen et al., 2014). Эти результаты обеспечивают генетический потенциал, улучшение качественных признаков голозерного ячменя в будущих исследованиях.

В настоящее время результаты секвенирования в совокупности с технологиями высокопроизводительного генотипирования можно использовать для эффективного направленного отбора нужных генотипов среди селекционных линий, что существенно ускорит создание новых сортов ячменя с определенными характеристиками (Розанова, Хлесткина, 2020).

В мировой коллекции ячменя ВИР собран обширный генофонд голозерного ячменя. Группа многорядных голозерных составляет небольшую часть коллекции, по сравнению с пленчатыми, и насчитывает 827 образцов, включает 34 разновидности. Голозерная группа двурядного ячменя состоит из 303 образцов и включает 21 разновидность. Многие разновидности голозерного ячменя в коллекции ВИР являются эндемиками, встречаются очень редко и представлены в коллекции единичными образцами, что делает коллекцию ВИР уникальным источником ценного генетического материала.



## Хозяйственное значение ячменя

В настоящее время активно развивается направление по производству продуктов питания из различных зерновых культур, которые удовлетворяют диетические нужды человека. Диетическое, профилактическое и лечебное действие таких продуктов питания на организм основано на биохимическом составе зерна. Селекционные работы последних лет направлены на создание высокоурожайных сортов в сочетании с максимальным содержанием биохимических компонентов и их оптимальным соотношением с другими качественными показателями зерна и устойчивостью к различным абиотическим и биотическим стрессорам (Loskutov, Khlestkina, 2021). К таким культурам относят ячмень, который является важной продовольственной, кормовой и технической культурой и имеет большое значение во многих странах мира. Ежегодно ячмень показывает стабильные сборы зерна: в 2020 г., по данным Продовольственной и сельскохозяйственной Организации Объединенных Наций (ФАО), сбор зерна составил более 151 млн т (<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>, дата обращения: 25.07.2021). Около 75 % мирового производства ячменя используется на фуражные цели, 20 % идет на производство солода для пивоваренной промышленности и всего 5 % – для производства пищевых продуктов (Blake et al., 2011).

## Продовольственное использование ячменя

Ячмень обладает высокими адаптивными свойствами к климатическим условиям высокогорья, засухи и засолению почвы, что делает его важной и основной продовольственной культурой в Северной Африке и на Тибетском плато в Китае, где другие культуры, такие как пшеница и рис, не могут дать стабильных и высоких урожаев (Moza, Gujral, 2016).

Список пищевых продуктов из зерна голозерного ячменя в настоящее время все больше расширяется. Зерно ячменя идет на изготовление круп, таких как ячневая и перловая. Так как зерно голозерного ячменя свободно отделяется от цветковой чешуи, то выход крупы из голозерного ячменя больше, чем из пленчатого. Голозерные сорта обладают всеми ценными свойствами для получения крупы высокого качества. Поэтому целесообразно заменить часть пленчатых сортов ячменя на голозерные для изготовления круп (Борисоник, 1971).

Из голозерного ячменя изготавливают муку. В высокогорье мука голозерного ячменя в основном употребляется в виде сату (мука, приготовленная из жареных зерен ячменя), а также смешивается с мукой других культур, таких как пшеница, гречка, просо и горох, для приготовления лепешек, пельменей и тхукпа (тибетский суп с лапшой). Кроме муки, из зерен готовят специальный традиционный ферментированный напиток «Чанг» (“Chhyang”) и дистиллированный ликер для различных культурных и религиозных мероприятий.

В Канаде распространены продукты, изготовленные из смесей муки пшеницы и ячменя в различных пропорциях. Для сохранения биологической ценности зерна используется мука из цельномолотого зерна без отсева и технологических отходов (Трофимовская, 1972). В Италии

голозерный ячмень активно применяют для переработки в диетическую ячменную муку или таких продуктов, как быстрые завтраки и заменители кофе. Для изготовления ячменного кофе зерно обжаривают до темно-коричневого цвета, затем мелко перемалывают, а полученную порошкообразную массу употребляют как суррогат кофе.

Ведется работа по применению цельнозернового овса и ячменя для приготовления функциональных напитков, в том числе растительного молока. Такие напитки богаты витаминами группы В, сложными углеводами и различными минеральными компонентами. Цельное зерно, используемое в напитках, также содержит большое количество различных фенольных соединений, обладающих антиоксидантной активностью (Fernandes et al., 2018/19).

В нашей стране активно разрабатывается применение муки голозерного ячменя в смеси с мукой из мягкой пшеницы для хлебопечения с целью обогащения продуктов полезными для организма человека веществами и существенного повышения питательной и потребительской ценности хлебобулочных изделий.

На основе значительного числа экспериментов выявлено оптимальное соотношение пшеничной/ячменной муки (90/10 %) для хлеба. При таких соотношениях характеристики хлеба (органолептическая оценка поверхности и цвета корки, пористость и эластичность) не уступают продукции, изготовленной из муки пшеницы в чистом виде, однако нужно отметить, что увеличение доли ячменной муки для хлебопечения до 25 % и более ухудшает качество продукции (Летяго, Белкина, 2019). Ведутся исследования для получения хлебной продукции с повышенной антиоксидантной активностью. Установлены аналогичные оптимальные соотношения добавления муки из зерна голозерного пигментированного ячменя сорта Гранал 32, обладающего повышенной антиоксидантной активностью, а именно 10 % (Грязнов и др., 2019; Martínez-Subirà et al., 2020).

Включение голозерного ячменя, богатого β-глюканом и антоцианами, в сбалансированную диету дает множество преимуществ для здоровья, а такие диетические продукты с низким гликемическим индексом и богатые пищевыми волокнами могут помочь в регулировании уровня глюкозы в крови у здоровых людей и пациентов с диабетом (Shakib, Gabrial, 2010; Martínez-Subirà et al., 2020).

## Кормовое использование ячменя

Большая часть мирового производства ячменя (> 70 %) направлена на удовлетворение нужд животноводства. Как кормовая культура, ячмень активно используется в России, странах СНГ, Восточной Европе и Канаде, где кукуруза, одна из самых популярных кормовых культур, не очень распространена (Авдейчик и др., 2009).

Зерно голозерного ячменя является ценным высокоэнергетическим кормом, богатым белком и целым рядом незаменимых аминокислот, с низким содержанием клетчатки. Многочисленные исследования с голозерным ячменем направлены на включение его с различными ферментными добавками в рацион для улучшения качественных показателей животных и уменьшения затрат на выращивание. Активное внедрение зерна голозерного

ячменя оказало положительное влияние в основном на куриц-несушек (Дадашко и др., 2010), свиней (Татаркина, 2019), бройлерных цыплят (Teimouri et al., 2018) и гусей (Торопова, Суханова, 2013).

### Другие направления использования ячменя

Активно развивается направление, где не только пленчатый, но и голозерный ячмень идет на производство солода, используется в пивоваренной промышленности и производстве других алкогольных напитков. Водные вытяжки из ячменного солода также применяют в медицине, текстильной и кожевенной промышленности. Уже очень давно обсуждается возможность использования голозерного ячменя в качестве культуры для пивоварения, но необходимо внести корректировки в технологический процесс, например, заменив естественную фильтрацию через пленки искусственными фильтрами (Борисоник, 1971).

Голозерный ячмень используется также для приготовления диастатического солода, имеющего состав и ферментативную активность, сравнимые с составом пивоваренного и дистилляционного солода, но превосходящие состав пшеничного солода, приготовленного в идентичных условиях. Первое преимущество такого солода – более короткое время выдержки, чем в пивоваренном ячмене или пшенице, и второе – его можно использовать непосредственно в пищевых целях без необходимости приготовления солодовых экстрактов и сиропов, как это имеет место в пивоваренной и винокуренной промышленности (Bhatty, 1996). Кроме того, голозерный ячмень может выступать в качестве основного материала для производства топливного спирта (Ingledeu et al., 1995).

Последние исследования голозерного ячменя показывают его многогранность при использовании как для производства кормов и пищевых продуктов, так и для различных производственных нужд. Многие авторы отмечают целесообразность замены хотя бы части пленчатого ячменя на голозерный для повышения качества продукции и возможного уменьшения затрат на производство.

### Заключение

Таким образом, голозерный ячмень, несомненно, имеет ряд преимуществ перед традиционным пленчатым ячменем, а именно: легкое отделение цветковых чешуй при обмолаоте, более сбалансированный биохимический состав, повышенное содержание белка, различных аминокислот, β-глюканов и веществ, обладающих антиоксидантной активностью, меньшим содержанием клетчатки, что повышает его ценность как кормовой культуры.

В коллекции ВИР сохраняется и поддерживается более 1230 образцов голозерного ячменя, собранных со всего мира. Она может послужить источником для создания высокоурожайных сортов голозерного ячменя с адаптивными свойствами. Это дало бы преимущество в получении урожая наивысшего качества, а легкое отделение зерновки от цветковой чешуи способствовало уменьшению затрат на переработку зерна ячменя.

Настоящее исследование представляет интерес для селекционеров, генетиков и специалистов по переработке ячменя.

### Список литературы / References

- Авдейчик О., Гурецкая В., Семенова Т., Шишлов М., Шишлова А. Голозерный ячмень: создание, перспективы и использование. *Наука и инновации*. 2009;3:15-19.
- [Avdeichik O., Guretskaya V., Semenova T., Shishlov M., Shishlova A. Naked Barley: Creation, Prospects and Use. *Nauka i Innovatsii = Science and Innovation*. 2009;3:15-19. (in Russian)]
- Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н., Губарева Н.К., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е. Устойчивые к мучнистой росе образцы местного ячменя из Эфиопии. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(4):70-78. DOI 10.30901/2227-8834-2016-4-70-78.
- [Alpateva N.V., Abdullaev R.A., Anisimova I.N., Gubareva N.K., Kovaleva O.N., Radchenko E.E. Local barley accessions from Ethiopia resistant to powdery mildew. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2016;177(4):70-78. DOI 10.30901/2227-8834-2016-4-70-78. (in Russian)]
- Анисков Н.И., Поползухин П.В., Николаев П.Н., Сафонова И.В. Агробиологическая ценность сортов ярового ячменя Омский голозерный 1 и Омский голозерный 2. *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 2015;6:24-29.
- [Aniskov N.I., Popolzukhin P.V., Nikolayev P.N., Safonova I.V. Agrobiological value of Omskiy Golozerny 1 and Omskiy Golozerny 2 cultivars of spring barley. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences*. 2015;6:24-29. (in Russian)]
- Бахтеев Ф.Х. Ячмень. М.; Л.: Сельхозгиз, 1955.
- [Bakhteev F.Kh. Barley. Moscow; Leningrad: Sel'khozgiz Publ., 1955. (in Russian)]
- Бехтольд Н.П., Орлова Е.А. Вредоносность возбудителя твердой головни ячменя в условиях лесостепи Приобья. *Достижения науки и техники АПК*. 2018;32(7):36-39. DOI 10.24411/0235-2451-2018-10708.
- [Bekhtol'd N.P., Orlova E.A. Injuriousness of the barley smut agent under conditions of the forest-steppe of the Ob region. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(7):36-39. DOI 10.24411/0235-2451-2018-10708. (in Russian)]
- Богданова Т.М., Терентьева И.А., Хохлова А.П., Иванова Н.Н. Селекционная ценность голозерных ячменей. В: Генетические ресурсы культурных растений. Тез. докл. междунар. научн.-практ. конф. СПб.: ВИР, 2001;215-217.
- [Bogdanova T.M., Terent'eva I.A., Khokhlova A.P., Ivanova N.N. Breeding value of naked barley. In: Abstracts from the international scientific and practical conference "Genetic Resources of Cultivated Plants", St.-Petersburg: VIR Publ., 2001;215-217. (in Russian)]
- Борисоник З.В. Особенности технологии возделывания ячменя. В: Селекция ячменя и овса. М.: Колос, 1971;218-230.
- [Borisonik Z.V. Features of the technology of barley cultivation. In: Breeding of Barley and Oats. Moscow: Kolos Publ., 1971;218-230. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. М.; Л.: АН СССР, 1957.
- [Vavilov N.I. World Resources of Cereals and Flax. Moscow; Leningrad: AN SSSR Publ., 1957. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Избранные труды. М.; Л.: Наука, 1965.
- [Vavilov N.I. Centers of Origin of Cultivated Plants. Selected works. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1965. (in Russian)]
- Гаргаева Т.Ю., Гаврилова О.П. Фузариоз колоса и зерна ячменя. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:39-44.
- [Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P. Fusarial head blight of barley ear and grain. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2009;165:39-44. (in Russian)]
- Гладких А.В., Рендов Н.А., Некрасова Е.В., Мозылева С.И. Влияние элементов технологии возделывания на урожайность зерна голозерного ячменя. *Вестн. Омск. ГАУ*. 2019;2(34):19-23.

- [Gladkikh A.V., Rendov N.A., Nekrasova E.V., Mozyleva S.I. Influence of elements of cultivation technology on the yielding capacity of hulless barley grain. *Vestnik Omskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Omsk State Agrarian University*. 2019;2(34):19-23. (in Russian)]
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорты растений (офф. изд.). М.: Росинформагротех, 2021.
- [State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotekh Publ., 2021. (in Russian)]
- Грязнов А.А. Ячмень голозерный в условиях неустойчивого увлажнения. Куртамыш: ООО «Куртамышская типография», 2014.
- [Gryaznov A.A. Naked Barley under Conditions of Unstable Moisture. Kurtamysh: Kurtamyshskaya Tipografiya Publ., 2014. (in Russian)]
- Грязнов А.А. Нудум 95 – высокобелковый сорт голозерного ячменя. *АПК России*. 2016;75(1):175-180.
- [Gryaznov A.A. Nudum 95: a high-protein variety of naked barley. *APK Rossii = The Russian Agroindustrial Complex*. 2016;75(1):175-180. (in Russian)]
- Грязнов А.А., Летяго Ю.А., Белкина Р.И., Пономарева Е.И. Получение хлеба с использованием смесей муки пшеничной высшего сорта и обойной из зерна пигментированного ячменя сорта Гранал 32. *Вестн. Воронеж. гос. ун-та инженерных технологий*. 2019;81(1):196-200. DOI 10.20914/2310-1202-2019-1-196-200.
- [Gryaznov A.A., Letyago J.A., Belkina R.I., Ponomareva E.I. Production of bread with the use of mixtures of wheat flour of the highest grade and wholemeal from pigmented barley variety Granal 32. *Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta Inzhenernykh Tekhnologii = Proceedings of the Voronezh State University of Engineering Technologies*. 2019;81(1):196-200. DOI 10.20914/2310-1202-2019-1-196-200. (in Russian)]
- Дадашко В.В., Ромашко А.К., Зинкевич Л.В. Продуктивные качества кур при использовании в комбикормах районированного сорта голозерного ячменя. *Изв. Национальной академии наук Беларуси. Сер. аграр. наук*. 2010;2:94-97.
- [Dadashko V.V., Romashko A.K., Zinkevich L.V. Productive qualities of hens with the use of hulless barley variety in mixed fodders. *Izvestiya Natsionalnoj Akademii Nauk Belarusi. Seriya Agrarnyykh Nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2010;2:94-97. (in Russian)]
- Дорошенко Е.С., Дорошенко Э.С. Иммунологическая оценка коллекций голозерного ячменя по устойчивости к листовым болезням в условиях южной зоны Ростовской области. *Зерновое хозяйство России*. 2018;4(58):66-69. DOI 10.31367/2079-8725-2018-58-4-66-69.
- [Doroshenko E.S., Doroshenko Ed.S. Immunological assessment of the hulled barley collection according to its resistance to leaf diseases in the southern part of the Rostov region. *Zernovoe Khozyajstvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2018;4(58):66-69. DOI 10.31367/2079-8725-2018-58-4-66-69. (in Russian)]
- Дорошенко Э.С., Филиппов Е.Г., Донцова А.А., Сидоренко В.С. Изучение голозерных сортов ярового ячменя в условиях Северного Кавказа. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2019;2(30):131-139. DOI 10.24411/2309-348X-2019-11103.
- [Doroshenko Ed.S., Filippov E.G., Doncova A.A., Sidorenko V.S. Study of naked spring barley varieties under the conditions of the North Caucasus. *Zernobobovye i Krupnyanye Kul'tury = Legumes and Groat Crops*. 2019;2(30):131-139. DOI 10.24411/2309-348X-2019-11103. (in Russian)]
- Железнов А.В., Кукоева Т.В., Железнова Н.Б. Ячмень голозерный: происхождение, распространение и перспективы использования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(2):286-297.
- [Zheleznov A.V., Kukoeva T.V., Zheleznova N.B. Naked barley: origin, distribution and prospects of utilisation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(2):286-297. (in Russian)]
- Жичкина Л.Н., Столпивская Е.В. Устойчивость сортов ячменя к пыльной головне. *Изв. Самар. гос. с.-х. академии*. 2015;4:49-52.
- [Zhichkina L.N., Stolpivskaya E.V. Resistance of spring barley varieties to loose smut. *Izvestiya Samarskoj Gosudarstvennoj Sel'skokhozyaistvennoj Akademii = Bulletin of the Samara State Agricultural Academy*. 2015;4:49-52. (in Russian)]
- Заушинцева А.В., Чернова Е.В., Малашкина М.С. Сравнительная характеристика двурядных и многорядных сортов голозерного ячменя. *Вестн. КрасГАУ*. 2007;6:72-75.
- [Zaushintseva A.V., Chernova E.V., Malashkina M.S. Comparative characteristics of two-row and six-row varieties of naked barley. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*. 2007;6:72-75. (in Russian)]
- Звейнек И.А., Ковалева О.Н. Генетический контроль ультра-сропелости местных образцов ячменя из Китая. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(3):91-96. DOI 10.30901/2227-8834-2017-3-91-96.
- [Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Genetic control of ultra-earliness in Chinese barley landraces. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2017;178(3):91-96. DOI 10.30901/2227-8834-2017-3-91-96. (in Russian)]
- Кирдогло Е.К., Полищук С.С., Червонис М.В. Методология и результаты селекции ячменя пищевого использования. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2013;171:240-253.
- [Kyrdoglo E.K., Polyshchuk S.S., Chervonis M.V. Methodology and results of breeding barley for food end-use. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2013;171:240-253. (in Russian)]
- Летяго Ю.А., Белкина Р.И. Разработка рецептов хлеба с добавлением муки из зерна ячменя и тритикале. *Вестн. КрасГАУ*. 2019;12:176-182. DOI 10.36718/1819-4036-2019-12-176-182.
- [Letyago Yu.A., Belkina R.I. The development of bread recipes with the addition of the flour from barley and triticale grain. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*. 2019;12:176-182. DOI 10.36718/1819-4036-2019-12-176-182. (in Russian)]
- Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н., Терентьева И.А., Ярош Н.П. Культурная флора СССР. Т. 2. Ч. 2. Ячмень. Л.: Агропромиздат, 1990.
- [Luk'yanova M.V., Trofimovskaya A.Ya., Gudkova G.N., Terent'eva I.A., Yarosh N.P. Flora of Cultivated Plants of the USSR. Vol. 2. Part 2. Barley. Leningrad: Agropromizdat Publ., 1990. (in Russian)]
- Малашкина М.С. Морфологические параметры, биохимические и технологические свойства голозерного ячменя для селекции в условиях Кемеровской области: Дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2008.
- [Malashkina M.S. Morphological parameters, biochemical and technological properties of naked barley for breeding in the Kemerovo region: Cand. Sci. (Agric.) Dissertation. St. Petersburg, 2008. (in Russian)]
- Мешкова Л.В., Сабаяева О.Б. Устойчивость ячменя к грибным заболеваниям в Омском Прииртышье. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:159-163.
- [Meshkova L.V., Sabaeva O.B. Resistance to fungous diseases in barley in the Irtysh river area of the Omsk region. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2009;165:159-163. (in Russian)]
- Омаров Д.С. Генетические ресурсы ячменя в Дагестане. В: Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала: Даг. фил. АН СССР, 1981;104-115.
- [Omarov D.S. Genetic resources of barley in Dagestan. In: Botanical and Genetic Resources of Dagestan Flora. Makhachkala: Dag. FAN SSSR Publ., 1981;104-115. (in Russian)]
- Орлов А.А. Ячмень. В: Культурная флора СССР. Т. 2. М.; Л.: Госсельхозиздат, 1936;97-332.
- [Orlov A.A. Barley. In: Flora of Cultivated Plants of the USSR. Vol. 2. Moscow-Leningrad: Gossel'khozizdat Publ., 1936;97-332. (in Russian)]

- Полонский В.И., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Липшин А.Г., Сумина А.В., Зюте С.А. Оценка образцов ячменя на содержание  $\beta$ -глобулинов в зерне и другие ценные признаки в условиях Восточной Сибири. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):48-58. DOI 10.30901/2227-8834-2021-1-48-58. [Polonskiy V.I., Surin N.A., Gerasimov S.A., Lipshin A.G., Sumina A.V., Zute S.A. Evaluation of barley genotypes for the content of  $\beta$ -glucans in grain and other valuable features in Eastern Siberia. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2021;182(1):48-58. DOI 10.30901/2227-8834-2021-1-48-58. (in Russian)]
- Поморцев А.А., Калабушкин Б.А., Бланк М.Л., Бахронов А. Изучение естественного отбора в искусственных гибридных популяциях ярового ячменя. *Генетика*. 1996;32(11):1536-1544. [Pomortsev A.A., Kalabushkin B.A., Blank M.L., Bakhrinov A. Investigation of natural selection in artificial hybrid populations of spring barley. *Russ. J. Genet.* 1996;32(11):1333-1341.]
- Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н. Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к мучнистой росе. *Экол. генетика*. 2020;18(1):59-78. DOI 10.17816/ecogen14530. [Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Anisimova I.N. Genetic diversity of cereal crops for powdery mildew resistance. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2020;18(1):59-78. DOI 10.17816/ecogen14530. (in Russian)]
- Розанова И.В., Хлесткина Е.К. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(4):348-355. DOI 10.18699/VJ20.627. [Rozanova I.V., Khlestkina E.K. NGS sequencing in barley breeding and genetic studies. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(4):348-355. DOI 10.18699/VJ20.627. (in Russian)]
- Сурин Н.А. Адаптивный потенциал сортов зерновых культур сибирской селекции и пути его совершенствования (пшеница, ячмень, овес). Новосибирск, 2011. [Surin N.A. Adaptive Potential of Varieties of Grain Crops Bred in Siberia and Ways of Improving it (Wheat, Barley, Oats). Novosibirsk, 2011. (in Russian)]
- Татаркина Н.И. Использование питательных веществ рационов ремонтным молодняком крупной белой породы свиней. *Вестн. Курган. ГСХА*. 2019;2:55-57. [Tatarkina N.I. Use of nutritional substances of rations by young repair large white breed of pigs. *Vestnik Kurganskoy GSKHA = Bulletin of the Kurgan State Agricultural Academy*. 2019;2:55-57. (in Russian)]
- Тетьяников Н.В., Боме Н.А. Источники ценных признаков для селекции голозерного ячменя. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):49-55. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-49-55. [Tetyannikov N.V., Bome N.A. Sources of characters useful for breeding in hullless barley. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2020;181(3):49-55. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-49-55. (in Russian)]
- Торопова Н.А., Суханова С.Ф. Использование голозерного ячменя при кормлении гусят-бройлеров. *Вестн. Курган. ГСХА*. 2013;1:36-39. [Toropova N.A., Sukhanova S.F. The use of hull-less barley for feeding geese broilers. *Vestnik Kurganskoy GSKHA = Bulletin of the Kurgan State Agricultural Academy*. 2013;1:36-39. (in Russian)]
- Трофимовская А.Я. Ячмень (эволюция, классификация, селекция). Л.: Колос, 1972. [Trofimovskaya A.Ya. Barley: Evolution, Classification, and Breeding. Leningrad: Kolos Publ., 1972. (in Russian)]
- Тяглый С.В. Устойчивость к полеганию голозерного ячменя. В: Современные принципы и методы селекции ячменя. Краснодар: ООО «Просвещение-Юг», 2007;162-164. [Tyaglyi S.V. Resistant to lodging in naked barley. In: Modern Approaches and Methods in Barley Breeding. Krasnodar: Prosveshchenie-Yug Publ., 2007;162-164. (in Russian)]
- Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):1044-1054. [Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):1044-1054. (in Russian)]
- Ходьков Л.Е. Голозерные и безостые ячмени. Л.: ЛГУ, 1985. [Khod'kov L.E. Naked and Awnless Barley. Leningrad, 1985. (in Russian)]
- Agarwal M., Shrivastava N., Padh H. Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences. *Plant Cell Rep.* 2008;27(4):617-631. DOI 10.1007/s00299-008-0507-z.
- Atanasova-Penichon V., Barreau C., Richard-Forget F. Antioxidant secondary metabolites in cereals: potential involvement in resistance to *Fusarium* and mycotoxin accumulation. *Front. Microbiol.* 2016;7:566. DOI 10.3389/fmicb.2016.00566.
- Badr A., Muller K., Schafer-Pregl R., El Rabey H., Effgen S., Ibrahim H.H., Pozzi C., Rohde W., Salamini F. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Biol. Evol.* 2000;17(4):499-510. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330.
- Bhatty R.S. Production of food malt from hull-less barley. *Cereal Chem.* 1996;73(1):75-80.
- Blake T., Blake V., Bowman J., Abdel-Haleem H. Barley feed uses and quality improvement. In: Ullrich S.E. (Ed.). Barley: Production, Improvement and Uses. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011;522-531.
- Bozbulut R., Sanlier N. Promising effects of  $\beta$ -glucans on glycaemic control in diabetes. *Trends Food Sci. Technol.* 2019;83(1):159-166. DOI 10.1016/j.tifs.2018.11.018.
- Buerstmayr H., Legzdina L., Steiner B., Lemmens M. Variation for resistance to *Fusarium* head blight in spring barley. *Euphytica*. 2004;137:279-290.
- Chen W., Turkington T.K., Levesque C.A., Bamforth J.M., Patrick S.K., Lewis C.T., Chapados J.T., Gaba D., Tittlemier S., Macleod A., Grafenhan T. Geography and agronomical practices drive diversification of the epiphytic mycoflora associated with barley and its malt end product in western Canada. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2016;226:43-55. DOI 10.1016/j.agee.2016.03.030.
- Chen X., Long H., Gao P., Deng G., Pan Z., Liang J., Tang Y., Tashi N., Yu M. Transcriptome assembly and analysis of Tibetan hullless barley (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum*) developing grains, with emphasis on quality properties. *PLoS One*. 2014;9(5):e98144. DOI 10.1371/journal.pone.0098144.
- Fernandes G.C., Sonawane K.S., Arya S.S. Cereal based functional beverages: a review. *J. Microbiol. Biotechnol. Food Sci.* 2018;19;8(3):914-919. DOI 10.15414/jmbfs.2018-19.8.3.914-919.
- Gasparis S., Kała M., Przyborowski M., Łyżnik L.A., Orczyk W., Nadolska-Orczyk A. A simple and efficient CRISPR/Cas9 platform for induction of single and multiple, heritable mutations in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Methods*. 2018;14:111. DOI 10.1186/s13007-018-0382-8.
- Gauthier L., Atanasova-Penichon V., Chéreau S., Richard-Forget F. Metabolomics to decipher the chemical defense of cereals against *Fusarium graminearum* and deoxynivalenol accumulation. *Int. J. Mol. Sci.* 2015;16(10):24839-24872. DOI 10.3390/ijms161024839.
- Ge X., Jing L., Zhao K., Su C., Zhang B., Zhang Q., Han L., Yu X., Li W. The phenolic compounds profile, quantitative analysis and antioxidant activity of four naked barley grains with different color. *Food Chem.* 2021;335:127655. DOI 10.1016/j.foodchem.2020.127655.
- Gerasimova S.V., Hertig C., Korotkova A.M., Kolosovskaya E.V., Otto I., Hiekel S., Kochetov A.V., Khlestkina E.K., Kumlehn J. Conversion of hulled into naked barley by Cas endonuclease-mediated

- knockout of the *NUD* gene. *BMC Plant Biol.* 2020;20(Suppl. 1): 255. DOI 10.1186/s12870-020-02454-9.
- Harlan J.R. The origin of barley. In: Barley: Botany, Culture, Winter Hardiness, Genetics, Utilization, Pests. Agricultural Handbook No. 338. Washington: Agricultural Research Service, U.S. Dept. of Agriculture, 1979;10-36.
- Helback H. Domestication of food plants in the old world. *Science.* 1959;153:365-372.
- Helback H. Commentary on the phylogenesis of *Triticum* and *Hordeum*. *Econ. Bot.* 1966;20:350-360.
- Hernandez J., Meints B., Hayes P. Introgression breeding in barley: Perspectives and case studies. *Front. Plant Sci.* 2020;11:761. DOI 10.3389/fpls.2020.00761.
- Hoar S.P., Brennan M., Wilson G.W., Cochrane P.M. Hull to caryopsis adhesion and grain skinning in malting barley: identification of key growth stages in the adhesion process. *J. Cereal Sci.* 2016;68:8-15. DOI 10.1016/j.jcs.2015.10.007.
- Huth M., Dongowski G., Gebhart E., Flamme W. Functional properties of dietary fibre enriched exudates from barley. *J. Cereal Sci.* 2002;32:115-117.
- Inglelew W.M., Jones A.M., Bhatti R.S., Rosnagel B.G. Fuel alcohol production from hull-less barley. *Cereal Chem.* 1995;72(2): 147-150.
- Jaganathan D., Bohra A., Thudi M., Varshney R.K. Fine mapping and gene cloning in the post-NGS era: advances and prospects. *Theor. Appl. Genet.* 2020;133(5):1791-1810. DOI 10.1007/s00122-020-03560-w.
- Kikuchi S., Taketa S., Ichii M., Kawasaki S. Efficient fine mapping of naked caryopsis gene (*nud*) by HEGS (High Efficiency Genome Scanning)/AFLP in barley. *Theor. Appl. Genet.* 2003;108(1):73-78. DOI 10.1007/s00122-003-1413-y.
- Kusch S., Panstruga R. *mlo*-based resistance: An apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew disease. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2017;30(3):179-189. DOI 10.1094/MPMI-12-16-0255-CR.
- Loskutov I.G., Khlestkina E.K. Wheat, barley, and oat breeding for health benefit components in grain. *Plants.* 2021;10(1):86. DOI 10.3390/plants10010086.
- Madakemohekar A.H., Talekar N.S., Kamboj A.D., Thakur G. Scope of hulless barley (*Hordeum vulgare* L.) as a nutritious and medicinal food: a review. *Acta Sci. Agric.* 2018;2(12):11-13.
- Martin C., Schöneberg T., Vogelgsang S., Morisoli R., Bertossa M., Mauch-Mani B., Mascher F. Resistance against *Fusarium graminearum* and the relationship to  $\beta$ -glucan content in barley grains. *Eur. J. Plant Pathol.* 2018;152:621-634. DOI 10.1007/s10658-018-1506-8.
- Martin C., Schöneberg T., Vogelgsang S., Vincenti J., Bertossa M., Mauch-Mani B., Mascher F. Factors of wheat grain resistance to fusarium head blight. *Phytopathol. Mediterr.* 2017;56:154-166. DOI 10.14601/Phytopathol.
- Martínez-Subirà M., Romero M.P., Puig E., Macià A., Romagosa I., Moralejo M. Purple, high  $\beta$ -glucan, hulless barley as valuable ingredient for functional food. *LWT Food Sci. Technol.* 2020;131(9): 109582. DOI 10.1016/j.lwt.2020.109582.
- Meints B., Vallejos C., Hayes P. Multi-use naked barley: A new frontier. *J. Cereal Sci.* 2021;102:103370. DOI 10.1016/j.jcs.2021.103370.
- Moreau R.A., Flores R.A., Hicks K.B. Composition of functional lipids in hulled and hulless barley in fractions obtained by scarification and in barley oil. *Cereal Chem.* 2007;84(1):1-5.
- Moza J., Gujral H.S. Starch digestibility and bioactivity of high altitude hulless barley. *Food Chem.* 2016;194:561-568. DOI 10.1016/j.foodchem.2015.07.149.
- Nevo E. Origin, evolution, population genetics and resources for breeding of wild barley, *Hordeum spontaneum*, in the Fertile Crescent. In: Barley: Biochemistry, Molecular Biology and Biotechnology. Wallingford: C.A.B. International, 1992;19-43.
- Polisenska I., Jirsa O., Vaculova K., Pospichalova M., Wawroszova S., Frydrych J. *Fusarium* mycotoxins in two hulless oat and barley cultivars used for food purposes. *Foods.* 2020;9(8):1037. DOI 10.3390/foods9081037.
- Shakib M.-C.R., Gabriel S.G.N. Post-prandial responses to different bread products based on wheat, barley and fenugreek or ginger or both in healthy volunteers and their effect on the glycemic index of such products. *J. Am. Sci.* 2010;6(10):89-96.
- Shen Y., Zhang H., Cheng L., Wang L., Qian H., Qi X. *In vitro* and *in vivo* antioxidant activity of polyphenols extracted from black highland barley. *Food Chem.* 2016;194(1):1003-1012. DOI 10.1016/j.foodchem.2015.08.083.
- Siranidou E., Kang Z., Buchenauer H. Studies on symptom development, phenolic compounds and morphological defence responses in wheat cultivars differing in resistance to fusarium head blight. *J. Phytopathol.* 2002;150:200-208.
- Taketa S., Amano S., Tsujino Y., Sato T., Saisho D., Kakeda K., Nomura M., Suzuki T., Matsumoto T., Sato K., Kanamori H., Kawasaki S., Takeda K. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2008;105:4062-4067. DOI 10.1073/pnas.0711034105.
- Taketa S., Kikuchi S., Awayama T., Yamamoto S., Ichii M., Kawasaki S. Monophyletic origin of naked barley inferred from molecular analyses of a marker closely linked to the naked caryopsis gene (*nud*). *Theor. Appl. Genet.* 2004;108:1236-1242. DOI 10.1007/s00122-003-1560-1.
- Teimouri H., Zarghi H., Golian A. Evaluation of Hull-Less Barley with or without enzyme cocktail in the finisher diets of broiler chickens. *J. Agric. Sci. Technol.* 2018;20:469-483.
- Warzecha T., Adamski T., Kaczmarek Z., Surma M., Goliński P., Perkowski J., Chełkowski J., Wiśniewska H., Krystkowiak K., Kuczyńska A. Susceptibility of hulled and hulless barley doubled haploids to *Fusarium culmorum* head blight. *Cereal Res. Commun.* 2010;38(2):220-232. DOI 10.1556/CRC.38.2010.2.8.
- Wirkijowska A., Rzedzicki Z., Kasprzak M., Błaszczak W. Distribution of (1-3)(1-4)- $\beta$ -d-glucans in kernels of selected cultivars of naked and hulled barley. *J. Cereal Sci.* 2012;56(2):496-503. DOI 10.1016/j.jcs.2012.05.002.
- Xifeng R., Eviatar N., Dongfa S., Genlou S. Tibet as a potential domestication center of cultivated barley of China. *PLoS One.* 2013;8(5): e62700. DOI 10.1371/journal.pone.0062700.
- Yu S., Long H., Deng G., Pan Z., Liang J., Zeng X., Tang Y., Tashi Y., Yu M. A single nucleotide polymorphism of *nud* converts the caryopsis type of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Mol. Biol. Rep.* 2016;34:242-248. DOI 10.1007/s11105-015-0911-9.
- Zeng X., Guo Y., Xu Q., Mascher M., Guo G., Li S., Mao L., Liu Q., Xia Z., Zhou J., Yuan H., Tai S., Wang Y., Wei Z., Song L., Zha S., Li S., Tang Y., Bai L., Zhuang Z., He W., Zhao S., Fang X., Gao Q., Yin Y., Wang J., Yang H., Zhang J., Henry R.J., Stein N., Tashi N. Origin and evolution of qingke barley in Tibet. *Nat. Commun.* 2018; 9:5433. DOI 10.1038/s41467-018-07920-5.

#### ORCID ID

K.A. Lukina orcid.org/0000-0001-5477-8684  
O.N. Kovaleva orcid.org/0000-0002-3990-6526  
I.G. Loskutov orcid.org/0000-0002-9250-7225

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки России «Национальная сетевая коллекция генетических ресурсов растений для эффективного научно-технологического развития РФ в сфере генетических технологий» по соглашению № 075-15-2021-1050 от 28.09.2021.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 03.03.2022. После доработки 18.05.2022. Принята к публикации 20.05.2022.