



## Изучение разнообразия окраски зерновки ячменя в коллекции ВИР

А. Ю. Глаголева<sup>1,2</sup>, Л. А. Новокрещёнов<sup>1</sup>, О. Ю. Шоева<sup>1,2</sup>, О. Н. Ковалева<sup>2</sup>, Е. К. Хлесткина<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анастасия Юрьевна Глаголева, [glagoleva@bionet.nsc.ru](mailto:glagoleva@bionet.nsc.ru)

**Актуальность.** Темная окраска зерновки ячменя (*Hordeum vulgare* L.) обусловлена синтезом и накоплением двух групп пигментов полифенольной природы – антоцианами и меланинами. Целью данного исследования стало изучение разнообразия ячменя из коллекции ВИР по признаку окраски зерновки.

**Материалы и методы.** Для анализа пигментного состава зерна были выбраны 150 образцов ячменя с окрашенной зерновкой из коллекции ВИР. Идентификация наличия антоцианов и меланинов в оболочках зерна проводилась при помощи качественных реакций.

**Результаты и обсуждение.** Показано, что для большинства исследуемых образцов темная окраска зерна обусловлена самостоятельным накоплением меланина. Для 11,3% образцов не выявили присутствия антоцианов и меланинов в оболочках зерновки, и, вероятно, их окраска связана с повышенным содержанием других пигментов полифенольной природы – проантоцианидинов. Образцы с меланиновой окраской зерна были представлены во всех выделенных географических группах, в то же время другие типы пигментации наиболее равномерно представлены в регионах, для которых характерно широкое генетическое разнообразие ячменя – Африка, Восточная Азия и Ближний Восток.

**Заключение.** В результате анализа образцов ячменя из коллекции ВИР по признаку окраски зерновки показано, что темная окраска зерна преимущественно связана с накоплением меланина, причем данный тип пигментации преобладает во всех выделенных географических регионах. Полученные результаты позволяют полнее охарактеризовать коллекцию ячменя и расширить возможности ее использования.

**Ключевые слова:** *Hordeum vulgare* L., меланин, антоцианы, генетические ресурсы растений

**Благодарности:** исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 20-316-90033, а также бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН FWNR-2022-0007.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Для цитирования:** Глаголева А.Ю., Новокрещёнов Л.А., Шоева О.Ю., Ковалева О.Н., Хлесткина Е.К. Изучение разнообразия окраски зерновки ячменя в коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):76-84. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-76-84

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-76-84

## Studying grain color diversity in the barley collection of VIR

Anastasia Y. Glagoleva<sup>1,2</sup>, Leonid A. Novokreschenov<sup>1</sup>, Olesya Y. Shoeva<sup>1,2</sup>, Olga N. Kovaleva<sup>2</sup>, Elena K. Khlestkina<sup>1,2</sup><sup>1</sup>*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*<sup>2</sup>*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Anastasia Y. Glagoleva, [glagoleva@bionet.nsc.ru](mailto:glagoleva@bionet.nsc.ru)

**Background.** Dark color of barley grain (*Hordeum vulgare* L.) can be caused by the synthesis and accumulation of two types of polyphenolic pigments – anthocyanins and melanins, which perform important functions in plant life, participating in the regulation of growth and development, and protecting plants from adverse environmental conditions. The aim of this study was to investigate the diversity of barley in the VIR collection in the context of grain color.

**Materials and methods.** To analyze the pigment composition of the grain, 150 barley accessions with colored grains were selected from the VIR collection. Anthocyanins and melanins in grain husk were identified using qualitative reactions.

**Results and discussion.** It was shown that in 60% of the accessions the dark color of their grain was induced by independent accumulation of melanin, while the accessions characterized by accumulation of only anthocyanins, and those with combined accumulation of anthocyanins and melanins, were 14.6% and 14%, respectively. For 11.3% of the accessions the presence of anthocyanins and melanins in grain husk was not found; their pigmentation could presumably be associated with an increased content of other polyphenolic pigments – proanthocyanidins. Accessions with melanin in grain predominated in all identified geographic groups, while other types of pigmentation were most evenly represented in the regions with the widest genetic diversity of barleys – Africa, East Asia, and the Middle East.

**Conclusion.** Dark pigmentation of barley grain was shown to be mainly associated with the accumulation of melanin, and this type of pigmentation prevails in all geographical regions identified. The results obtained made it possible to describe the barley collection more fully and expand the possibilities of its utilization.

**Keywords:** *Hordeum vulgare* L., melanins, anthocyanins, plant genetic resources

**Acknowledgements:** the study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, Grant No. 20-316-90033, and ICG Budget Project FWNR-2022-0007.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

**For citation:** Glagoleva A.Y., Novokreschenov L.A., Shoeva O.Y., Kovaleva O.N., Khlestkina E.K. Studying grain color diversity in the barley collection of VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):76-84. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-76-84

## Введение

Окраска зерновки является важным таксономическим признаком у ячменя (*Hordeum vulgare* L.). Темная окраска зерновок может быть обусловлена синтезом и накоплением двух групп пигментов. Голубая и фиолетовая окраска связана с синтезом антоцианов, принадлежащих к группе флавоноидов, которые могут накапливаться в алейроновом слое и перикарпии зерновки. Серую и черную окраску ячменя обуславливают пигменты меланины, накапливающиеся в перикарпии зерна и цветковых чешуях и представляющие собой химически инертные полимеры, образующиеся в результате ферментативного окисления фенольных соединений (Nicolas et al., 1994; Shoeva et al., 2018, 2020). Поскольку обе эти группы соединений имеют фенольную природу, можно предположить, что пути их биосинтеза пересекаются на начальных этапах (Downie et al., 2003; Shoeva et al., 2016).

Пигментированные соединения, а также их неокрашенные предшественники являются вторичными метаболитами и играют важную роль в жизни растений. Известно, что соединения группы флавоноидов участвуют в регуляции роста и развития растений, а благодаря своим антиоксидантным свойствам флавоноиды защищают растения от воздействия неблагоприятных условий окружающей среды (Debeaujon et al., 2000; Di Ferdinando et al., 2012; Landi et al., 2015). Помимо этого, продукты с высоким содержанием антоцианов являются компонентами функционального питания человека; в частности, с потреблением антоцианов связывают уменьшение риска возникновения сердечно-сосудистых заболеваний, рака, а также возрастных нейродегенеративных заболеваний (Yudina et al., 2021). Темная пигментация зерна ячменя, связанная с накоплением меланина, считается адаптивным признаком и может давать окрашенным растениям некоторые преимущества. Было показано, что растения с темной окраской семян обладают повышенной устойчивостью к фузариозу по сравнению с неокрашенными растениями (Choo A. et al., 2005; Loskutov et al., 2017), а также являются более холодо- и засухоустойчивыми (Weltzien, 1988; Bishaw et al., 2011). Ячмень с темной окраской зерна составляет около 68% от всей популяции дикого ячменя в Тибете, поскольку является более приспособленным к тяжелым климатическим условиям высокогорья (Choo T.M., 2002). Благодаря уникальным свойствам меланина, таким как стабильное состояние свободных радикалов, поглощение ультрафиолетового и видимого света, а также способности к комплексообразованию и ионному обмену, пигменты привлекают все большее внимание в качестве перспективных материалов для биомедицинских и технологических нужд (Solaño, 2017).

Биоресурсные коллекции являются важнейшим источником генетической изменчивости растений. Изучение коллекций является основой для проведения фундаментальных исследований, а также селекционных программ для получения растений с заданными свойствами. Таким образом, целью данного исследования являлось изучение разнообразия образцов ячменя из коллекции ВИР по признаку окраски зерновки.

## Материалы и методы

### Растительный материал

В исследовании использовали семена 150 образцов ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с окрашенным зерном, по-

лученных из коллекции ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Список образцов приведен в таблице в Приложении (Supplementary Materials)<sup>1</sup>. Для определения разновидностей ячменя была использована классификация, предложенная М. В. Лукьяновой с соавторами (Lukyanova et al., 1990). В качестве контроля при определении пигментного состава зерна были использованы почти изогенные линии ячменя, полученные на основе сорта 'Bowman' (коллекция NordGen, NGB22812): BLP (*black lemma and pericarp*, NGB20470), с меланином в перикарпии и цветковых чешуях; PLP (*purple lemma and pericarp*, NGB22213), с антоцианами в перикарпии зерновки; BA (*blue aleurone*, NGB20651), с антоцианами в алейроновом слое; BP (*black and purple*), с одновременным накоплением антоцианов и меланинов в зерновке (Glagoleva et al., 2022), а также родительские формы популяции Oregon Wolfe Barleys (<https://barleyworld.org/owb>). Растения выращивались в тепличном комплексе Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ СО РАН) при 12-часовом дне и температуре 20–25°C в периоды осенней и весенней вегетации и на поле селекционно-генетического комплекса ИЦиГ СО РАН в период летней вегетации 2020 и 2021 г.

### Определение пигментного состава зерна

Для идентификации пигментов в оболочках зерна ячменя были проведены качественные реакции на присутствие антоцианов и меланинов. Для определения присутствия антоцианов к измельченным зернам добавляли 1-процентный раствор HCl в метаноле, и в случае положительной реакции наблюдалось окрашивание раствора в розовый цвет (Abdel-Aal, Hucl, 1999). Для идентификации меланинов к измельченным зернам добавляли 2-процентный раствор NaOH; в случае присутствия меланина раствор приобретал черный цвет (Downie et al., 2003) (см. Приложение, рисунок / see Supplementary Materials).

## Результаты

### Описание материала коллекции

Для исследования выбрали 150 образцов ячменя с окрашенной зерновкой из коллекции ВИР, которые включают 35 разновидностей (табл. 1). Изучаемые образцы преимущественно представлены следующими разновидностями: var. *nigrum* (Willd.) Link. – 37 образцов (24,6% от общего количества), представленная шестирядными пленчатыми формами с черной и серой окраской цветковых чешуй и перикарпия; var. *nigripallidum* Regel. – 22 образца (14,6%), пленчатый шестирядный ячмень с темной окраской перикарпия и неокрашенными цветковыми чешуями; var. *persicum* Koern. – 15 образцов (10%), пленчатые двурядные образцы с черной и серой окраской зерновки. Помимо разновидностей с черной, серой или коричневой окраской зерновки, среди исследуемых образцов также присутствуют разновидности, характеризующиеся фиолетовой, голубой и оранжевой окраской зерна (см. табл. 1). Большая часть образцов из выборки являются шестирядными (60,6%) и пленчатыми (73,3%), а двурядные и голозерные составляют 39,3% и 26,6% соответственно.

<sup>1</sup> Electronic supplementary material. The online version of this article (<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2022-3-76-84>).

Таблица 1. Разновидности ячменя, используемые в работе

Table 1. Barley varieties used in the study

Разновидность	Кол-во образцов	Пленчатость	Рядность	Цвет зерновки
<i>nigrum</i> (Willd.) Link.	37	пленчатый	шестирядный	черный
<i>nigripallidum</i> Regel.	22	пленчатый	шестирядный	серо-желтый
<i>persicum</i> Koern.	15	пленчатый	двурядный	серый
<i>duplinigrum</i> Koern.	9	голозерный	шестирядный	черный
<i>nigrinudum</i> Vav.	9	голозерный	двурядный	черный
<i>nigricans</i> Ser.	8	пленчатый	двурядный	серый
<i>copticum</i> Vav.	4	пленчатый	двурядный	черный
<i>gracilius</i> Koern.	3	пленчатый	шестирядный	черный
<i>nigritonsum</i> Koern.	3	пленчатый	шестирядный	серый
<i>tibetanum</i> Vav.	3	голозерный	шестирядный	коричневый
<i>tridax</i> Koern.	3	пленчатый	двурядный	серый
<i>violaceum</i> Koern.	3	голозерный	шестирядный	фиолетовый
<i>viride</i> Vav.	3	голозерный	двурядный	голубой
<i>atratum</i> Vav.	2	пленчатый	шестирядный	серый
<i>dupliatrum</i> Koern.	2	голозерный	двурядный	коричневый
<i>himalayense</i> (Ritt.) Koern.	2	голозерный	шестирядный	голубой
<i>macrolepis</i> (A. Br.) Koern.	2	пленчатый	двурядный	серый
<i>nigrescens</i> Koern.	2	пленчатый	двурядный	серый
<i>nudimelanocrithum</i> Giess.	2	голозерный	двурядный	черный
<i>acachicum</i> Giess.	1	голозерный	шестирядный	коричневый
<i>aethiops</i> Koern.	1	голозерный	шестирядный	серый
<i>asmaricum</i> Orl.	1	пленчатый	двурядный	серый
<i>atriscipatum</i> Koern.	1	пленчатый	шестирядный	серо-желтый
<i>atroviolaceum</i> Mansf.	1	голозерный	шестирядный	черный
<i>atterbergianum</i> Regel.	1	пленчатый	двурядный	серый
<i>braunii</i> Koern.	1	пленчатый	двурядный	серый
<i>chungense</i> Aoberg.	1	голозерный	шестирядный	коричневый
<i>daghestanicum</i> Vav.	1	голозерный	двурядный	коричнево-голубой
<i>griseinigrum</i> Vav.	1	голозерный	шестирядный	коричневый
<i>hangaicum</i> Vav.	1	голозерный	шестирядный	фиолетовый
<i>melanocrithum</i> Koern.	1	пленчатый	двурядный	серый
<i>rubrum</i> Giess.	1	пленчатый	двурядный	серо-желтый
<i>schimperianum</i> Koern.	1	пленчатый	шестирядный	серый
<i>steudeli</i> Koern.	1	пленчатый	двурядный	черный
<i>ucrainicum</i> Baum.	1	пленчатый	двурядный	оранжевый
Всего	150			

**Анализ пигментного состава зерна**

Для исследуемых образцов ячменя было определено наличие пигментов антоцианов и меланинов при помощи качественных реакций. Важно отметить, что при добавлении щелочи происходит окисление не только меланина, но и проантоцианидинов, накапливающихся в семенной оболочке и в норме всегда присутствующих в зерне ячменя, поэтому определение присутствия меланина по интенсивности полученного раствора в некоторых случаях может быть затруднено. Для уточнения присутствия меланина в перикарпии и цветковых чешуях дополнительно проводили наблюдение за появлением и развитием окраски зерна в процессе его созревания. Ранее было показано, что меланиновая окраска ячменя обладает определенным паттерном распространения в процессе созревания зерна (Shoeva et al., 2020) – темные пятна появляются на верхушках зерен и постепенно опускаются до основания, также появляются характерные пятна и полосы, которые отличаются от антоциановой пигментации. Поскольку появление антоциановой и меланиновой пигментации у ячменя происходит на

разных стадиях спелости зерна – молочно-восковой и ранней восковой (Glagoleva et al., 2022), то таким образом можно определить, обусловлена ли темная окраска зерновки только антоцианами, накапливающимися в перикарпии зерна и/или в алейроновом слое, или совместным накоплением антоцианов и меланинов.

В результате все образцы разделили на четыре группы: образцы, накапливающие только меланин в оболочках зерна; образцы, накапливающие только антоцианы; образцы с совместным накоплением антоцианов и меланинов; образцы, в которых не было выявлено присутствие ни антоцианов, ни меланина (see Supplementary Materials). Видно, что даже внутри группы образцы могут существенно отличаться по цвету и интенсивности окраски, что связано с локализацией пигмента в слоях зерновки, а также с наличием или отсутствием цветковых чешуй (рис. 1). Было выявлено, что для большинства образцов темная окраска зерна обусловлена присутствием только меланина (60% от общего количества); 14,6% и 14% составляют образцы с антоциановой окраской и с совместным накоплением антоцианов и меланина со-



**Рис. 1. Образцы ячменя из коллекции ВИР с различной окраской зерновок:**

**А** – присутствие антоцианов и меланинов не выявлено. Сверху вниз: var. *nigripallidum* (к-20067), var. *chungense* (к-20469), var. *nigripallidum* (к-20519); **Б** – накопление только антоцианов. Сверху вниз: var. *viride* (к-20079), var. *violaceum* (к-18729), var. *nigripallidum* (к-20526); **В** – накопление только меланинов. Сверху вниз: var. *gracilius* (к-30659), var. *duplinigrum* (к-30625), var. *asmaricum* (к-21567); **Г** – совместное накопление антоцианов и меланинов. Сверху вниз: var. *nigripallidum* (к-17384), var. *dupliatrum* (к-17554), var. *nigrum* (к-1067)

**Fig. 1. Barley accessions from the VIR collection with different pigmentation of their grain:**

**A** – the presence of anthocyanins and melanins was not found. From top to bottom: var. *tibetanum* (к-22430), var. *chungense* (к-20469), and var. *nigripallidum* (к-20519); **B** – accumulation of only anthocyanins. From top to bottom: var. *viride* (к-20079), var. *violaceum* (к-18729), and var. *nigripallidum* (к-20526); **B** – accumulation of only melanins. From top to bottom: var. *gracilius* (к-30659), var. *duplinigrum* (к-30625), and var. *asmaricum* (к-21567); **G** – combined accumulation of anthocyanins and melanins. From top to bottom: var. *nigripallidum* (к-17384), var. *dupliatrum* (к-17554), and var. *nigrum* (к-1067)

ответственно. Среди проанализированных образцов для 11,3% не выявили присутствия ни антоцианов, ни меланина.

### Географическое распространение темной окраски зерновки ячменя

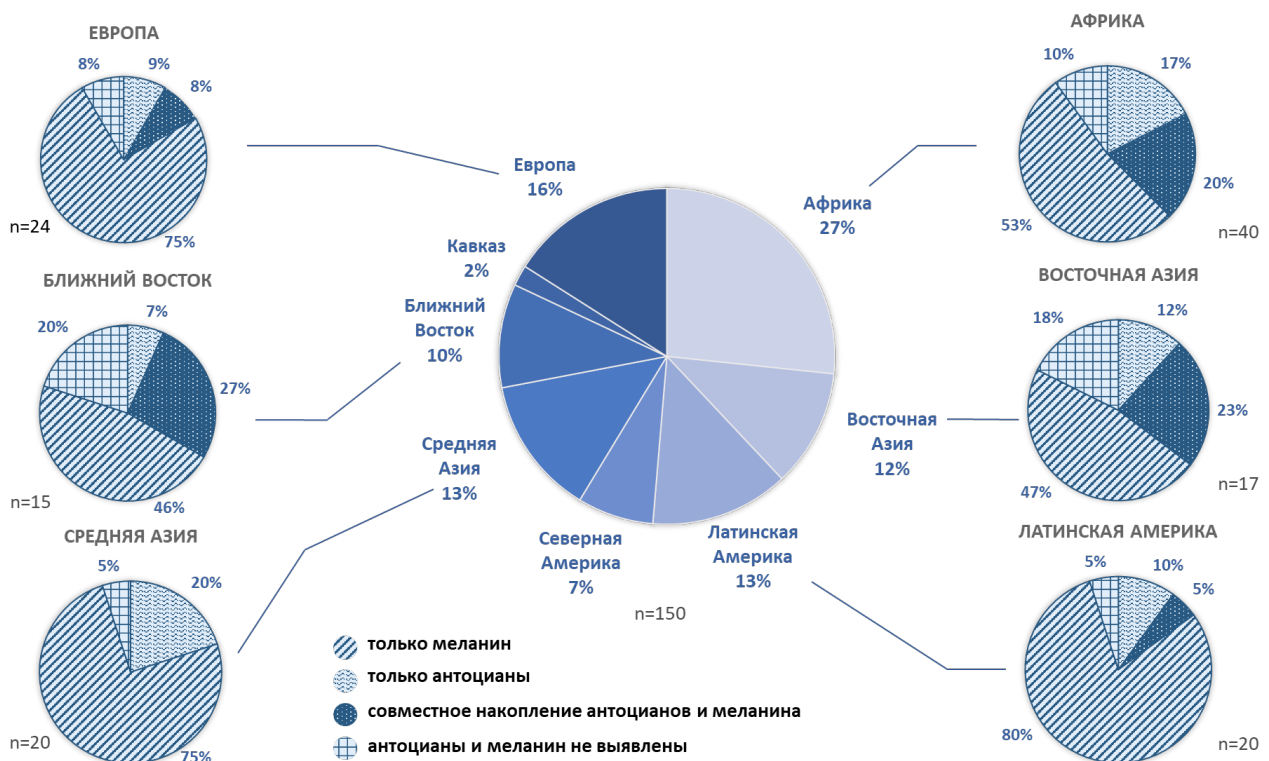
Для анализа распространения темной окраски зерновки ячменя все образцы были разделены на восемь групп в зависимости от их географического происхождения (рис. 2): Африка (Эфиопия, Тунис), Восточная Азия (Китай, Япония, Непал, Пакистан, Индия), Средняя Азия (Азербайджан, Киргизия, Монголия, Туркменистан, Узбекистан), Ближний Восток (Ирак, Иран, Сирия, Турция), Кавказ (Армения, Грузия, Дагестан), Латинская Америка (Аргентина, Боливия, Мексика, Перу), Северная Америка (США, Канада), также в одну группу были объединены образцы из стран Европы, включая образцы из России. Самой многочисленной является Африканская группа (27%), в то время как образцы из Северной Америки и Кавказа составляют всего 7% и 3% от общего количества соответственно. Остальные географические группы представлены примерно одинаковым количеством образцов, которое составляет 10–16% от общего числа. Было показано, что во всех выделенных географических группах преобладают образцы только с меланином в зерне, однако их доля может варьировать от 46% и 47% в образцах с Ближнего Востока и Восточной Азии до 80% в образцах из Латинской Америки. Образцы с совместным накоплением антоцианов и меланина наиболее представлены у ячменей Ближнего Востока (27%), а также Восточной Азии (23%) и Африки (20%), однако среди образцов из Средней Азии такой тип пигментации не был представлен вовсе. Образцы, характеризующиеся

присутствием только антоцианов, а также образцы, для которых не было выявлено наличие антоцианов и меланинов, были представлены во всех географических группах, однако их доля не превышает 20%.

### Обсуждение

В ходе данной работы при помощи качественных реакций на присутствие антоцианов и меланинов, а также визуального наблюдения за развитием окраски в процессе созревания колоса был проведен анализ пигментного состава зерна для 150 образцов ячменя (*Hordeum vulgare*) из коллекции ВИР. Было показано, что среди анализируемых образцов большую часть составляют образцы ячменя, темная окраска зерна которых обусловлена самостоятельным накоплением меланина (60% от общего количества), причем данный тип пигментации является наиболее представленным во всех выделенных географических группах. В последнее время меланин растений привлекает все большее внимание исследователей. Была определена химическая структура меланина, а также определены методы его экстракции, что позволило выделить меланины из оболочек семян растений, принадлежащих к различным таксономическим группам, включая ячмень, что свидетельствует о широкой распространенности данного типа окраски (Glagoleva et al., 2020; Shoeva et al., 2020).

Типы пигментации, обусловленные самостоятельным накоплением антоцианов и совместным накоплением антоцианов и меланинов, являются менее распространенными и составляют 14,6% и 14% от общего количества соответственно. Тем не менее данные типы пигментации представлены во всех выделенных географи-



**Рис. 2.** Соотношение исследуемых образцов в различных районах происхождения (диаграмма в центре) и представленность образцов с различными типами пигментации в выделенных регионах

**Fig. 2.** Ratios of the studied accessions in different areas of origin (diagram in the center) and the representation of accessions with different types of pigmentation in the identified regions

ческих группах. Исключение представляет группа Средней Азии, где не были выявлены образцы с одновременным присутствием антоцианов и меланинов в зерновке. Хотя антоцианы и меланины имеют различную химическую и генетическую природу, существуют данные о возможной взаимосвязи этих метаболических путей (Downie et al., 2003; Shoeva et al., 2016). Более того, было показано, что почти изогенная линия ячменя ВР (*black and purple*) с совместным накоплением антоцианов и меланинов в зерне характеризуется повышенным содержанием антоцианов по сравнению с родительской линией РЛР (*purple lemma and pericarp*) (Glagoleva et al., 2022). Таким образом, образцы ячменя с совместным накоплением антоцианов и меланинов могут служить основой для получения сортов с высоким содержанием антиоксидантов в зерне.

Среди проанализированных образцов ячменя для 11,3% не выявили присутствия антоцианов и меланинов, однако при этом они обладают достаточно темной окраской зерна. Можно предположить, что их пигментация связана с повышенным содержанием других пигментов из группы флавоноидов – проантоцианидинов, которые накапливаются в семенной оболочке и придают зерну привычный желтый цвет (Aastrup et al., 1984). Повышенное содержание проантоцианидинов может обуславливать красную и коричневую окраску зерен у злаков, например у риса (Hosoda et al., 2018).

Среди выделенных географических групп наиболее многочисленной оказалась Африканская группа (27% от общего количества), представленная преимущественно образцами из Эфиопии. Важно отметить, что часть образцов из этой группы представлена разновидностями, эндемичными для Африки, такими как var. *atriscipatum*, var. *atterbergianum*, var. *copticum*, var. *gracilius*, var. *macrolepis*, var. *melanocrithum*, var. *schimperianum*, var. *steudelii* (Lukyanova et al., 1990). Н. И. Вавилов выделял Африканский (или Абиссинский) центр как один из важнейших центров формообразования ячменя, в котором представлено наибольшее генетическое разнообразие (Vavilov, 1967; Lukyanova et al., 1990). Среди образцов из Африки, Восточной Азии и Ближнего Востока достаточно хорошо представлены все выделенные типы пигментации, что согласуется с данными о широком генетическом разнообразии ячменя в этих районах. Считается, что центром доместикации ячменя из дикого предка *Hordeum spontaneum* Koch. является Ближний Восток, а именно область Плодородного полумесяца, что подтверждается разнообразием форм как дикого, так и культурного ячменя в этом регионе, а также данными молекулярно-генетических исследований (Badr et al., 2000; Mascher et al., 2016). Согласно Н. И. Вавилову (Vavilov, 1967; Lukyanova et al., 1990), вторым важнейшим центром формообразования ячменя после Африканского является Восточноазиатский центр. Современные исследования подтверждают наличие специфических аллелей, встречающихся только у ячменя, исторически произрастающего в странах Восточной Азии. Считается, что район Тибета может являться еще одним центром доместикации ячменя (Dai et al., 2014; Wang et al., 2015).

### Заключение

В данной работе был проведен анализ разнообразия ячменя из коллекции ВИР по признаку окраски зерновки при помощи качественных реакций на антоцианы и меланины. Было показано, что темная окраска зерна ячменя преимущественно связана с накоплением меланина, при-

чем данный тип пигментации преобладает во всех выделенных географических регионах. Полученные результаты позволяют полнее охарактеризовать коллекцию ячменя и расширить возможности ее использования.

### References / Литература

- Aastrup S., Outtrup H., Erdal K. Location of the proanthocyanidins in the barley grain. *Carlsberg Research Communications*. 1984;49:105-109. DOI: 10.1007/BF02913969
- Abdel-Aal E.S.M., Hucl P. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats. *Cereal Chemistry*. 1999;76(3):350-354. DOI:10.1094/CCHEM.1999.76.3.350
- Badr A., Sch K.M.R., El Rabey H., Effgen S., Ibrahim H.H., Pozzi C. et al. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*. 2000;17(4):499-510. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330
- Bishaw Z., Struik P.C., van Gastel A.J.G. Wheat and barley seed system in Syria: farmers, varietal perceptions, seed sources and seed management. *International Journal of Plant Production*. 2011;5(4):323-348. DOI: 10.22069/IJPP.2012.744
- Choo A., Vigier B., Ho K.M., Ceccarelli S., Grando S., Franckowiak J.D. Comparison of black, purple, and yellow barleys. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2005;52(2):121-126. DOI: 10.1007/s10722-003-3086-4
- Choo T.M. Genetic resources of Tibetan barley in China. *Crop Science*. 2002;42(5):1759-1760. DOI: 10.2135/cropsci2002.1759
- Dai F., Chen Z.H., Wang X., Li Z., Jin G., Wu D. et al. Transcriptome profiling reveals mosaic genomic origins of modern cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(37):13403-13408. DOI: 10.1073/pnas.1414335111
- Debeaujon I., Léon-Kloosterziel K.M., Koornneef M. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2000;122(2):403-414. DOI: 10.1104/pp.122.2.403
- Di Ferdinando M., Brunetti C., Fini A., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants under abiotic stresses. In: P. Ahmad, M. Prasad (eds). *Abiotic Stress Responses in Plants*. New York, NY: Springer; 2012. p.159-179. DOI: 10.1007/978-1-4614-0634-1\_9
- Downie A.B., Zhang D., Dirk L.M.A., Thacker R.R., Pfeiffer J.A., Drake J.L. et al. Communication between the maternal testa and the embryo and/or endosperm affect testa attributes in tomato. *Plant Physiology*. 2003;133(1):145-160. DOI: 10.1104/pp.103.022632
- Glagoleva A., Kukoeva T., Mursalimov S., Khlestkina E., Shoeva O. Effects of combining the genes controlling anthocyanin and melanin synthesis in the barley grain on pigment accumulation and plant development. *Agronomy*. 2022;12(1):112. DOI: 10.3390/agronomy12010112
- Glagoleva A.Y., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Melanin pigment in plants: current knowledge and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:770. DOI: 10.3389/fpls.2020.00770
- Hosoda K., Sasahara H., Matsushita K., Tamura Y., Miyaji M., Matsuyama H. Anthocyanin and proanthocyanidin contents, antioxidant activity, and *in situ* degradability of black and red rice grains. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*. 2018;31(8):1213-1220. DOI: 10.5713/AJAS.17.0655
- Landi M., Tattini M., Gould K.S. Multiple functional roles of anthocyanins in plant–environment interactions. *Envi-*

- ronmental and Experimental Botany*. 2015;119:4-17. DOI: 10.1016/J.ENVEXPBOT.2015.05.012
- Loskutov I.G., Blinova E.V., Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu. The valuable characteristics and resistance to *Fusarium* disease of oat genotypes. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017;7(20/3):290-298. DOI: 10.1134/S2079059717030108
- Lukyanova M.V., Trofimovskaya A.Y., Gudkova G.N., Terent'eva I.A., Jarosh N.P. Cultivated Flora of the USSR. Vol. 2, Pt 2. Barley (Yachmen). Leningrad: Agropromizdat; 1990. [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. Ленинград: Агропромиздат; 1990).
- Mascher M., Schuenemann V.J., Davidovich U., Marom N., Himmelbach A., Hübner S. et al. Genomic analysis of 6,000-year-old cultivated grain illuminates the domestication history of barley. *Nature Genetics*. 2016;48(9):1089-1093. DOI: 10.1038/ng.3611
- Nicolas J.J., Richard-Forget F.C., Goupy P.M., Amiot M., Aubert S.Y. Enzymatic browning reactions in apple and apple products. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 1994;34(2):109-157. DOI: 10.1080/10408399409527653
- Shoeva O.Yu., Mock H.P., Kukoeva T.V., Börner A., Khlestkina E.K. Regulation of the flavonoid biosynthesis pathway genes in purple and black grains of *Hordeum vulgare*. *PLoS One*. 2016;11(10):e0163782. DOI: 10.1371/journal.pone.0163782
- Shoeva O.Yu., Mursalimov S.R., Gracheva N.V., Glagoleva A.Y., Börner A., Khlestkina E.K. Melanin formation in barley grain occurs within plastids of pericarp and husk cells. *Scientific Reports*. 2020;10(1):179. DOI: 10.1038/s41598-019-56982-y
- Shoeva O.Yu., Strygina K.V., Khlestkina E.K. Genes determining the synthesis of flavonoid and melanin pigments in barley. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):333-342. [in Russian] (Шоева О.Ю., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Гены, контролирующие синтез флавоноидных и меланиновых пигментов ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):333-342). DOI: 10.18699/VJ18.369
- Solano F. Melanin and melanin-related polymers as materials with biomedical and biotechnological applications – Cuttlefish ink and mussel foot proteins as inspired biomolecules. *International Journal of Molecular Sciences*. 2017;18(7):1561. DOI: 10.3390/ijms18071561
- Vavilov N.I. Selected works in two volumes. Vol. I (Izbrannye proizvedeniya v dvukh tomakh. T. I). St. Petersburg: Nauka; 1967. [in Russian] (Вавилов Н.И. Избранные произведения в двух томах. Т. I. Санкт-Петербург: Наука; 1967).
- Wang Y., Ren X., Sun D., Sun G. Origin of worldwide cultivated barley revealed by *NAM-1* gene and grain protein content. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:803. DOI: 10.3389/fpls.2015.00803
- Weltzien E. Evaluation of barley (*Hordeum vulgare* L.) landrace populations originating from different growing regions in the Near East. *Plant Breeding*. 1998;101(2):95-106. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1988.tb00273.x
- Yudina R.S., Gordeeva E.I., Shoeva O.Yu., Tikhonova M.A., Khlestkina E.K. Anthocyanins as functional food components. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(2):178-189. [in Russian] (Юдина Р.С., Гордеева Е.И., Шоева О.Ю., Тихонова М.А., Хлесткина Е.К. Антоцианы как компоненты функционального питания. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(2):178-189). DOI: 10.18699/VJ21.022

### Информация об авторах

**Анастасия Юрьевна Глаголева**, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, glagoleva@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1692-7578>

**Леонид Александрович Новокрещёнов**, лаборант, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, NovokreshchyonovLA@bionet.nsc.ru

**Олеся Юрьевна Шоева**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, olesya\_ter@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5289-8631>

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

**Елена Константиновна Хлесткина**, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

### Information about the authors

**Anastasia Y. Glagoleva**, Associate Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, glagoleva@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1692-7578>



**Leonid A. Novokreschenov**, Laboratory Assistant, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, NovokreshchyonovLA@bionet.nsc.ru

**Olesya Y. Shoeva**, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, olesya\_ter@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5289-8631>

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

**Elena K. Khlestkina**, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

**Вклад авторов:** А.Ю. Глаголева выполнила анализ полученных данных и подготовила текст публикации; Л.А. Новокрещёнов провел экспериментальный анализ; О.Ю. Шоева приняла участие в интерпретации данных и подготовке текста публикации; О.Н. Ковалева оказала помощь в подборе материала для исследования, приняла участие в интерпретации данных и подготовке текста публикации; Е.К. Хлесткина приняла участие в интерпретации данных и критической оценке текста публикации.

**Contribution of the authors:** A.Y. Glagoleva performed the analysis of the obtained data and prepared the text of the manuscript; L.A. Novokreshchenov conducted an experimental analysis; O.Y. Shoeva participated in the interpretation of the data and preparation of the text of the manuscript; O.N. Kovaleva assisted in the selection of plant material for the study, participated in the interpretation of the data and preparation of the text of the manuscript; E.K. Khlestkina participated in the interpretation of the data and critically revised the text of the manuscript.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 21.01.2022; одобрена после рецензирования 04.05.2022; принята к публикации 06.09.2022. The article was submitted on 21.01.2022; approved after reviewing on 04.05.2022; accepted for publication on 06.09.2022.