



Новые интрогрессивные линии ярового ячменя, созданные на основе межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* L. с *H. bulbosum* L.

Г. И. Пендинен¹, В. Е. Чернов^{2,3}, К. А. Жаринов^{4,5}

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)

² Военно-медицинская академия имени С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

³ Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия

⁴ Санкт-Петербургский Государственный технологический институт (Технический университет), Санкт-Петербург, Россия

⁵ ГК Люмэкс, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Галина Ивановна Пендинен, pendinen@mail.ru

Актуальность. Привлечение чужеродного генетического материала ячменя луковичного *Hordeum bulbosum* L. для расширения разнообразия ячменя культурного *Hordeum vulgare* L. является важной задачей. Одним из путей использования генетического потенциала ячменя луковичного служит межвидовая гибридизация и получение на основе гибридов фертильных интрогрессивных линий *H. vulgare*. Целью исследования было создание и изучение интрогрессивных линий (ИЛ) культурного ячменя, полученных на основе межвидовых гибридов с ячменем луковичным. **Материал.** Отбор ИЛ *Hordeum vulgare* с чужеродными интрогрессиями проводили в поколениях от самоопыления растений ячменя, полученных в результате опыления культурного ячменя частично фертильной пылью межвидовых гибридов: триплоидного *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) и тетраплоидного *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv). Изучали созданные в процессе работы 21 ИЛ с терминальными интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного в различных плечах хромосом: 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 1HL+3HS, 6HS. **Методы.** Для выявления и идентификации интрогрессий и анализа их сохранения при полевой репродукции использовали метод флюоресцентной ДНК-ДНК гибридизации *in situ* (FISH, GISH). Растения линий выращивали в полевых условиях без изоляции колоса. У ИЛ определяли показатели фертильности и продуктивности: число зерен в колосе, озерненность колоса в %, массу зерна с колоса и массу 1000 зерен. Показатели качества зерна: содержание белка и сырой клетчатки определяли в процентах от общей сухой массы зерна неразрушающим методом спектроскопии в ближней инфракрасной области (БИК). **Результаты.** На основе межвидовых гибридов создана 21 ИЛ культурного ячменя с терминальными интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного в хромосомах 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 6HS, 1HL+3HS. Для всех ИЛ, как и для родительского сорта, характерно закрытое цветение, они сохраняют интрогрессии в потомстве при культивировании в поле без изоляции. Большинство ИЛ по показателям фертильности и продуктивности соответствуют культурному ячменю. Среди ИЛ с терминальной интрогрессией в длинном плече хромосомы 2HL выявлены формы с различной фертильностью. Озерненность колоса у этих форм связана с размером чужеродной интрогрессии. ИЛ 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 и 2.1.1.3.1.4 с размером чужеродного фрагмента, визуально схожим с исходным, характеризуются низкой озерненностью колоса (менее 22%). Уменьшение размера терминальной интрогрессии приводит к восстановлению фертильности. Анализ качества зерна 18 ИЛ культурного ячменя показал, что для линий 1.4.1.1 с интрогрессией в хромосоме 3HS, а также 1.3.1 и 1.4.2.1 с двумя интрогрессиями 1HL+3HS отмечена тенденция повышения содержания белка в зерне по сравнению с исходным сортом 'Roland'. **Выводы.** Создана 21 ИЛ ячменя с терминальными интрогрессиями в различных хромосомах: 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 6HS, 1HL+3HS. Из них 18 представляют собой высокофертильные формы ячменя, для которых характерно закрытое цветение и самоопыление, что обеспечивает сохранение интрогрессированных чужеродных фрагментов хромосом в последующих поколениях. Для ИЛ с интрогрессией в хромосоме 2HL выявлена зависимость фертильности от размера терминального чужеродного фрагмента. У ИЛ, несущих фрагмент генетического материала *H. bulbosum* в терминальном участке короткого плеча хромосомы 3H, выявлено более высокое содержание белка в зерне по сравнению с исходным сортом 'Roland'.

Ключевые слова: ячмень, *Hordeum vulgare*, *Hordeum bulbosum*, межвидовая гибридизация, чужеродная интрогрессия, интрогрессивная линия, геномная *in situ* гибридизация

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Для цитирования: Пендинен Г.И., Чернов В.Е., Жаринов К.А. Новые интрогрессивные линии ярового ячменя, созданные на основе межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* L. с *H. bulbosum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2025;8(4): DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-03

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

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o3

New introgressive lines of spring barley, which were obtained on the basis of interspecific hybrids between *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L.

Galina I. Pendinen¹, Vladimir E. Chernov^{2,3}, Konstantin A. Zharinov^{4,5}¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Russia² S.M. Kirov Military Medical Academy, St. Petersburg, Russia³ Agrophysical Research Institute, St. Petersburg, Russia⁴ Saint-Petersburg State Institute of Technology, St. Petersburg, Russia⁵ Lumex, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Galina I. Pendinen, pendinen@mail.ru

Background. Involving alien genetic material of *Hordeum bulbosum* in the genome for the expansion of the genetic diversity of cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) is an important task because this species is characterized by a number of valuable traits. One of the ways of using the genetic potential of bulbous barley is the interspecific hybridization and the production of fertile introgression lines of *H. vulgare* on the basis of interspecific hybrids. The purpose of the study was to synthesize and study introgression lines (IL) of cultivated barley developed using interspecific hybrids with bulbous barley. **Materials.** *H. vulgare* ILs with alien introgressions were selected in generations from self-pollination of barley plants obtained by pollination of cultivated barley with partially fertile pollen of interspecific hybrids *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) and *H. bulbosum* I:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv). The study involved a total of 21 developed ILs with terminal introgression of bulbous barley genetic material in different chromosome arms, namely 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 1HL+3HS, 6HS. **Methods.** DNA-DNA *in situ* hybridization (FISH, GISH) was employed to detect and identify introgressions and analyze their retention during field reproduction. Plants of the lines were grown in the field without isolation of spikes. Characteristics of fertility and productivity of ILs (number of grains per spike, spike grain content (%), grain weight per spike, and 1000-kernel weight) were determined. Grain quality parameters, i.e. protein and crude fiber content, were determined as a percentage of the total dry weight of the grain using a non-destructive method of near-infrared (NIR) spectroscopy. **Results.** Based on interspecific hybrids, 21 cultivated barley ILs were created with terminal introgression of bulbous barley genetic material in chromosomes 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 6HS, and 1HL+3HS. All lines, like the parent cultivar, are characterized by closed flowering, and the lines retain their introgression in their progeny when grown in the field without isolation. Most of the ILs match cultivated barley in fertility and productivity. Among the ILs with terminal introgression on the long arm of chromosome 2HL, forms with varying fertility were identified. Spike grain content in these forms is associated with the size of the foreign introgression: ILs 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 and 2.1.1.3.1.4 with an introgression of a size visually similar to the original, are characterized by low spike grain content (less than 22%). A decrease in the size of the terminal introgression leads to the restoration of fertility. Analysis of the grain quality of 18 cultivated barley lines showed a tendency towards an increase in the protein content in the grain of line 1.4.1.1 with an introgression on chromosome 3HS, as well as of lines 1.3.1 and 1.4.2.1 with two introgressions 1HL+3HS, compared to the original cultivar 'Roland'. **Conclusions.** Twenty-one barley introgression lines with terminal introgressions on various chromosomes (1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 6HS, and 1HL+3HS) were developed. Of these, 18 are highly fertile forms of barley, characterized by closed flowering and self-pollination, which ensures the retention of the introgressed foreign chromosome fragments in subsequent generations. For the ILs with an introgression on chromosome 2HL, a dependence of fertility on the size of the foreign terminal fragment was revealed. The ILs carrying a fragment of *H. bulbosum* genetic material in the terminal region of the short arm of chromosome 3H were found to have a higher grain protein content compared to the original cultivar 'Roland'.

Keywords: barley, *Hordeum vulgare*, *Hordeum bulbosum*, interspecific hybridization, alien introgression, introgressive line, genomic *in situ* hybridization

Acknowledgements: The work was carried out within the framework of the State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, topic No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and grain crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

For citation: Pendinen G.I., Chernov V.E., Zharinov K.A. New introgressive lines of spring barley, which were obtained on the basis of interspecific hybrids between *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2025;8(4):. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o3

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

Введение

Отдаленная гибридизация является одним из важных источников расширения разнообразия видов культурных растений. Один из путей привлечения генетического потенциала дикорастущих сородичей для расширения генетического разнообразия различных культурных видов – создание на основе межвидовых гибридов интрогрессивных линий с рекомбинантными хромосомами, несущими фрагменты чужеродной ДНК (Wang et al., 1999; Nagy et al., 2002; Johnston et al., 2009; Scholz et al., 2009; Molnar-Lang, Linc, 2015; Ivanizs et al., 2018; Pendinen et al., 2018; Gavrilenko et al., 2022).

Дикорастущие виды рода *Hordeum* в зависимости от возможности использования в селекции культурного ячменя относят к первичному, вторичному и третичному генному пулу (Bothmer et al., 1992). Первичный генный пул включает все многообразие *H. vulgare*: селекционные и местные сорта, дикорастущие подвиды, такие как *H. vulgare* ssp. *spontaneum*, которые свободно скрещиваются с культурным ячменем, дают плодовитое потомство. К вторичному генетическому пулу относят ячмень луковичный *H. bulbosum*. Третичный генный пул составляют все остальные виды, в настоящее время генофонд этих видов не использован для расширения генетического разнообразия *H. vulgare* из-за репродуктивных барьеров и межвидовой несовместимости на разных стадиях развития гибридов (Bothmer et al., 1992). *H. bulbosum* L. – единственный дикорастущий представитель рода, успешно используемый в интрогрессивной гибридизации ячменя культурного *H. vulgare* L. (Szigat, Pohler, 1982; Pickering, 1988; Zhang et al., 2001; Scholz et al., 2009; Pendinen et al., 2018). Это многолетний вид, среди образцов которого встречаются диплоидные и тетраплоидные формы (Bothmer et al., 1991). Для *H. bulbosum* характерно перекрестное опыление и самонесовместимость, поэтому отобранные для работы растения обычно поддерживают в коллекции в виде клонов. Как и культурный ячмень, ячмень луковичный относится к секции *Hordeum* рода *Hordeum*. Для геномов этих двух видов характерна высокая степень коллинеарности всех групп сцепления (Wendler et al., 2017).

Генофонд *H. bulbosum* L. является источником для расширения генетического разнообразия ячменя культурного при межвидовой гибридизации. Образцы этого вида характеризуются рядом ценных признаков, таких как устойчивость к мучнистой росе, стеблевой и листовой ржавчине, септориозной крапчатой пятнистости листьев, вирусам мозаики ячменя BaMMV, BaYMV и желтой карликовости ячменя BYDV; показана возможность их переноса в геном культурного ячменя (Jones, Pickering, 1978; Michel, 1996; Ruge et al., 2003; Toubia-Rahme et al., 2003; Ruge-Wehling et al., 2006; Scholz et al., 2009; Hoseinzadeh et al., 2020; Pidon et al., 2021; Yu et al., 2018; 2022). Кроме того, интрогрессия генетического материала ячменя луковичного может влиять и на другие хозяйственно цен-

ные признаки. Так, у линии ячменя, созданной на основе сорта 'Igrí' с терминальной интрогрессией генетического материала ячменя луковичного в хромосоме 2HS, отмечено более высокое содержания белка в зерне по сравнению с исходным сортом (Pendinen et al., 2018). Созданы серии интрогрессивных линий культурного ячменя, несущих фрагменты генетического материала ячменя луковичного в различных хромосомах (Pickering, 1988; Johnston, Pickering, 2002; Johnston et al., 2009; Pickering et al. 1994; Zhang et al., 2001; Scholz et al., 2009; Pendinen et al., 2018).

В основе интрогрессии генетического материала *H. bulbosum* в геном культурного ячменя лежит гомеологичная рекомбинация в мейозе у гибридов (Zhang et al., 1999; Pickering et al., 2004; 2006; Scholz, Pendinen, 2017; Pendinen, Scholz, 2020). Быстрое получение рекомбинантных форм культурного ячменя на основе межвидовых гибридов с ячменем луковичным связано с особенностями взаимодействия геномов этих видов в гибридном геноме, приводящее к элиминации хромосом *H. bulbosum*. При скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* в потомстве могут наблюдаться межвидовые гибриды, или гаплоиды культурного ячменя (Lange, 1971a; 1971b; Kasha, Kao, 1970). При соотношении геномов 1Hv : 1Hb в гибридном зародыше результат скрещивания в значительной степени зависит от генотипов используемых родительских форм (Ho, Kasha, 1975; Fukuyama, Hosoya, 1983; Thomas, Pickering, 1983; Devaux, 2003; Pendinen et al., 2024). В ряде комбинаций скрещиваний при соотношении плоидности родительских видов 1Hv : 1Hb с использованием сортов ячменя 'Emir' (2x) в комбинации с *H. bulbosum* (2x) (Zhang et al., 1999; Pickering et al., 2004; 2006) и 'Borwina' (4x) в комбинации с *H. bulbosum* (4x) (Szigat, Pohler, 1982; Scholz, Pendinen, 2017) получены цитогенетически стабильные гибриды. При скрещивании диплоидных форм *H. vulgare* с тетраплоидными образцами *H. bulbosum* (4x) результатом являются стабильные по хромосомному составу триплоидные гибриды (H^aH^bH^b) (Lange, 1971a; Pickering, 1988; 1991). При возвратных скрещиваниях гибридов с ячменем культурным соотношение числа геномов в зародышах оказывается смещенным в сторону увеличения дозы генома ячменя культурного, в результате этого в эмбриогенезе происходит элиминация хромосом дикорастущего ячменя. В поколении BC₁ наблюдаются только растения *H. vulgare*, среди которых могут быть выявлены формы с рекомбинантными хромосомами, несущими генетический материал ячменя луковичного. Далее в поколениях от самоопыления таких форм отбирают линии культурного ячменя с чужеродным генетическим материалом в обоих гомологах.

Создаваемые интрогрессивные линии должны представлять собой жизнеспособные формы культурного ячменя с высокой фертильностью. Кроме того, необходимо, чтобы эти линии были самоопылителями, что позволило бы сохранить чужеродные интрогрессии при воспроизведении в полевых условиях.

С использованием триплоидного гибрида

H. vulgare 'Igri' (2x) × *H. bulbosum* (4x) нами уже создана серия озимых линий, имеющих фенотип *H. vulgare* и характеризующихся высокой озерненностью колоса (Scholz et al., 2009; Pendinen et al, 2018). Однако важной задачей является расширение разнообразия интрогрессивных форм с привлечением различных клонов ячменя луковичного и сортов ячменя культурного.

Цель нашего исследования – создание яровых интрогрессивных линий (ИЛ) культурного ячменя *H. vulgare* на основе двух межвидовых гибридов: триплоидного *H. vulgare* 'Roland' × *H. bulbosum* W851 (H^vH^bH^b) и тетраплоидного – *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (H^bH^bH^vH^v); характеристика их фертильности и продуктивности, а также анализ сохранения чужеродного генетического материала в геноме линий при их воспроизведении в полевых условиях.

Материалы и методы

Отбор ИЛ ячменя *Hordeum vulgare* L. проводили на основе двух межвидовых гибридов: *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (H^vH^bH^b) и *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (H^bH^bH^vH^v). Культурный ячмень сорта 'Roland' опыляли частично фертильной пылью гибридов. В потомстве от этого скрещивания с использованием метода геномной *in situ* гибридизации (GISH) были отобраны три растения *H. vulgare* с интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного (Pendinen, 2021). В последующих поколениях от самоопыления этих растений BC₁ отбирали формы с терминальными интрогрессиями в обоих гомологах.

На рисунке 1 представлена схема получения интрогрессивных линий на основе триплоидного гибрида *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (H^vH^bH^b).

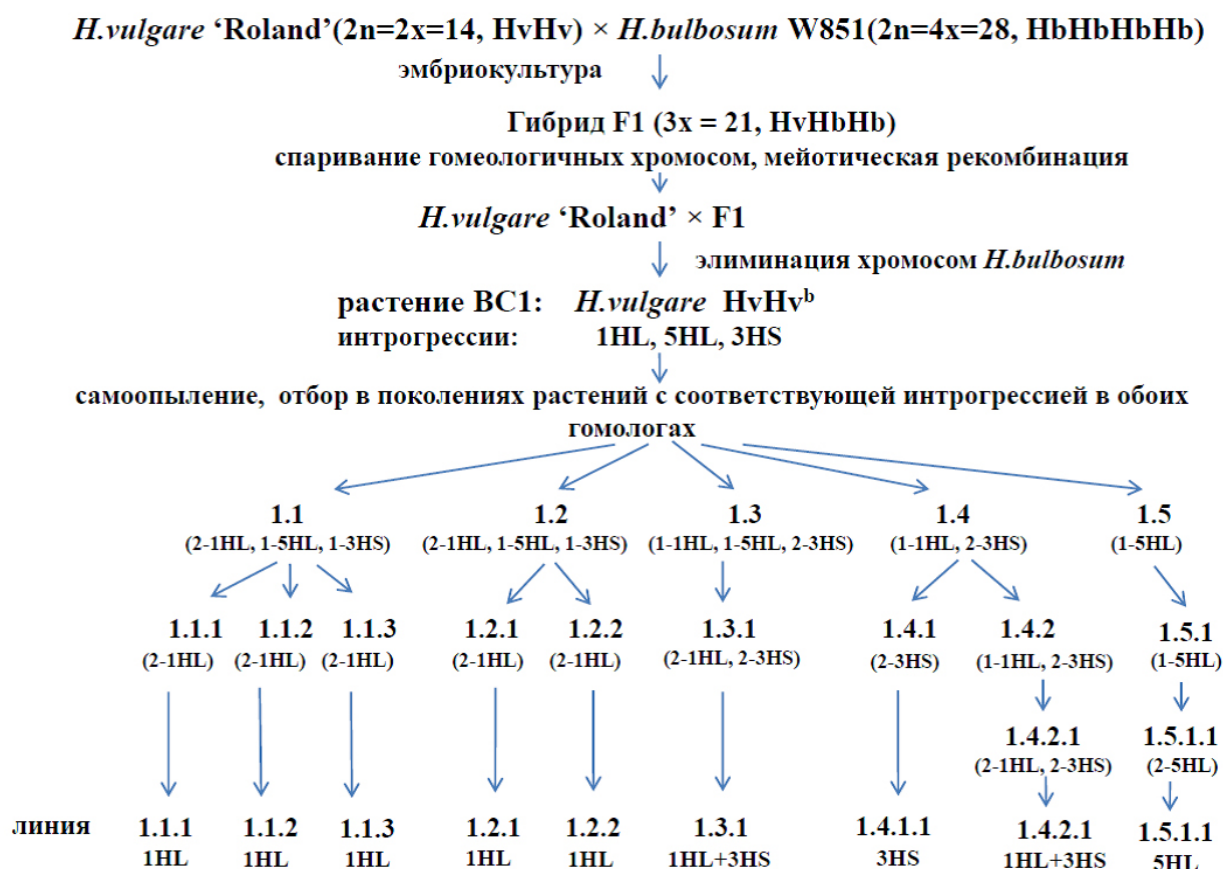


Рис. 1. Схема создания интрогрессивных линий *Hordeum vulgare* на основе гибрида *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (H^vH^bH^b)

Fig. 1. Scheme for creating *Hordeum vulgare* introgression lines using the hybrid *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (H^vH^bH^b)

На рисунке 2 представлена схема получения интрогрессивных линий на основе тетраплоидного гибри-

да *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv).

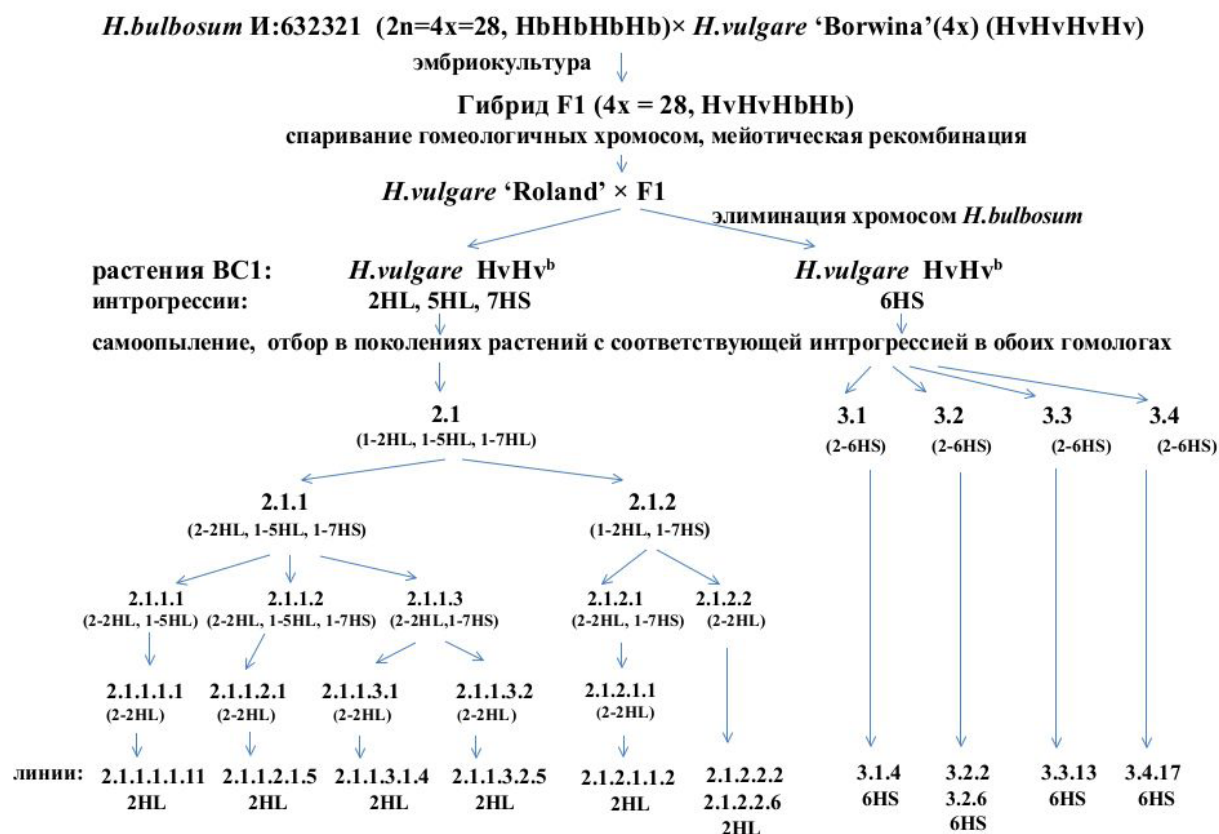


Рис. 2. Схема создания интрогрессивных линий *H. vulgare* на основе гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv)

Fig. 2. Scheme for creating *Hordeum vulgare* introgression lines using the hybrid *H. bulbosum* I:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv)

Линии с терминальными интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного в различных хромосомах созданы на основе триплоидного гибрида *H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) (1HL – шесть линий, 3HS – одна линия, 1HL+3HS – две линии, 5HL – одна линия) и тетраплоидного гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv) (2HL – шесть линий, 6HS – пять линий). Всего было отобрано 21 ИЛ.

Отбор линий с интрогрессией чужеродного генетического материала в обоих гомологах и анализ сохранения интрогрессий при репродукции линий без изоляции проводили с использованием флюоресцентной *in situ* гибридизации (FISH, GISH). После репродукции в полевых условиях без изоляции колоса случайно отбирали по пять зерен каждой линии и у полученных из них проростков проверяли наличие соответствующей пары рекомбинант-

ных хромосом.

Флюоресцентная *in situ* гибридизация (FISH, GISH). Для цитогенетического анализа корешки проростков помещали в воду со льдом (0°C) на сутки, затем в фиксатор 3:1 (96% этиловый спирт : ледяная уксусная кислота), зафиксированный материал хранили в морозильнике (-20°C) до его использования. Подготовку препаратов, мечение ДНК, флюоресцентную *in situ* гибридизацию проводили по ранее описанной методике (Scholz et al., 2009; Scholz, Pendinen, 2017). Геномную ДНК *H. bulbosum* и плазмидную ДНК, несущую 18S/25S рДНК (зонд Ver17) (Yakura, Tanifuji, 1983) метили посредством nick – трансляции с использованием Digoxigenin- (DIG) или Biotin- (BIO) Nick Translation Labeling Kit (Jena Bioscience, Германия), последовательность 5S рДНК метили путём полимеразной цепной реакции (ПЦР) по матрице ДНК *H. vulgare* 'Igri'

с использованием праймеров согласно Gottlob-McHugh с соавторами (Gottlob-McHugh et al., 1990). Для выявления и идентификации интрогрессий использовали флюоресцентную *in situ* гибридизацию с дифференциально мечеными геномной ДНК *H. bulbosum* (DIG) и ДНК хромосомоспецифичных маркеров культурного ячменя: 5S рДНК (BIO) – сайты гибридизации локализованы в 2HL, 3HL, 4HS, 7SH и 18S/25S рДНК (BIO) – в 1HS, 5HS, 6HS (Scholz et al., 2009; Scholz, Pendinen, 2017). Для анализа препаратов, создания и обработки изображений использовали эпифлюоресцентный микроскоп AxioImager M2 с камерой AxioCamMRm и программным обеспечением AxioVision Rel 4.8 для получения, обработки и анализа изображений и управления моторизованными частями микроскопа (Carl Zeiss microscopy GmbH, Germany). Для корректировки яркости и контраста изображений использовали программу Adobe Photoshop 6.0.

Анализ фертильности и продуктивности. Для оценки озерненности линий учитывали процент завязавшихся зерновок от числа цветков в главном колосе не менее чем у десяти растений на образец. Озерненность определяли как средний процент завязываемости в изученной выборке. Для этих же колосьев определяли среднюю массу зерна с колоса. Для изучаемых линий определяли массу 1000 зерен. Для определения массы использовали весы L610D Sartorius (Sartorius AG, Germany).

Анализ количества белка и сырой клетчатки в зерне. Содержание белка и сырой клетчатки в процентах от общей сухой массы зерна определяли методом спектроскопии в ближней инфракрасной области (БИК), используя БИК анализатор ИнфраЛИУМ ФТ-12 (ГК Люмэкс, Россия). Пробу цельного неразрушенного зерна объемом 45-50 мл помещали в кювету анализатора. Анализатор регистрировал спектр пропускания образца с последующим автоматическим вычислением значений искомых показателей, используя ранее созданные градуировочные модели. Градуировочная модель – это многомерная зави-

симость, связывающая спектральные данные образцов конкретного типа зерна с их референтными значениями содержания искомого показателя. Референтные значения содержания белка и сырой клетчатки в ячмене определяли по ГОСТ 10846 и ГОСТ 31675 соответственно.

Результаты и обсуждение

Отбор линий и подтверждение наличия интрогрессий после воспроизведения линий в полевых условиях. В потомстве растения BC₁ триплоидного гибрида *Hordeum vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) с тремя выявленными рекомбинантными хромосомами (Pendinen, 2021) отобраны линии двурядного ячменя *H. vulgare* с терминальными интрогрессиями в обоих гомологах хромосом 1HL (пять линий), 3HS (одна линия), 1HL+3HS (две линии), 5HL (одна линия).

Линии с терминальной интрогрессией генетического материала ячменя луковичного в длинном плече хромосомы 1H (рис. 3b) отобраны в потомстве двух растений от самоопыления исходного BC₁: 1.1 и 1.2, которые имели четыре рекомбинантные хромосомы, две из них с интрогрессией в обоих гомологах 1HL (рис. 3a).

Интрогрессивная линия ИЛ 1.4.1.1 с парой рекомбинантных хромосом 3HS (рис. 4e), ИЛ 1.4.2.1 (рис. 4c) с двумя парами 1HL+3HS отобраны в потомстве двух растений из семьи 1.4: 1.4.1 (рис. 4a) и 1.4.2 (рис. 4b), а линия 1.3.1 с двумя парами 1HL+3HS – в потомстве растения 1.3 от самоопыления BC₁.

У отобранных линий 1HL, 3HS и 1HL+3HS терминальные интрогрессии чужеродного генетического материала небольшие, но хорошо различимы при GISH анализе (см. рис. 3b; рис. 3c; рис. 4c, e; рис. 4d, f). При создании линий с рекомбинантными хромосомами во всех поколениях наблюдали нормальную жизнеспособность и фертильность растений.

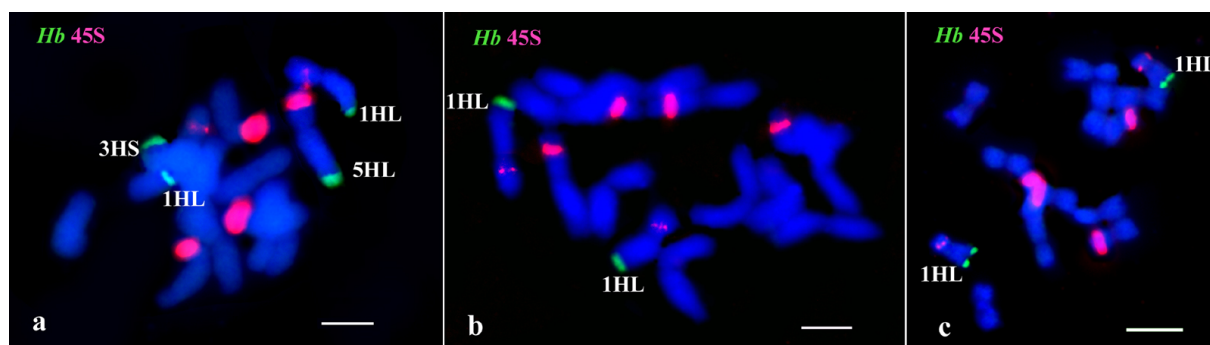


Рис. 3. Идентификация генетического материала *H. bulbosum* при отборе и репродукции ИЛ с рекомбинантной хромосомой 1HL *H. vulgare* в полевых условиях

a – растение 1.1; b – ИЛ 1.1.3; c – ИЛ 1.1.3 после трех полевых репродукций

Fig. 3. Identification of *H. bulbosum* genetic material during selection and reproduction of the IL with the recombinant 1HL chromosome of *H. vulgare* in the field

a – plant 1.1; b – IL 1.1.3; c – IL 1.1.3 after three reproductions in the field

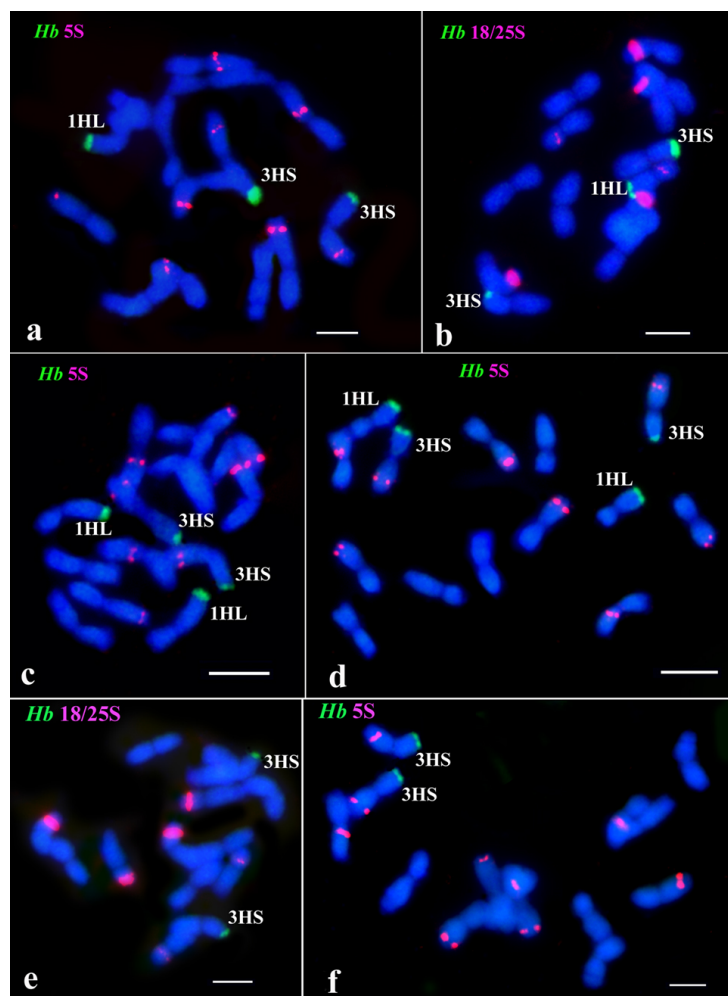


Рис. 4. Идентификация генетического материала *Hordeum bulbosum* при отборе и репродукции в полевых условиях ИЛ с рекомбинантной хромосомой 3HS и двумя рекомбинантными хромосомами (3HS+1HL) *H. vulgare*

a – растение 1.4.1; b – растение 1.4.2; c – ИЛ 1.4.2.1 (3HS+1HL); d – ИЛ 1.4.2.1 после двукратной полевой репродукции; e – ИЛ 1.4.1.1 (3HS); f – ИЛ 1.4.1.1 после трехкратной полевой репродукции

Fig. 4. Identification of *H. bulbosum* genetic material during selection and reproduction in the field of ILs with the recombinant chromosome 3HS and two recombinant chromosomes (3HS+1HL) of *H. vulgare*

a – plant 1.4.1; b – plant 1.4.2; c – IL 1.4.2.1 (3HS+1HL); d – IL 1.4.2.1 after two reproductions in the field; e – IL 1.4.1.1 (3HS); f – IL 1.4.1.1 after three reproductions in the field

Исходный размер чужеродной интрогрессии в хромосоме 5HL (рис. 5a) визуальнo значительно больше, чем в 1HL и 3HS. Как было установлено ранее, растения с этой интрогрессией в обоих гомологах погибают на стадии проростков (Pendinen, 2021). В потомстве растения 1.5.1 с интрогрессией исходного размера (рис. 5b) отобрана жизнеспособная линия с парой рекомбинантных хромосом 5HL с терминальной интрогрессией значительно меньшего размера, чем исходная (рис. 5c), которая не теряется при репродукции линии в полевых условиях без изоляции колоса (рис. 5d).

Интрогрессивные линии с терминальной интрогрессией в 2HL отобраны в потомстве растений с интрогрессиями различного размера в двух гомологах этой хромосомы (рис. 6a, b). У трех линий с рекомбинантной хромосомой 2HL: 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 и 2.1.1.3.1.4 (рис. 6e, f) размер чужеродного фрагмента визуальнo сходен с исходным и значительно длиннее, чем у линий 2.1.2.1.1.2, 2.1.1.1.1.11, 2.1.1.3.2.5 и 2.1.1.2.1.5. (рис. 6c, d).

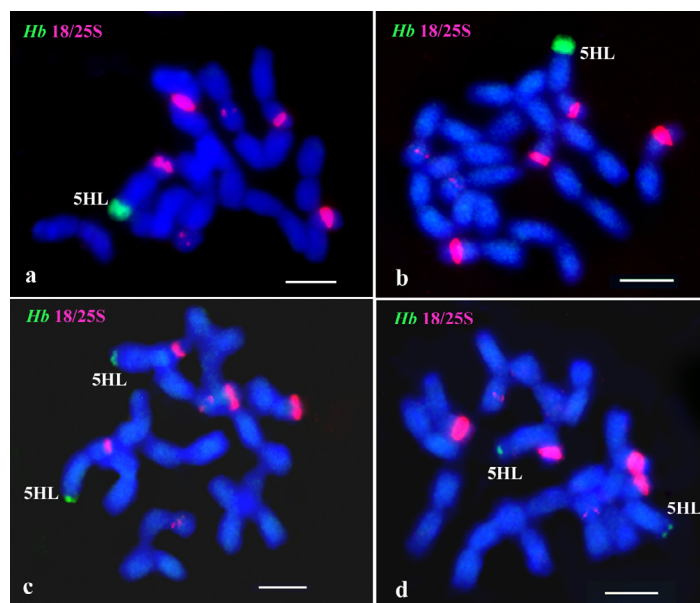


Рис. 5. Идентификация генетического материала *H. bulbosum* при отборе и репродукции в полевых условиях ИЛ с рекомбинантной хромосомой 5HL

a – растение 1.5; b – растение 1.5.1; c – ИЛ 1.5.1.1; d – ИЛ 1.5.1.1 после двукратной полевой репродукции

Fig. 5. Identification of *H. bulbosum* genetic material during selection and field reproduction of the IL with the recombinant chromosome 5HL

a – plant 1.5; b – plant 1.5.1; c – IL 1.5.1.1; d – IL 1.5.1.1 after two reproductions in the field

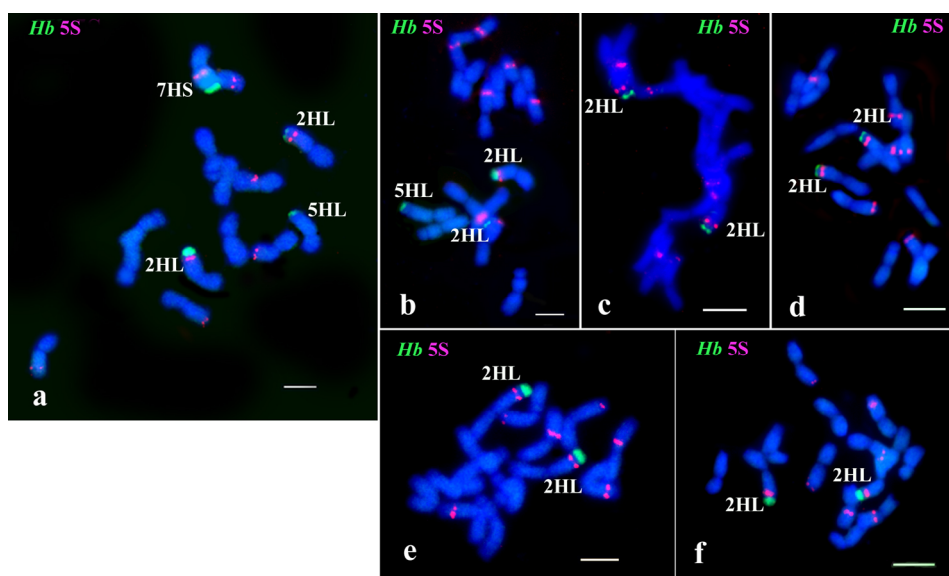


Рис. 6. Идентификация генетического материала *H. bulbosum* при отборе и репродукции в полевых условиях ИЛ с рекомбинантной хромосомой 2HL

a – растение 2.1.1; b – растение 2.1.1.1; c – ИЛ 2.1.1.1.1.11; d – ИЛ 2.1.1.1.1.11 после полевой репродукции;
e – ИЛ 2.1.1.3.1.4; f – ИЛ 2.1.1.3.1.4 после полевой репродукции;

Fig. 6. Identification of *H. bulbosum* genetic material during selection and field reproduction of ILs with the recombinant chromosome 2HL

a – plant 2.1.1; b – plant 2.1.1.1; c – IL 2.1.1.1.1.11; d – IL 2.1.1.1.1.11 after reproduction in the field;
e – IL 2.1.1.3.1.4; f – IL 2.1.1.3.1.4 after reproduction in the field

Размеры чужеродных фрагментов в хромосоме 6HS у всех ИЛ и исходного растения BC₁ невелики и визуаль-но неразличимы (рис. 7а, b).

Для растений всех изучаемых ИЛ, как и для роди-тельских сортов, характерно закрытое цветение, созре-вание пыльцы и растрескивание пыльников в глав-ном колосе происходит, как и у родительского вида

H. vulgare, в закрытом цветке, когда колос начина-ет выходить из трубки. Анализ кариотипов растений из случайно выбранных зерен второй и третьей поле-вой репродукции не выявил форм, отличных от исход-ного материала по составу чужеродных интрогрессий (см. рис. 3b, c; рис. 4d, f; рис. 5c, d; рис. 6d, f; рис. 7 b, c).

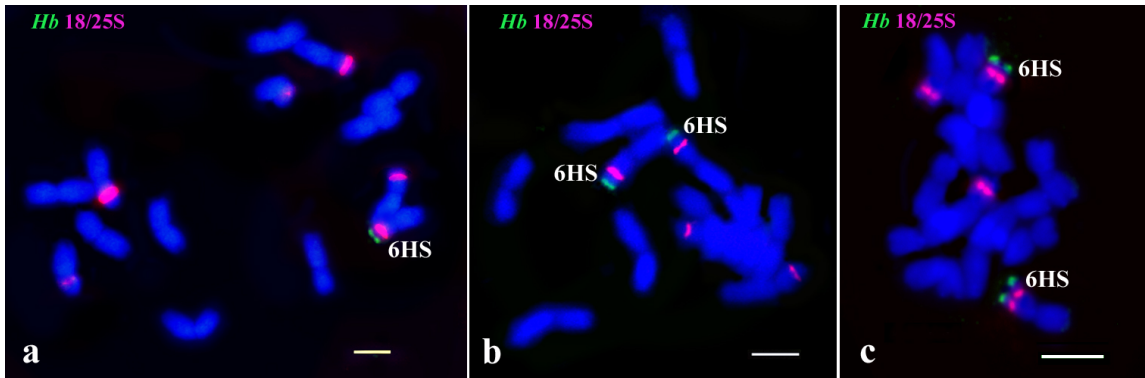


Рис. 7. Идентификация генетического материала *Hordeum bulbosum* при отборе и репродукции в полевых условиях ИЛ с рекомбинантной хромосомой 6HS *H. vulgare*
 а – растение BC₁ с рекомбинантной хромосомой 6HS; б – ИЛ 3.4.17; с – ИЛ 3.4.17 после двукратной полевой репродукции

Fig. 7. Identification of *Hordeum bulbosum* genetic material during selection and field reproduction of the IL with the recombinant chromosome 6HS of *H. vulgare*
 а – plant 1.1; б – IL 3.4.17; с – IL 3.4.17 after two reproductions in the field

Озерненность колоса. Одной из важных характери-стик, связанных с урожайностью, является озерненность колоса. У всех линий, созданных на основе триплоидного гибрида *H. vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) наблюдали высокую озерненность колоса при репродукции линий в полевых условиях (в сред-

нем, более 90 %). По этому показателю, а также по чис-лу цветков в колосе эти линии схожи с сортом ячменя ‘Roland’, на основе которого они созданы (табл. 1). По числу цветков в колосе все ИЛ, полученные на осно-ве триплоидного гибрида, так же схожи с родительским сортом ячменя (см. табл. 1).

Таблица 1. Характеристика озерненности колоса ИЛ, полученных на основе межвидового гибрида *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)
 Пушкин, 2022-2024 годы

Table 1. Characteristics of the spike grain content in the IL developed using the interspecific hybrid *H. vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)
 Pushkin, 2022-2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Год/ Year	Число цветков в колосе/ Number of flowers per spike	Число зерен в колосе/ Number of grains per spike	Озерненность колоса, %/ Spike grain content, %
1.1.1	1HL	2022-2023	21,3±0,58* (21,0-21,6)**	20,0±0,65* (19,04-20,3)**	93,9±1,56* (91,9-95,5)**
1.1.2	1HL	2022-2023	21,8±0,48 (20,4-22,9)	20,5±0,51 (18,2-21,9)	93,7±1,68 (89,1-96,3)
1.1.3	1HL	2022-2023	21,4±0,41 (19,7-23,8)	18,6±0,40 (17,1-21,8)	92,2±1,71 (89,4-96,8)

Таблица 1. (Продолжение)

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Год/ Year	Число цветков в колосе/ Number of flowers per spike	Число зерен в колосе/ Number of grains per spike	Озерненность колоса, %/ Spike grain content, %
1.2.2	1HL	2022-2023	21,2±0,55 (20,7-23,3)	20,8±0,64 (20,0-22,4)	93,7±1,72 (88,1-96,8)
1.2.1	1HL	2022-2023	22,2±0,54 (21,1-23,6)	20,5±0,60 (18,5-22,6)	92,4±1,49 (84,1-97,1)
1.4.1.1	3HS	2022-2023	24,4±0,54 (21,7-26,1)	23,1±0,62 (20,9-25,0)	94,2±1,12 (90,6-96,1)
1.3.1	1HL+3HS	2022-2023	22,3±0,48 (20,4-23,6)	20,7±0,59 (19,0-22,1)	92,9±1,64 (89,1-96,2)
1.4.2.1	1HL+3HS	2023, 2024	22,9±0,67 (20,9-24,4)	21,7±0,74 (19,6-23,4)	93,5±1,52 (93,7-96,0)
1.5.1.1	5HL	2023, 2024	23,1±0,89 (21,7-24,7)	22,9±0,86 (21,2-23,7)	95,1±3,76 (90,0-98,1)
<i>H. vulgare</i> 'Roland'	-	2022-2024	22,1±0,57 (21,1-23,5)	21,0±0,29 (20,2-22,6)	95,0±1,45 (93,6-96,2)

* – приведены средние значения и ошибка среднего

** – варьирование средних значений в разные годы исследований

У линий с рекомбинантной хромосомой 2HL, созданных на основе тетраплоидного гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x), озерненность колоса различна и зависит от количества чужеродного материала. У линий 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 и 2.1.1.3.1.4 с размером интрогрессии визуально близким к исходному (см. рис. 6е, f) наблюдается низкая озерненность колоса: от 16,04% до 22,04% (табл. 2). Линию 2.1.2.2.2 высевали в поле в 2023 и 2024 годах и в обоих случаях наблюдали низкую озерненность колоса: в среднем 17,9% в 2023 году и 17,1% в 2024 году. У линий 2.1.2.1.1.2, 2.1.1.1.1.11, 2.1.1.3.2.5 и 2.1.1.2.1.5 с терминальной интрогрессией, которая визуально значительно меньше исходной (см. рис. 6с, d), озерненность колоса выше. У линий 2.1.1.1.1.11 и 2.1.1.2.1.5 этот показатель составляет в среднем 55,3% и 51,4% соответственно, что несколько ниже, чем у шестирядного родительского сорта ячменя 'Borwina'. У линий 2.1.1.3.5.2 и 2.1.2.1.1.2 озерненность колоса, в среднем 85,1% и 81,1%, соответствует этому показателю у шестирядного родительского сорта (84,9%) (см. табл. 2).

Как ранее было показано, для растения от самоопыления BC₁ с интрогрессиями исходного размера в обоих гомологах хромосомы 2HL характерна практически полная стерильность (Pendinen, 2021). Все линии с рекомбинантной хромосомой 2HL созданы на основе фертильных растений с различающимся по размеру фрагментом *H. bulbosum* в двух гомологах (см. рис. 6а). Различие размеров чужеродного фрагмента в гомологичных хромосомах 2Н свидетельствует о рекомбинации в этом участке. Сокращение размера интрогрессии и сохранение только терминальной части чужеродного фрагмента вследствие гомеологичной рекомбинации хромосом приводит к вос-

становлению фертильности из-за потери части интрогрессии. Это позволяет предположить, что стерильность растения с интрогрессиями исходного размера в обоих гомологах хромосомы 2HL связана с наличием утерянного при гомеологичной рекомбинации проксимального участка интрогрессии.

Среди ИЛ с рекомбинантной хромосомой 2HL число цветков в колосе лишь у одной линии 2.1.1.3.2.5 соответствует родительскому сорту шестирядного ячменя 'Borwina'. У остальных этот показатель несколько ниже (см. табл. 2).

Двурядные (3.2.2, 3.3.13 и 3.4.17) и шестирядные (3.1.4 и 3.2.6) ИЛ с интрогрессией в хромосоме 6HS характеризуются высокой озерненностью. Этот показатель у линий 3.2.2, 3.3.13 несколько различается в разные годы репродукции (см. табл. 2), что, возможно, связано с чувствительностью этих форм к внешним условиям при развитии пыльников и в момент цветения. В целом, для этих линий характерна высокая фертильность.

У двурядных ИЛ с рекомбинантной хромосомой 6HS число цветков в колосе соответствует родительскому сорту ячменя 'Roland', у шестирядных – родительскому сорту ячменя 'Borwina'.

Масса зерна с колоса и масса 1000 зерен. Средние значения массы зерна с колоса у линий ИЛ, полученных на основе гибрида *Hordeum vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb), различаются по годам, но в среднем, суммируя результаты различных лет, для большинства этот показатель находится в пределах от 0,83 до 1,02 г (табл. 3). Наименьшее значение – в среднем 0,83 г – отмечено у ИЛ 1.3.1, но это значение также варьирует по годам (см. табл. 3). У ИЛ 2.1.2.2.2 с чужеродной

интрогрессией в хромосоме 5HL отмечена более высокая масса зерна с колоса, чем у остальных линий этой группы (в среднем 1,19 г за три года) (см. табл. 3). Высокое значение этого показателя наблюдали только в 2024 году (1,35 г), в другие годы его значения соответствовали результатам, полученным для исходного сорта ячменя ‘Roland’.

В среднем, значение массы 1000 зерен (усредненные данные за 2022, 2023 и 2024 годы) для большей части ИЛ несколько ниже, чем у исходного сорта ‘Roland’. У двух линий: 1.2.2 (1HL) и 2.1.2.2.2 (5HL) этот показатель соответствует данным для сорта ‘Roland’.

Таблица 2. Характеристика озерненности колоса интрогрессивных линий, полученных на основе межвидового тетраплоидного гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Пушкин, 2022-2024 годы

Table 2. Characteristics of the spike grain content in the IL developed using the interspecific hybrid *H. bulbosum* I:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Pushkin, 2022-2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Год/ Year	Число цветков в колосе/ Number of flowers per spike	Число зерен в колосе/ Number of grains per spike	Озерненность колоса, %/ Spike grain content, %
2.1.2.2.2 (6-рядный)*	2HL	2023, 2024	34,2±1,80** (31,2; 37,5)***	5,5±1,10** (5,3; 5,9)***	17,4±5,49** (17,1 ;17,9)***
2.1.2.2.6 (6-рядный)	2HL	2024	34,1±2,59	8,0±2,07	22,0±4,99
2.1.1.3.1.4 (6-рядный)	2HL	2024	42,4±0,78	6,9±1,08	16,0±2,46
2.1.1.1.1.11 (6-рядный)	2HL	2024	30,7±1,48	16,9±1,83	55,3±5,52
2.1.1.2.1.5 (6-рядный)	2HL	2024	35,5±1,86	18,2±1,45	51,4±2,90
2.1.1.3.2.5 (6-рядный)	2HL	2024	54,7±2,04	46,4±2,24	85,1±2,69
2.1.2.1.1.2 (6-рядный)	2HL	2024	45,6±1,83	37,2±2,66	81,1±3,43
3.1.4 (6-рядный)	6HS	2024	55,8±1,09	45,3±2,49	81,0±3,79
3.2.6 (6-рядный)	6HS	2023, 2024	60,8±2,65 (60,0; 61,6)	52,7±2,37 (52,0; 52,9)	86,7±2,57 (85,1; 88,6)
3.2.2 (2-рядный)	6HS	2022-2024	22,3±0,79 (21,7-23,2)	19,3±0,77 (17,9-20,5)	86,1±2,88 (79,1-90,1)
3.3.13 (2-рядный)	6HS	2022-2024	23,4±0,68 (22,2-24,9)	19,2±1,52 (16,3-21,1)	81,4±3,47 (72,7-91,4)
3.4.17 (2-рядный)	6HS	2023, 2024	19,9±0,62 (19,0; 20,6)	18,6±0,67 (17,4; 19,2)	93,5±1,55 (91,1; 93,6)
<i>H. vulgare</i> ‘Roland’ (2-рядный)	-	2022-2024	22,1±0,57 (21,1-23,5)	21,0±0,29 (20,2-22,6)	95,0±1,45 (93,6-96,2)
<i>H. vulgare</i> ‘Borwina’ 2x (6-рядный)	-	2024	57,9±2,53	50,10±2,69	84,9±2,62

* – рядность колоса

** – приведены средние значения и ошибка среднего

*** – варьирование средних значений в разные годы исследований

Таблица 3. Характеристика продуктивности интрогрессивных линий, полученных на основе межвидового гибрида *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)

Пушкин, 2022-2024 годы

Table 3. Characteristics of the productivity of introgression lines developed using the interspecific hybrid *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)

Pushkin, 2022-2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Год/ Year	Масса зерна с колоса, г/ Grain weight per spike, g	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grains weight, g
1.1.1	1HL	2022-2024	0,94±0,037 (0,87-1,05)	45,00±0,92 (43,31-46,74)
1.1.2	1HL	2022-2024	0,99±0,033 (0,87-1,09)	47,95± 1,005 (47,11-47,46)
1.1.3	1HL	2022-2024	0,93±0,37 (0,83-1,05)	47,06±0,944 (46,29-48,16)
1.2.2	1HL	2022-2024	1,01±0,39 (0,94-1,13)	48,23±0,928 (46,73-50,75)
1.2.1	1HL	2022-2024	0,97±0,041 (0,85-1,15)	47,15±0,925 (44,89-50,87)
1.4.1.1	3HS	2022	0,98±0,039 (0,76-1,17)	42,34±1, 096 (36,09-46,85)
1.3.1	1HL+3HS	2022-2024	0,83±0,035 (0,70-0,93)	40,02±1,265 (36,31-44,39)
1.4.2.1	1HL+3HS	2023, 2024	0,94±0,060 (0,76; 1,06)	43,53±1,372 (38,64; 45,25)
2.1.2.2.2	5HL	2023, 2024	1,19±0,670 (1,01; 1,35)	52,33±1,702 (46,71; 56,94)
<i>H. vulgare</i> ‘Roland’	-	2022-2024	1,08±0,036 (1,06-1,09)	51,22±1,573 (47,38-54,02)

* – приведены средние значения и ошибка среднего

** – варьирование средних значений в разные годы исследований

Линии ячменя, полученные на основе гибрида *H. vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb), созданы с участием двух различных сортов ячменя, характеристики показателей продуктивности линий могут различаться из-за различного сочетания генов, определяющих эти признаки у ячменя. У шестирядных ИЛ, полученных на основе гибрида *H. vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb), с интрогрессией в хромосоме 2HL, характеризующихся высокой озерненностью колоса, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен ниже, чем у одного из родительских сортов – шестирядного сорта ‘Borwina’ (табл. 4). Двурядные ИЛ 3.2.2, 3.3.13 и 3.4.17 с терминальной интрогрессией в хромосоме 6HS по показателям массы зерна с колоса и массы 1000 зерен близки к одному из родительских сортов –

двурядному сорту ‘Roland’. Для шестирядных ИЛ с интрогрессией в хромосоме 6HS эти показатели ниже, чем у шестирядного родительского сорта (см. табл. 4).

Показатели качества зерна. По содержанию белка в зерне линии, созданные на основе триплоидного гибрида *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) с интрогрессиями в хромосомах 1HL и 5HL, близки к показателям исходного сорта ячменя ‘Roland’ (табл. 5). Для линий 1.4.1.1 с интрогрессией в хромосоме 3HS и линий 1.3.1 и 1.4.2.1 с двумя интрогрессиями 1HL+3HS отмечена тенденция повышения содержания белка в зерне по сравнению с родительским сортом ячменя. Содержание сырой клетчатки у всех линий примерно одинаково, но выше чем у ячменя сорта ‘Roland’.

Таблица 4. Характеристика продуктивности интрогрессивных линий, полученных на основе межвидового гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Пушкин, 2022-2024 годы

Table 4. Characteristics of the productivity of introgression lines developed using the interspecific hybrid *H. bulbosum* I:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Pushkin 2022-2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Годы/ Years	Масса зерна с колоса, г/ Grain weight per spike, g	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grains weight, g
2.1.2.2.2 (6-рядный)*	2HL	2023,2024	0,16±0,035** (0,16-0,17)***	- -
2.1.2.2.6 (6-рядный)	2HL	2024	0,30±0,077	-
2.1.1.3.1.4 (6-рядный)	2HL	2024	0,23±0,035	-
2.1.1.1.1.11 (6-рядный)*	2HL	2024	0,69±0,064	40,96±0,953*
2.1.12.1.5 (6-рядный)	2HL	2024	0,71±0,043	39,43±1,273
2.1.1.3.2.5 (6-рядный)	2HL	2024	1,62±0,119	34,61±1,469
2.1.12.1.2 (6-рядный)	2HL	2024	1,10±0,052	29,92±1,016
3.1.4 (6-рядный)	6HS	2022-2024	1,18±0,116 (0,96-1,52)	37,03±1,91 (32,94-44,54)
3.2.6 (6-рядный)	6HS	2022-2024	1,01±0,075 (1,01-1,84)	42,07±2,029 (35,71-55,94)
3.2.2 (2-рядный)	6HS	2023; 2024	1,01±0,041 (0,99-1,10)	52,82±1,011 (50,60-54,92)
3.3.13 (2-рядный)	6HS	2022-2024	1,12±0,082 (0,96-1,33)	58,22±1,248 (50,71-66,03)
3.4.17 (2-рядный)	6HS	2023, 2024	0,86±0,041 (0,81; 0,93)	50,29±1,291 (47,35; 54,35)
<i>H. vulgare</i> ‘Roland’ (2-рядный)	-	2022-2024	1,08±0,036 (1,06-1,09)	51,22±1,573 (47,38-54,02)
<i>H. vulgare</i> ‘Borwina’ 2x (6-рядный)	-	2024	2,71±0,153	54,34±1,458

* – рядность колоса;

** – приведены средние значения и ошибка среднего

*** – варьирование средних значений в разные годы исследований

У проанализированных девяти линий, полученных на основе тетраплоидного гибрида *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) содержание белка в зерне различно, но для большинства этот показатель выше, чем у родительских сортов ячменя (табл. 6). Наибольшее содержание белка выявлено у линий 3.4.17 с тер-

минальной интрогрессией в хромосоме 6HS и у линии 2.1.1.1.11 с терминальной интрогрессией в хромосоме 2HL (см. табл. 6). Содержание сырой клетчатки в зерне всех ИЛ, как шестирядных, так и двурядных, соответствует сорту ‘Borwina’, но выше, чем у исходного сорта ‘Roland’ (см. табл. 6).

Таблица 5. Показатели качества зерна интрогрессивных линий, полученных на основе триплоидного гибрида *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)

Пушкин, 2024

Таблица 5. Grain quality characteristics of introgression lines developed using the triploid hybrid *Hordeum vulgare* ‘Roland’ (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb)

Pushkin, 2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Белок, %/ Protein, %	Влажность, %/ Humidity, %	Сырая клетчатка, %/ Crude fiber, %
1.1.1	1HL	15,18±0,305	8,56±0,200	4,46±0,340
1.1.2	1HL	14,61±0,110	8,44±0,015	3,82±0,185
1.1.3	1HL	15,06±0,130	8,44±0,015	4,01±0,105
1.2.2	1HL	14,57±0,355	8,36±0,120	4,91±0,215
1.2.1	1HL	15,31±0,025	8,59±0,030	4,30±0,005
1.3.1	1HL+3HS	17,31±0,245	8,59±0,030	4,48±0,215
1.4.2.1	1HL+3HS	16,39±0,005	8,59±0,030	4,05±0,095
1.4.1.1	3HS	16,99±0,195	8,82±0,080	4,22±0,430
1.5.1.1	5HL	14,93±0,280	8,74±0,005	4,14±0,130
<i>H. vulgare</i> ‘Roland’	-	15,12±0,190	8,34±0,025	2,55±0,175

Таблица 6. Показатели качества зерна интрогрессивных линий, полученных на основе тетраплоидного гибрида *Hordeum bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Пушкин, 2024

Table 6. Grain quality characteristics of introgression lines developed using the tetraploid hybrid *Hordeum bulbosum* I:632321 (4x) × *H. vulgare* ‘Borwina’ (4x) (HbHbHvHv)

Pushkin, 2024

ИЛ/ IL	Рекомбинантная хромосома/ Recombinant chromosome	Белок, %/ Protein, %	Влажность, %/ Humidity, %	Сырая клетчатка, %/ Crude fiber, %
<i>H. vulgare</i> ‘Roland’ (2-рядный)*	-	15,12±0,190	8,34±0,025	2,55±0,175
<i>H. vulgare</i> ‘Borwina’ 2x (6-рядный)	-	14,95±0,130	7,83±0,155	5,67±0,490
3.1.4 (6-рядный)*	6HS	18,06±0,655	7,96±0,585	4,95±1,145
3.2.6 (6-рядный)*	6HS	14,05±0,110	8,27±0,160	5,22±0,775
3.2.2 (2-рядный)	6HS	16,13±0,300	8,48±0,195	4,81±0,125
3.3.13 (2-рядный)	6HS	18,37±0,430	8,28±0,355	6,40±1,500
3.4.17 (2-рядный)	6HS	20,27±0,385	8,48±0,080	4,70±0,175
2.1.2.1.1.2 (6-рядный)*	2HL	17,13±0,045	8,63±0,160	4,61±0,085
2.1.1.1.11 (6-рядный)*	2HL	22,40±0,285	8,77±0,170	4,85±0,110

* – рядность колоса

Характеристика линий по содержанию белка и сырой клетчатки является предварительной, поскольку была проанализирована репродукция семян одного года.

Серии ИЛ культурного ячменя получены на основе межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x) (HvHbHb) и *H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x) (HbHbHvHv). Все линии отобраны в потомстве трех растений ячменя BC₁ с терминальными интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного. В процессе отбора ИЛ на основе триплоидного гибрида с интрогрессией в терминальном участке хромосомы 5HL не удалось создать линию с чужеродным фрагментом исходного размера: растения с соответствующей интрогрессией в обоих гомологах, летальны (Pendinen, 2021). Проблема создания высокофертильных линий возникла при работе с интрогрессивными формами с чужеродным фрагментом в хромосоме 2HL, полученными на основе тетраплоидного гибрида: растения с фрагментом *H. bulbosum* исходного размера в обоих гомологах практически полностью стерильны (Pendinen, 2021). В потомстве растений BC₁ были выявлены формы с терминальными чужеродными фрагментами в хромосомах 5HL и 2HL меньшего размера, чем исходные. Известно, что мейотическая гомеологичная рекомбинация у межвидовых гибридов *H. vulgare* с *H. bulbosum* обеспечивает интрогрессию генетического материала в хромосомы культурного ячменя (Zhang et al., 1999; Pickering et al., 2004; 2006; Scholz, Pendinen, 2017; Pendinen, Scholz, 2020). Вероятно, изменение размеров интрогрессии связано с мейотической рекомбинацией в интрогрессированном участке в мейозе растений BC₁. Возможно, рекомбинационный процесс связан с наличием в участке с интрогрессией регионов с высокой рекомбинационной активностью – так называемых горячих точек рекомбинации (англ. recombination hotspots) (Künzel et al., 2000). Плечо 5HL *H. vulgare* характеризуется наибольшим количеством таких горячих точек.

Изучение созданных ИЛ в полевых условиях показало, что большинство из них – 18 линий с интрогрессиями в хромосомах 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 1HL+3HS, 6HS – представляют собой высокофертильные растения *H. vulgare*. Важной характеристикой линий является закрытое цветение и самоопыление, что дает возможность поддерживать и размножать линии в полевых условиях, сохраняя интрогрессии без изоляции колоса. Три линии: 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 и 2.1.1.3.1.4 с размером интрогрессии в хромосоме 2HL, визуально близким к исходному, имеют низкую фертильность, они не представляют интереса для дальнейшего практического использования.

Содержание белка в зерне линий, полученных на основе триплоидного гибрида и имеющих в родословной только сорт культурного ячменя 'Roland' с рекомбинантными хромосомами 1HL и 5HL, соответствует этому показателю у исходного сорта. Таким образом, наличие интрогрессий ячменя луковичного в этих хромосомах у линий не влияет на содержание белка в их зерне. У трех

линий, имеющих терминальный фрагмент *H. bulbosum* в хромосоме 3HS, а именно у линии 1.4.1.1 с интрогрессией в хромосоме 3HS и у линий 1.3.1 и 1.4.2.1 с двумя интрогрессиями 1HL+3HS, выявлено более высокое содержание белка в зерне по сравнению с родительским сортом ячменя. Возможно, что это обусловлено наличием чужеродного фрагмента *H. bulbosum* W851 в терминальном участке хромосомы 3HS. Ранее, было выявлено повышение содержания белка у линии, созданной на основе сорта 'Igri' с терминальной интрогрессией в хромосоме 2HS (Pendinen et al., 2018). Известно, что содержание белка в зерне ячменя имеет полигенный контроль, QTL локусы, влияющие на этот признак, выявлены на всех семи хромосомах, большинство в 2Н, 4Н, 5Н и 6Н (Emebiria et al., 2005; Cai et al., 2013). У большего числа ИЛ, полученных с использованием тетраплоидного гибрида с интрогрессиями в хромосомах 2HL и 6HS, содержание белка в зерне выше, чем у родительских сортов ячменя (см. табл. 6). Наибольшее значение этого показателя выявлено у ИЛ 3.4.17 с терминальной интрогрессией генетического материала *H. bulbosum* в хромосоме 6HS и у ИЛ 2.1.1.1.11 с терминальной интрогрессией в хромосоме 2HL. Причины повышенного содержания белка у этих линий неоднозначны, поскольку они созданы с участием двух различных сортов ячменя. Тем не менее, ИЛ 3.4.17 и ИЛ 2.1.1.1.11 представляют несомненный интерес, поскольку содержание белка в их зерне достигает 20% сухого веса.

Заключение

С использованием межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* 'Roland' × (*H. vulgare* 'Roland' (2x) × *H. bulbosum* W851 (4x)) (H^aH^bH^b), *H. vulgare* 'Roland' × (*H. bulbosum* И:632321 (4x) × *H. vulgare* 'Borwina' (4x)) (H^bH^bH^aH^a) созданы 21 ИЛ ярового ячменя с терминальными интрогрессиями генетического материала ячменя луковичного *H. bulbosum* в различных хромосомах: 1HL, 2HL, 3HS, 5HL, 6HS, 1HL+3HS. Для них характерно закрытое цветение и самоопыление, что обеспечивает сохранение чужеродных фрагментов хромосом в последующих поколениях. Восемнадцать линий представляют собой высокофертильные и продуктивные формы ячменя. Среди ИЛ с терминальной интрогрессией в длинном плече хромосомы 2HL выявлены формы с различной озерненностью колоса. Фертильность у этих форм связана с размером чужеродной интрогрессии: ИЛ 2.1.2.2.2, 2.1.2.2.6 и 2.1.1.3.1.4 с интрогрессией размером, визуально схожим с исходным, характеризуются низкой озерненностью колоса, менее 22%. Уменьшение размера терминальной интрогрессии приводит к восстановлению фертильности.

У ИЛ, несущих фрагмент генетического материала *H. bulbosum* в терминальном участке короткого плеча хромосомы 3Н, линия 1.4.1.1 с интрогрессией в хромосоме 3HS и линии 1.3.1 и 1.4.2.1 с двумя интрогрессиями – 1HL+3HS, выявлено более высокое содержание бел-

ка в зерне по сравнению с исходным сортом ячменя 'Roland'. Эти результаты являются предварительными, необходимы дополнительные исследования зерна полевых репродукций в разные годы.

References/Литература

- Bothmer R., Seberg O., Jacobsen N. Genetic resources in the Triticeae. *Hereditas*. 1992;116:141-150. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1992.tb00814.x
- Bothmer R., Jacobsen N., Baden C., Jørgensen R.B., Linde-Laursen I. An ecogeographical study of genus *Hordeum*. Rome: IPGR; 1991.
- Cai S, Yu G., Chen X., Huang Y., Jiang X., Zhang G., Jin X. Grain protein content variation and its association analysis in barley. *BMC Plant Biology*. 2013;13:35. DOI: 10.1186/1471-2229-13-35
- Devaux P. The *Hordeum bulbosum* (L.) method. In: M. Maluszynski M., Kasha K.J., Forster B.P., Szarejko I. (eds). *Doubled haploid production in crop plants*. Dordrecht: Springer; 2003. p.15-19. DOI: 10.1007/978-94-017-1293-4_3
- Emebiria L.C., Moodya D.B., Horsleyb R., Panozzo J., Read B.J. The genetic control of grain protein content variation in a doubled haploid population derived from a cross between Australian and North American two-rowed barley lines. *Journal of Cereal Science*. 2005;41:107-114. DOI: 10.1016/j.jcs.2004.08.012
- Fukuyama T., Hosoya H. Genetic control and mechanism of chromosome elimination in the hybrids between *Hordeum bulbosum* (4x) and *H. vulgare* (4x). *Japanese Journal of Genetics*. 1983;58:241-250. DOI: 10.1266/jjg.58.241
- Gavrilenko T.A.; Pendinen G.I.; Yermishin A.P. GISH analysis of the introgression of the B subgenome genetic material of wild allotetraploid species *Solanum stoloniferum* into backcrossing progenies with potato. *Agronomy*. 2022;12:787. DOI: 10.3390/agronomy12040787
- Gottlob-McHugh S., Levesque M., MacKenzie K., Olson M., Yarosh O., Johnson D. Organization of the 5S rRNA genes in the soybean *Glycine max* (L.) Merrill and conservation of the 5S rDNA repeat structure in higher plants. *Genome*. 1990;33:486-494. DOI: 10.1139/g90-072
- Ho K.M., Kasha K.J. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley. *Genetics*. 1975;51(2):263-275. DOI: 10.1093/genetics/81.2.263
- Ivaniz L., Farkas A., Linc G., Molnar-Lang M., Molnar I. Molecular cytogenetic and morphological characterization of two wheat-barley translocation lines. *PLoS ONE*. 2018;13(6):e0198758. DOI: 10.1371/journal.pone.0198758
- Johnston P.A., Pickering R.A. PCR detection of *Hordeum bulbosum* introgressions in an *H. vulgare* background using a retrotransposon-like sequence. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104(4):720-726. DOI: 10.1007/s00122-001-0791-2
- Johnston P.A., Timmerman-Vaughan G.M., Farnden K.J.F., Pickering R.A. Marker development and characterisation of *Hordeum bulbosum* introgression lines: a resource for barley improvement. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;118:1429-1437. DOI: 10.1007/s00122-009-0992-7
- Jones I.T., Pickering R.A. The mildew resistance of *Hordeum bulbosum* and its transference into *H. vulgare* genotypes. *Annals of Applied Biology*. 1978;88:295-298. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1978.tb00709.x
- Kasha K.J., Kao K.N. High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Nature*. 1970;225(5235):874-876. DOI: 10.1038/225874a0
- Künzel G., Korzun L., Meister A. Cytologically integrated physical restriction fragment length polymorphism maps for the barley genome based on translocation breakpoints. *Genetics*. 2000;154:397-412. DOI: 10.1093/genetics/154.1.397.
- Lange W. Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *Hordeum bulbosum* L. 1. Production, morphology and meiosis of hybrids, haploids and dihaploids. *Euphytica*. 1971a;20(1):14-29. DOI: 10.1007/BF00146769
- Lange W. Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *Hordeum bulbosum* L. 2. Elimination of chromosomes in hybrid tissues. *Euphytica*. 1971b;20(2):181-194. DOI: 10.1007/BF00056078
- Michel M. Untersuchungen zur Übertragung von Resistenzgenen aus der Wildart *Hordeum bulbosum* L. in die Kulturgerste *Hordeum vulgare* L. PhD Thesis, Lehrstuhl für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, [dissertation]. München: Technische Universität München; 1996. [in German]
- Molnar-Lang M., Linc G. Wheat-barley hybrids and introgression lines. In: M. Molnár-Láng, C. Ceoloni, J. Doležel (eds). *Alien Introgression in Wheat: Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics*. Springer International Publishing; 2015. p.315-345. DOI: 10.1007/978-3-319-23494-6
- Nagy E.D., Molnár-Láng M., Linc G., Láng L. Identification of wheat-barley translocations by sequential GISH and two-colour FISH in combination with the use of genetically mapped barley SSR markers. *Genome*. 2002;45(6):1238-1247. DOI: 10.1139/g02-068
- Pendinen G.I. New introgressive forms of cultivated barley obtained on the basis of interspecific hybrids *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):25-39. [in Russian] (Пендинен Г.И. Новые интрогрессивные формы культурного ячменя, полученные на основе межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):25-39). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-02
- Pendinen G.I., Chernov V.E., Scholz M. Biological characterization of introgressive barley lines obtained on the basis of the interspecific hybrid *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. (HvHbHb). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2018;1(1):16-24. [in Russian] (Пендинен Г.И., Чернов В.Е., Шольц М. Характеристика интрогрессивных линий ячменя, полученных на основе межвидового гибрида *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2018;1(1):16-24). DOI: 10.30901/2658-6266-2018-1-16-24
- Pendinen G.I., Chernov V.E., Scholz M. Possibilities of using the tetraploid interspecific hybrid *Hordeum bulbosum* L. × *Hordeum vulgare* L. in obtaining new recombinant barley lines. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2024;7(1):6-20. [in Russian] (Пендинен Г.И., Чернов В.Е., Шольц М. Возможности использования тетраплоидного межвидового гибрида *Hordeum bulbosum* L. × *Hordeum vulgare* L. в получении новых рекомбинантных линий ячменя. *Биотехнология и селекция растений*. 2024;7(1):6-20). DOI: 10.30901/2658-6266-2024-1-02
- Pendinen G.I., Scholz M. Homoeologous chromosome pairing at metaphase I of meiosis in *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. triploid hybrids (HvHbHb). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(2):6-15. [in Russian] (Пендинен Г.И., Шольц М. Спаривание гомеологичных хромосом в метафазе I мейоза у триплоидных гибридов *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. (HvHbHb). *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(2):6-15). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-2-02
- Pickering R.A. The production of fertile triploid hybrids between *Hordeum vulgare* L. (2n=2x=14) and *H. bulbosum* L. (2n=4x=28). *Barley Genetics Newsletter*. 1988;18:25-29.
- Pickering R.A. The production of fertile triploid hybrids from crosses between *Hordeum vulgare* L. (2n=4x=28) and *H. bulbosum* L. (2n=2x=14). *Hereditas*. 1991;114(3):227-236. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1991.tb00329.x
- Pickering R.A., Hudakova S., Houben A., Jounhson P., Butler R.C. Reduced metaphase I associations between the short arms of homoeologous chromosomes in a *Hordeum vulgare* L. × *H. bulbosum* L. diploid hybrid influences the frequency of recombinant progeny. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;109:911-916. DOI: 10.1007/s00122-004-1725-6
- Pickering R.A., Klatte S., Butler R.C. Identification of all chromosome arms and their involvement in meiotic homoeologous associations at metaphase I in 2 *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. hybrids. *Genome*. 2006;49:73-78. DOI: 10.1139/G05-071
- Pickering R.A., Timmerman G.M., Cromey M.G., Melz G. Characterization of progeny from backcrosses of triploid hybrids between *Hordeum vulgare* L. (2x) and *H. bulbosum* L. (4x) to *H. vulgare*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1994;88:460-464. DOI: 10.1007/BF00223661
- Pidon H., Wendler N., Habekuß A., Maasberg A., Ruge-Wehling B., Perovic D., Ordon F., Stein N. High-resolution mapping of *Rym14th*, a wild relative resistance gene to barley yellow mosaic

- disease. *Theoretical and Applied Genetics*. 2021;134(3):823-833. DOI: 10.1007/s00122-020-03733-7
- Ruge B., Linz A., Pickering R., Proeseler G., Greif P., Wehling P. Mapping of *Rym14Hb*, a gene introgressed from *Hordeum bulbosum* and conferring resistance to BaMMV and BaYMV in barley. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107(6):965-971. DOI: 10.1007/s00122-003-1339-4
- Ruge-Wehling B., Linz A., Habekuß A., Wehling P. Mapping of *Rym16Hb*, the second soil-born virus-resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;113(5):867-873. DOI: 10.1007/s00122-006-0345-8
- Scholz M., Pendinen G. The effect of homoeologous meiotic pairing in tetraploid *Hordeum bulbosum* L. × *H. vulgare* L. hybrids on alien introgressions in offspring. *Cytogenetic and Genome Research*. 2017;150(2):139-149. DOI: 10.1159/000455141
- Scholz M., Ruge-Wehling B., Habekuß A., Schrader O., Pendinen G., Fischer K., Wehling P. *Ryd4Hb*: a novel resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum* into barley and conferring complete and dominant resistance to the barley yellow dwarf virus. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;119:837-849. DOI: 10.1007/s00122-009-1093-3
- Szigat G., Pohler W. *Hordeum bulbosum* × *H. vulgare* hybrids and their backcrosses with cultivated barley. *Cereal Research Communications*. 1982;10(1/2):73-78.
- Thomas M.R., Pickering R.A. Chromosome elimination in *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* hybrids I. Comparison of stable and unstable amphidiploid. *Theoretical and Applied Genetics*. 1983;66:135-140. DOI: 10.1007/BF00265188
- Toubia-Rahme H., Johnston P.A., Pickering R.A., Steffenson B.J. Inheritance and chromosomal location of *Septoria passerinii* resistance introgressed from *Hordeum bulbosum* into *Hordeum vulgare*. *Plant Breeding*. 2003;122:405-409. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2003.00850.x
- Wang S.L., Qi L.L., Chen P.D., Liu D.J., Friebe B., Gill B.S. Molecular cytogenetic identification of wheat-*Elymus tsukushiense* introgression lines. *Euphytica*. 1999;107:217-224. DOI: 10.1023/A:1003686014905
- Wendler N., Mascher M., Himmelbach A., Bini F., Kumlehn J., Stein N. A high-density, sequence-enriched genetic map of *Hordeum bulbosum* and its collinearity to *H. vulgare*. *The Plant Genome*. 2017;10(3):1-11. DOI: 10.3835/plantgenome2017.06.0049
- Yakura K., Tanifuji S. Molecular cloning and restriction analysis of *Eco* RI-fragments of *Vicia faba* rDNA. *Plant and Cell Physiology*. 1983;24:1327-1330. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076650
- Yu X., Casonato S., Jone E., Butler R.C., Johnston P.A., Chng S. Phenotypic characterization of the *Hordeum bulbosum* derived leaf rust resistance genes *Rph22* and *Rph26* in barley. *Journal of Applied Microbiology*. 2022;133(3):2083-2094. DOI: 10.1111/jam.15710
- Yu X., Kong H.Y., Meiyalaghan V., Casonato S., Chng S., Jones E.E., Butler R.C., Pickering R., Johnston P.A. Genetic mapping of a barley leaf rust resistance gene *Rph26* introgressed from *Hordeum bulbosum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131(6):2567-2580. DOI: 10.1007/s00122-018-3173-8
- Zhang L., Pickering R., Murray B.G. Direct measurement of recombination frequency in interspecific hybrids between *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum*, using genomic *in situ* hybridization. *Heredity*. 1999;83(3):304-309. DOI: 10.1046/j.1365-2540.1999.00571.x
- Zhang L., Pickering R., Murray B.G. *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* tetraploid hybrid provides useful agronomic introgression lines for breeders. *New Zealand Journal of Crop and Horticulture Science*. 2001;29(4):239-246. DOI: 10.1080/01140671.2001.9514185

Информация об авторах

Галина Ивановна Пендинен, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, pendinen@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2814-7074>

Владимир Евгеньевич Чернов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдел Светофизиологии растений и биопродуктивности агроэкосистем, Агрофизический научно-исследовательский институт, 195220 Россия, Санкт-Петербург, Гражданский пр., 14; Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова, 194175 Россия, Санкт-Петербург, ул. Академика Лебедева, 6 лит. Ж, vechernov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2440-3782>

Константин Анатольевич Жаринов, кандидат технических наук, доцент, Санкт-Петербургский государственный технологический институт (ТУ), 190013 Россия, Санкт-Петербург, Московский пр., 24-26/49 литера А; ГК Люмэкс, 195220 Россия, Санкт-Петербург, ул. Обручевых, 1, литер «Б», zharinovka@lumex.ru, <https://orcid.org/0009-0009-1388-4072>

Information about the authors

Galina I. Pendinen, Cand. Sci (Biology), Senior Researcher, Department of Biotechnology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, pendinen@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2814-7074>

Vladimir E. Chernov, Cand. Sci (Biology), Senior Researcher, Department of Plant Light Physiology and Agroecosystem Bioproductivity, Agrophysical Research Institute, 14, Grazhdanskiy Avenue, St. Petersburg, 195220 Russia; S.M. Kirov Military Medical Academy, 6 Lit. Zh, Academician Lebedev Street, St. Petersburg, 194175 Russia, vechernov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2440-3782>

Konstantin A. Zharinov, Cand. Sci (Engineering), Associate Professor, St. Petersburg State Institute of Technology, 24-26/49 A, Moskovsky Avenue, St. Petersburg, 190013 Russia; GC Lumex, 1 Liter "B", Obruchevykh Street, St. Petersburg, 195220 Russia, zharinovka@lumex.ru, <https://orcid.org/0009-0009-1388-4072>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 24.10.2025; одобрена после рецензирования 22.12.2025; принята к публикации 25.12.2025.

The article was submitted on 24.10.2025; approved after reviewing on 22.12.2025; accepted for publication on 25.12.2025.