

doi 10.18699/vjgb-25-142

Селекция на отсутствие проантоцианидинов в зерне ячменя (*Hordeum vulgare* L.): молекулярно-генетический и технологический аспекты

К.А. Молобекова , И.В. Тоцкий , Н.В. Трубочеева , О.Ю. Шоева 

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
 K.molobekova@bionet.nsc.ru

Аннотация. Фенольные соединения составляют значимую группу вторичных метаболитов зерна ячменя и оказывают влияние на его технологические качества при использовании в пивоварении, производстве кормов и пищевых продуктов. Особую роль среди них играют проантоцианидины – полимерные флавоноиды, локализованные в семенной оболочке. Эти соединения обуславливают ряд производственных проблем, таких как коллоидное помутнение пива, а также потемнение крупы после термообработки. Хотя проантоцианидины обладают полезными для здоровья человека свойствами, основанными на их антиоксидантной активности, они могут выступать как антипитательные факторы из-за своей способности связывать белки. В связи с этим была инициирована селекция сортов ячменя, полностью лишенных проантоцианидинов в зерне, в первую очередь для использования в пивоваренной промышленности. Первоначально предполагалось, что их отсутствие не критично для растения, поскольку у пшеницы, кукурузы и риса были выявлены образцы, не содержащие проантоцианидинов в зерне. Однако накопленные данные свидетельствуют, что проантоцианидины выполняют важные физиологические функции: участвуют в поддержании покоя семян, обеспечивают защиту от грибных и бактериальных патогенов и вредителей, и их отсутствие негативно сказывается на агрономических характеристиках. Так, у беспроантоцианидиновых мутантов ячменя, полученных методами индуцированного мутагенеза, отмечено снижение продуктивности и устойчивости к патогенам, повышение риска прорастания зерна на корню и ухудшение ряда технологически важных свойств. Тем не менее мутантные линии активно используются в селекционных программах для создания сортов различного назначения. Цель данного обзора – систематизировать и проанализировать мировой опыт селекции беспроантоцианидиновых сортов ячменя, описать достигнутые результаты для выявления наиболее успешных подходов и определения направлений дальнейших исследований. В работе рассматриваются проблемы, с которыми столкнулись селекционеры при использовании мутантных линий, а также стратегии, позволившие минимизировать негативные побочные эффекты. Показано, что за счет целенаправленного скрещивания и оптимального подбора мутантных аллелей удалось создать конкурентоспособные сорта, сочетающие требуемые технологические качества с удовлетворительными агрономическими характеристиками и отвечающие запросам как пивоваренной, так и пищевой промышленности.


Ключевые слова: ячмень; зерно; проантоцианидины; коллоидное помутнение; беспроантоцианидиновый; пивоварение

Для цитирования: Молобекова К.А., Тоцкий И.В., Трубочеева Н.В., Шоева О.Ю. Селекция на отсутствие проантоцианидинов в зерне ячменя (*Hordeum vulgare* L.): молекулярно-генетический и технологический аспекты. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2025;29(8):1361-1368. doi 10.18699/vjgb-25-142

Финансирование. Работа выполнена по соглашению № 075-15-2025-580 от 25 июля 2025 г. между Министерством науки и высшего образования Российской Федерации и ИЦиГ СО РАН.

Breeding for the absence of proanthocyanidins in grain of barley (*Hordeum vulgare* L.): molecular genetic and technological aspects

C.A. Molobekova , I.V. Totsky , N.V. Trubacheeva , O.Yu. Shoeva 

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
 K.molobekova@bionet.nsc.ru

Abstract. Phenolic compounds constitute a significant group of secondary metabolites in barley grain and influence its technological qualities when used in brewing, feed production, and food manufacturing. Proanthocyanidins – polymeric flavonoids localized in the seed coat – play a particularly important role among them. These compounds are responsible for several production issues, such as colloidal haze in beer and browning of groats after heat treatment. Although proanthocyanidins possess health-beneficial properties based on their antioxidant activity, they can act as

antinutritional factors due to their ability to bind proteins. In this regard, the breeding of barley varieties completely lacking proanthocyanidins in the grain was initiated, primarily for use in the brewing industry. Initially, it was assumed that their absence would not be critical for the plant, since wheat, corn, and rice varieties lacking proanthocyanidins in the grain had been identified. However, accumulated evidence indicates that proanthocyanidins perform important physiological functions: they contribute to the maintenance of seed dormancy, provide protection against fungal and bacterial pathogens and pests, and their absence negatively affects agronomic traits. For instance, proanthocyanidin-free barley mutants obtained through induced mutagenesis exhibit reduced productivity and pathogen resistance, an increased risk of pre-harvest sprouting, and deterioration of several technologically important properties. Nevertheless, these mutant lines are actively used in breeding programs to develop varieties for various purposes. This review aims to systematize and analyze global experience in breeding proanthocyanidin-free barley varieties, describing achieved results to identify the most successful approaches and define future research directions. The work examines challenges faced by breeders when using mutant lines, as well as strategies that have helped minimize negative side effects. It is demonstrated that through targeted crossing and optimal selection of mutant alleles, competitive varieties have been developed that combine the required technological qualities with satisfactory agronomic performance, meeting the demands of both the brewing and food industries.

Key words: barley; grain; proanthocyanidins; beer haze; proanthocyanidin-free; brewing

For citation: Molobekova C.A., Totsky I.V., Trubacheeva N.V., Shoeva O.Yu. Breeding for the absence of proanthocyanidins in grain of barley (*Hordeum vulgare* L.): molecular genetic and technological aspects. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(8):1361-1368. doi 10.18699/vjgb-25-142

Введение

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – важная сельскохозяйственная культура, широко используемая в пивоварении, кормопроизводстве и пищевой промышленности. Качество его зерна определяется не только содержанием белка и крахмала, но и вторичными метаболитами, в частности фенольными соединениями, которые накапливаются в наружных оболочках зерна (Van Hung, 2016). Среди них особый интерес представляют проантоцианидины (ПА), которые играют существенную роль в физиологии растений. Отложение ПА в семенной коже связывают с их участием в поддержании покоя семян (Debeaujon et al., 2000) и защите развивающегося семени от различных факторов, в том числе от грибных и бактериальных патогенов, насекомых-вредителей и воздействия тяжелых металлов (Dixon et al., 2005).

Пищевая и кормовая ценность ПА неоднозначна. С одной стороны, накоплено большое число работ, описывающих их потенциально полезные для человека свойства (Santos-Buelga, Scalbert, 2000). В животноводстве данные соединения изучаются в качестве кормовой добавки, альтернативной антибиотикам (Kumar K. et al., 2022). У жвачных животных умеренное количество ПА в корме (2–4 %) может оказывать благоприятное воздействие, снижая неэффективное расщепление белка в рубце. С другой стороны, ПА выступают как антипитательные факторы при кормлении моногастрических животных, так как их пищеварительная система не способна эффективно расщеплять комплексы ПА с белками (Dixon et al., 2005). При приготовлении каш из зерна ячменя ПА вызывают нежелательное потемнение и тем самым негативно влияют на потребительские качества продукта (Kohyama et al., 2009).

В пивоваренной промышленности ПА являются основной причиной коллоидного помутнения, возникающего при охлаждении пива и ухудшающего его стабильность (Delcours et al., 1984). Для решения данной проблемы используют протеазы и селективные абсорбенты, однако эти методы недостаточно специфичны и могут влиять на вкус и качество пива (Wang, Ye, 2021). Более эффективным подходом является создание сортов ячменя со снижен-

ным уровнем белка или ПА в зерне, что способствует предотвращению помутнения без применения стабилизаторов. Поскольку уменьшение белковой фракции зерна может оказывать более пагубное влияние на растение, приоритетным направлением считается выведение беспроантоцианидиновых (бесПА) сортов (Erdal, 1986; von Wettstein, 2007). Реализация этой задачи стала возможной благодаря получению индуцированных мутантов ячменя с нарушенным синтезом флавоноидов, которые послужили донорами целевого признака в селекционных программах (Jende-Strid, 1993).

В настоящем обзоре обсуждаются проблемы и перспективы, связанные с селекцией бесПА сортов ячменя. Поскольку ПА участвуют в регуляции покоя семян и защите от стресса, их отсутствие может сопровождаться изменениями в скорости прорастания зерен, устойчивости растений к патогенам, модификации солода и других важных качеств. Понимание этих взаимосвязей имеет важное значение при создании коммерческих сортов ячменя, сочетающих отсутствие ПА с высокими агрономическими и техническими характеристиками.

Молекулярно-генетические основы синтеза проантоцианидинов ячменя

Синтез флавоноидов начинается с образования халкона путем конденсации трех молекул малонил-КоА с одной молекулой 4-кумароил-КоА. 4-Кумароил-КоА, помимо этого, служит предшественником не только флавоноидов, но и лигнанов, алломеланинов и лигнина, которые тоже обнаруживаются в зерне ячменя (Bartłomiej et al., 2012; Shoeva et al., 2020; Yu et al., 2023). Флавоноидный путь синтеза ведет к образованию лейкоантоцианидинов, которые являются общими предшественниками ПА и антоцианов (см. рисунок). На этом этапе путь разветвляется: лейкоантоцианидин-редуктаза (LAR) катализирует синтез флаван-3-олов, мономеров ПА, тогда как конкурентный фермент антоцианидин-синтаза (ANS) окисляет лейкоантоцианидины до антоцианидинов (Saito et al., 1999; Tanner et al., 2003). Последующее гликозилирование антоцианидинов приводит к образованию антоцианов. Анто-

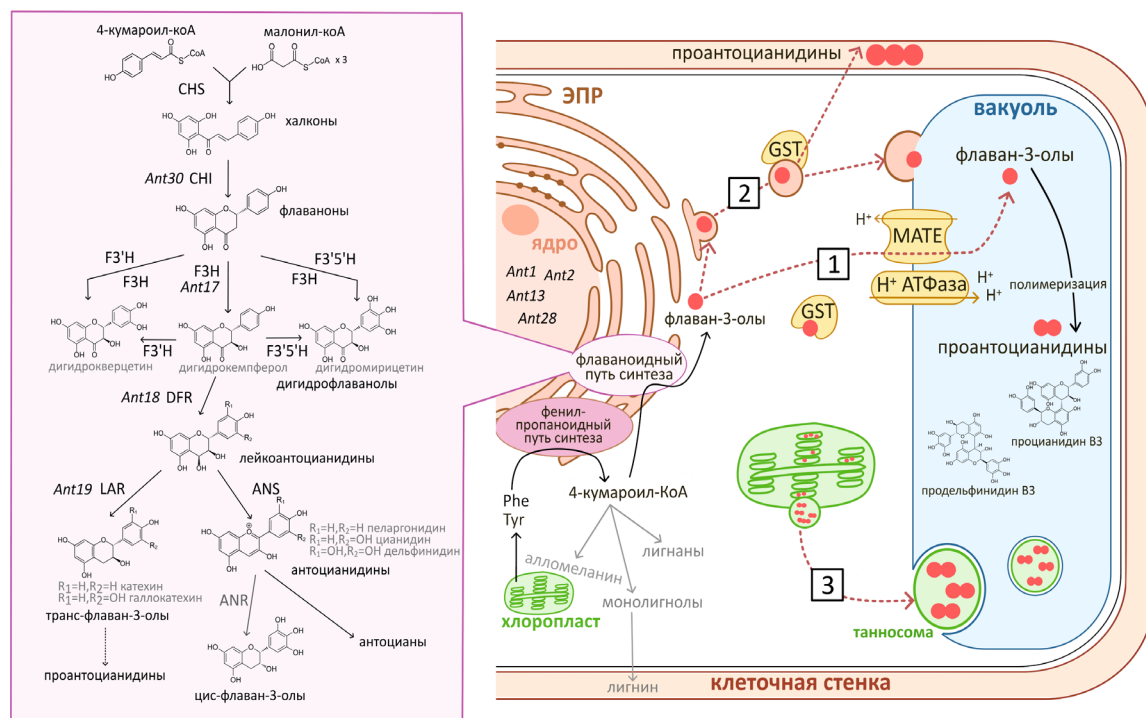


Схема синтеза и внутриклеточного транспорта проантоцианидинов.

Фенилаланин (Phe) и тирозин (Tyr) служат субстратами для синтеза 4-кумаройл-КоА в фенилпропаноидном пути. Из 4-кумаройл-КоА с участием ферментов флавоноидного пути синтеза идет образование флаван-3-олов. Транспорт флаван-3-олов в вакуоль возможен тремя потенциальными механизмами: 1) посредством транспортеров семейства MATE; 2) путем везикулярного транспорта; 3) в составе специализированных органелл – танносом, где может происходить их полимеризация. Белки семейства GST при этом могут связывать флаван-3-олы и облегчать их транспорт в везикулы или вакуоль. Полимеризация флаван-3-олов в ПА в вакуоли может происходить самопроизвольно благодаря кислой среде либо при участии неизвестного фермента. Ферменты флавоноидного пути синтеза: ANR – антоцианидин-редуктаза; ANS – антоцианидин-синтаза; CHI – халкон-флаванон-изомераза (*Ant30*); CHS – халкон-синтаза; DFR – дигидрофлавонол-4-редуктаза (*Ant18*); F3H – флаванон-3-гидроксилаза (*Ant17*); F3'H – флавоноид-3'-гидроксилаза; F3'5'H – флавоноид-3',5'-гидроксилаза; LAR – лейкоантоцианидин-редуктаза (*Ant19*). Активность ферментов флавоноидного пути контролируется регуляторными генами *Ant1*, *Ant2*, *Ant13*, *Ant28*.

цианидины также могут быть восстановлены до флаван-3-олов с помощью антоцианидин-редуктазы (ANR), таким образом формируя альтернативный путь синтеза ПА (Xie et al., 2003).

Полимеризация флаван-3-олов с образованием ПА происходит, вероятно, неферментативно, хотя ранее предполагалось участие неизвестного флаванол-конденсирующего фермента (Jende-Strid, 1993; He et al., 2008; Yu et al., 2023). В качестве стартовых единиц полимеризации предлагаются флаван-3-олы, тогда как удлиняющими считаются лейкоантоцианидины и их производные. Другим важным аспектом биосинтеза ПА является их внутриклеточный транспорт (см. рисунок). Синтез флаван-3-олов идет в цитозоле, в то время как конечное место накопления ПА – вакуоль (Winkel, 2004). Транспорт флаван-3-олов в вакуоль опосредован белками семейства MATE, функционирование которых зависит от протонного градиента на вакуолярной мембране, создаваемого H⁺-АТФазами (Yu et al., 2023). Помимо этого, в транспорте флавоноидов, в том числе ПА, участвуют белки семейства глутатион-S-трансфераз (GST), которые предположительно выполняют функцию связывания и доставки флавоноидов к вакуолярным транспортерам (Pérez-Díaz et al., 2016). Была также предложена модель, согласно которой полимеризация ПА происходит в специализированных органеллах – танносо-

мах, образующихся из тилакоидов хлоропластов (Brillouet et al., 2013).

Биосинтез ПА находится под сложным транскрипционным контролем. Ключевым регуляторным модулем является комплекс MBW, состоящий из транскрипционных факторов семейств MYB, bHLH и WD40 (Bulanov et al., 2025). Этот комплекс активирует экспрессию структурных генов пути биосинтеза флавоноидов, обеспечивая их пространственно-временную регуляцию. У ячменя охарактеризован MYB-фактор, кодируемый геном *HvMyb10* (или *Ant28*), который специфично контролирует синтез ПА за счет регуляции экспрессии генов *Dfr* и *Lar* (Jende-Strid, 1993; Himi et al., 2011). Кроме MBW-комплекса, в регуляции синтеза ПА принимают участие факторы транскрипции семейств WRKY, MADS и WIP (He et al., 2008).

Многие гены, участвующие в синтезе флавоноидов ячменя, были идентифицированы благодаря анализу мутантной коллекции *Anthocyanin-less* (*Ant*). Данная коллекция была создана в 1970-х годах путем индуцированного мутагенеза различных сортов и линий из Европы, Америки и Японии и насчитывает около 900 мутантов с нарушенным синтезом флавоноидов. По результатам тестов на аллелизм на основе 566 мутантов было описано 30 локусов *Ant* (Jende-Strid, 1993). К настоящему времени установлены молекулярные функции лишь для семи из

них (см. рисунок). Особый интерес представляют мутации в локусах *Ant19* и *Ant25–Ant29*, которые специфически подавляют синтез ПА. Хотя молекулярные функции для многих локусов до сих пор не установлены, для некоторых из них была предложена вероятная функция на основе биохимического анализа мутантов. Например, локусы *Ant25*, *Ant27* и *Ant29*, предположительно, кодируют регуляторные факторы, поскольку в соответствующих мутантах нарушена активность сразу нескольких ферментов пути биосинтеза. Тогда как *Ant26*, вероятно, является структурным геном и контролирует конечные этапы синтеза, поскольку в зернах мутантов *ant26* накапливаются мономерные флаван-3-олы при отсутствии ПА (Jende-Strid, 1993).

Мутантные линии не только стали важным инструментом для изучения генов синтеза ПА, но и легли в основу создания бесПА сортов пивоваренного назначения. Первой такой линией стала *ant13.13*, полученная на основе сорта Foma. Несмотря сниженную урожайность *ant13.13* по сравнению с исходным сортом, пиво, полученное из зерна этой линии, демонстрировало превосходную коллоидную стабильность (von Wettstein et al., 1977). Кроме того, с использованием бесПА мутантов удалось показать, что отсутствие ПА в пиве не влияет на его органолептические характеристики (von Wettstein et al., 1977; Delcour et al., 1984). Эти результаты подтвердили перспективность подобного подхода и стимулировали дальнейшие селекционные работы по созданию бесПА сортов ячменя, которые помимо содержания ПА должны учитывать общие требования к сортам пивоваренного назначения.

Качественные показатели пивоваренных сортов ячменя

К пивоваренному ячменю предъявляются довольно жесткие требования (ГОСТ 5060–2021), которые необходимо учитывать при селекции. Ключевым критерием качества зерна считается содержание белка, которое не должно превышать 11.5–12.0 % в пересчете на сухое вещество. Избыток белка препятствует расщеплению крахмала и снижает экстрактивность, тогда как недостаток ограничивает питание дрожжей. Не менее важно достаточное содержание крахмала, который под действием ферментов превращается в сбраживаемые сахара. Для пивоваренного ячменя данный показатель должен составлять не менее 60–65 % сухого вещества (Головин и др., 2008).

Натура зерна (масса 1 л) пивоваренного ячменя, характеризующая его выполненность, должна быть не ниже 660 г/л. Масса 1000 зерен зависит от размера зерен и оптимальна в пределах 40–50 г, так как слишком крупное зерно солодится недостаточно быстро. Крупность, определяемая долей зерен, прошедших через сито 2.5×20 мм, для пивоваренного ячменя первого класса должна составлять не менее 85 %, поскольку крупное зерно содержит больше крахмала и имеет более высокую экстрактивность. Пленчатость, или процентное содержание цветочных пленок от общей массы зерна, не должна превышать 9 %, так как избыток пленок снижает долю крахмала и экстрактивность, а также ухудшает вкус пива, хотя умеренное их количество необходимо для формирования фильтрующего слоя (Хоконова, 2015). Влажность необработанного зерна

не должна превышать 12 % для предотвращения развития плесени и накопления микотоксинов при хранении (Chi et al., 2003). Энергия прорастания и способность к прорастанию критически важны для равномерного солодоращения, так как в непроросших зернах крахмал расщепляется не полностью, что снижает экстрактивность и выход пива. Зерно хорошего качества должно иметь способность к прорастанию более 95 %.

Важнейшим этапом при производстве пива является солодоращение, в процессе которого формируется комплекс гидролитических ферментов (протеаз и амилаз), обеспечивающих гидролиз запасных веществ зерна. Полученный солод служит не только субстратом для брожения, но и источником красящих и ароматических компонентов пива (Bamforth, 2009). Основным качественным показателем солода – экстрактивность (доля сухих веществ, переходящих в сусло), которая для качественного зерна составляет не менее 79 %. Диастатическая сила, измеряемая в единицах Виндеша–Кольбаха (WK) и характеризующая активность амилолитических ферментов, для ярового ячменя должна быть выше 220 ед. WK, а для озимого – 350 ед. WK. Индекс Кольбаха служит показателем степени расщепления белков и выражается отношением растворимого азота к общему содержанию азота в солоде. Его отклонение от оптимальных значений в 35–49 % ведет к проблемам с фильтрацией или ухудшению вкуса (Kumar V. et al., 2023). Для нормального метаболизма дрожжей в процессе брожения необходимо наличие свободного аминного азота, его оптимальная концентрация 140–180 мг/л. Содержание β-глюкана в солоде не должно превышать 200 мг/100 г, поскольку его избыток увеличивает вязкость сусла, что ухудшает фильтрацию и снижает качество пива. Перечисленные показатели являются количественными признаками и контролируются полигенно (Trubacheeva, Pershina, 2021), что существенно затрудняет селекцию ячменя для пивоваренных нужд.

Достижения в селекции беспроантоцианидиновых сортов ячменя

Создание бесПА сортов ячменя, отвечающих жестким пивоваренным стандартам, было сопряжено со значительными трудностями, так как исходные бесПА мутанты демонстрировали целый ряд недостатков: низкую полноту зерна, сниженную урожайность и уменьшенную массу 1000 зерен (Figuerola et al., 1989; Bregitzer et al., 1995; Wu, 1995). Поскольку ПА участвуют в поддержании покоя семени, у мутантов наблюдалось снижение покоя зерен (Himi et al., 2011). Хотя ускоренное и равномерное прорастание может быть преимуществом при солодоращении, сниженный покой увеличивает риск прорастания на корню, особенно в условиях повышенной влажности.

Особое значение имели и технологические ограничения. Для пивоваренных сортов желательное низкое содержание белка, однако у бесПА мутантов отмечалась тенденция к его повышению по сравнению с исходными сортами (von Wettstein et al., 1977; Øverland et al., 1994; Wu, 1995). Солод, полученный из зерна мутантов, обладал сниженной экстрактивностью, диастатической силой и степенью сбраживания (Bregitzer et al., 1995). Несмотря на эти ограничения, мутантные линии активно

Зарегистрированные беспроантоцианидиновые сорта ячменя

Название сорта	Родословная	Год создания	Страна	Организация	Литературный источник
Galant	<i>ant17.148</i> (Triumph)	1985	Дания	Carlsberg Laboratory (Копенгаген)	Erdal, 1986
NFC8808	<i>ant27.488</i> (Zenit) × Sewa × Fergie	1994		Seet Plantbreeding (Хорсенс)	Wettstein, 1995
Caminant	<i>ant28.484</i> (Grit) × Blenheim	1994			
Clarity	–	1993	Великобритания	CRISP Malting Group (Норфолк)	Clarity. Proanthocyanidin-free malt *
Radiant	<i>ant29.667</i> (Harrington) × Baronesse	2003	США	Washington State University Agricultural Research Center (Вашингтон)	von Wettstein et al., 2004
Fritz	<i>ant-499</i> (Apex) × Alexis × Baronesse × Cellar	2014			Rustgi et al., 2020
Yeongbaekchal	Radiant (<i>ant29.667</i>) × Saechalssal	2013	Корея	National Institute of Crop Science, RDA (Ванджу)	Lee et al., 2016
Tochinoibuki	<i>ant28.494</i> (Catrin) × Tochikei216 × Tochikei253	2007	Япония	Tochigi Prefectural Agricultural Experimental Station (Тотиги)	Takayama et al., 2011
Shiratae Nijo	<i>ant28.494</i> × Nishinohoshi	2009		National Agricultural Research Center for Kyushu Okinawa Region (Кумамото), National Institute of Crop Science (Цукуба)	Tonooka et al., 2010
Kirari-mochi	Tochinoibuki (<i>ant28.494</i>) × Yumesakiboshi × Shikoku-hadaka	2009		National Agriculture Research Center for the Western Region (Фукуяма)	Yanagisawa et al., 2011
Mochikinuka	Daikei RF0831 (<i>ant28.494</i>) × Daikei LM1 × Sachiho Golden × Daikei HL9-2-6	2017		Tochigi Prefectural Agricultural Experimental Station (Тотиги)	Yamaguchi et al., 2019
Fukumi Fiber	Yon R kei 3755 / Yon kei 9814 (<i>ant28.2131</i> (Alexis))	2018		National Agriculture Research Center for the Western Region (Фукуяма)	Takahashi et al., 2025

* Clarity. Proanthocyanidin-free malt. 1999. CRISP Malting Group. Доступно: <https://www.yumpu.com/en/document/read/4110511/>

использовались в селекции бесПА сортов, которые были зарегистрированы и возделывались в странах Европы, США, Японии и Республике Корея (см. таблицу).

В Дании на основе мутанта *ant17.148* был выведен сорт Galant. В испытаниях 1982–1983 гг. в 13 европейских регионах Galant показал урожайность, уступающую стандарту лишь на 1–7 % (Erdal, 1986). Однако по сравнению с исходным сортом у Galant был снижен синтез ферментов, расщепляющих полисахариды клеточных стенок и крахмал, что приводило к уменьшению доли ферментируемых сахаров и повышению вязкости сусла (Palmer, 1988). Относительно успешной оказалась японская линия Mokkei 92-130, полученная на основе мутанта *ant13.347*, которая демонстрировала высокую экстрактивность и диастатическую силу. Но приготовленное из нее пиво характеризовалось ускоренным ухудшением органолептических свойств (Fukuda et al., 1999), что, вероятно, было связано с отсутствием фенольных соединений, которые обычно обеспечивают окислительную стабильность пива. В США на основе мутанта *ant-517* было создано более 40 перспективных бесПА линий (Wesenberg et al., 1989). Многие из полученных линий были сравнимы или превосходили стандартный сорт Klages по большинству показателей качества соложения, но уступали по урожай-

ности, процентному содержанию солодового экстракта и имели избыточное количество белка (Wesenberg et al., 1989). Также в США на основе линии *ant13.582* и сортов Azure, Glenn и Hazen были созданы бесПА линии с улучшенными признаками: более ранним колошением, повышенной округлостью зерен и увеличенным содержанием растворимого белка. Однако из-за негативного влияния мутантного аллеля *ant13* на качество солода и другие признаки авторы сочли линию *ant13.582* малоприспособленной для дальнейшей селекции (Horsley et al., 1991).

Таким образом, практика показала, что мутации, блокирующие начальные этапы биосинтеза ПА, как правило, непригодны для создания сортов из-за их плеiotропного влияния на урожайность или пивоваренные качества. Более перспективно использование мутантов с нарушением синтеза ПА на завершающих стадиях, так как это позволяет минимизировать побочное влияние мутаций. Например, мутанты по локусу *Ant26*, у которых нарушено образование ПА на конечных этапах, демонстрируют продуктивность на уровне исходного сорта Grit (Тоцкий и др., 2024). В Дании на основе мутантов *ant27.488* и *ant28.484* были созданы сорта NFC8808 и Caminant соответственно. Сорт Caminant превосходил стандарт по урожайности на 4 %, в том числе в условиях отсутствия фунгицидной за-

щиты (Wettstein, 1995). По ключевым показателям, таким как индекс прорастания, экстрактивность, диастатическая сила, содержание азота и β -глюканов, он соответствовал европейскому стандарту Alexis. В 1999 г. в Великобритании был зарегистрирован сорт Clarity, обладающий высокой коллоидной стабильностью и урожайность (см. таблицу). Авторы не сообщали о родословной сорта, но наличие антоциановой пигментации в вегетативных органах Clarity указывает на то, что нарушение синтеза произошло на конечных этапах.

Следует отметить, что помимо сортов пивоваренного назначения активно развивается селекция фуражных и продовольственных бесПА сортов. В 2003 г. в США был официально утвержден сорт Radiant, созданный на основе мутанта *ant29.667*. Благодаря термостабильной β -амилазе Radiant обладал высокой диастатической силой (von Wettstein et al., 2004). Также он демонстрировал высокую урожайность, устойчивость к ряду патогенов и улучшенные пищевые характеристики, что делало его пригодным для использования не только в пивоваренной, но и в пищевой промышленности. Корейские селекционеры на основе сорта Radiant вывели сорт пищевого назначения Yeongbaekchal (Lee et al., 2016). Каши, приготовленные из зерна Yeongbaekchal, не темнели после термической обработки, что делает продукт более привлекательным для потребителя. Сорт устойчив к вирусу желтой мозаики ячменя (BaYMV), а его урожайность лишь на 5 % ниже контроля.

В США на основе мутанта *ant-499* был получен сорт Fritz, характеризующийся отличной всхожестью и высокой устойчивостью к желтой и листовой ржавчине и мучнистой росе (Rustgi et al., 2020). У исходного мутанта *ant-499* не определен локус, несущий мутацию, однако наличие антоцианов в стебле Fritz говорит о нарушении биосинтеза ПА именно на поздних этапах. Хотя Fritz зарегистрирован как кормовой сорт благодаря высокому содержанию белка и β -глюканов, он также показал хорошие пивоваренные качества, что позволяет рассматривать его как потенциальный сорт двойного назначения.

Японские исследователи на основе мутанта *ant28.494* вывели двурядный сорт Shiratae Nijo (Tonooka et al., 2010). Мутант *ant28.494* изначально восприимчив к BaYMV и отличается поздней спелостью, тем не менее с его использованием удалось получить сорт, не уступающий исходному Nishinohoshi по урожайности и устойчивости к BaYMV и мучнистой росе. Примечательно, что, несмотря на снижение уровня флаван-3-олов и ПА – соединений с противогрибковой активностью, восприимчивость Shiratae Nijo к фузариозу колоса не превышала показатель исходного сорта. На основе того же мутанта *ant28.494* был создан сорт Tochinoibuki (Takayama et al., 2011), сходный со стандартом Sukai Golden по срокам колошения и созревания и массе 1000 зерен. В дальнейшем с использованием сорта Tochinoibuki был выведен голозерный восковой сорт Kirari-mochi, лишенный ПА и амилозы (Yanagisawa et al., 2011). Перловая крупа из зерна Kirari-mochi содержала в 1.5 раза больше β -глюканов по сравнению со стандартным сортом Ichibanboshi, что особенно ценно для производства функциональных продуктов питания. На основе Tochinoibuki также был получен восковой

бесПА сорт Mochikinuka. Особенность сорта заключалась в отсутствии фермента липоксигеназы-1, катализирующей окисление липидов, благодаря чему крупа обладала более приятным привкусом и ароматом (Yamaguchi et al., 2019). Недавним достижением японской селекции стал шестирядный голозерный сорт Fukumi Fiber, сочетающий мутантные аллели *wax* и *amol*, контролирурующие содержание β -глюканов, и *ant28* (Takahashi et al., 2025). Благодаря этому содержание β -глюканов в крупе Fukumi Fiber достигло 13.2 %, что втрое выше, чем у стандарта Ichibanboshi, и вдвое выше, чем у воскового Kirari-mochi.

Таким образом, несмотря на значительные недостатки, изначально присущие бесПА мутантам, целенаправленная селекционная работа доказала возможность создания на их основе конкурентоспособных сортов ячменя.

Заключение

Селекция пивоваренных сортов ячменя, не накапливающих ПА в зерне, была сопряжена с рядом сложностей, связанных со снижением урожайности и качества зерна. Однако мировой опыт создания бесПА сортов позволяет заключить, что выбор мутантной линии в качестве донора признака в значительной степени определяет успех селекции. Показано, что мутации в генах, специфически контролирующих ветвь синтеза ПА, оказывают наименьшее негативное влияние на агрономические признаки, поскольку сохраняется синтез других физиологически важных флавоноидов. Исходя из селекционного опыта и сравнительных морфологических исследований, сегодня наиболее перспективными донорами для селекции бесПА сортов являются мутанты по генам *Ant26*, *Ant28*, *Ant29*. Несмотря на высокий селекционный потенциал мутантов по этим генам, молекулярные функции известны лишь для одного из них – *Ant28*. Отсутствие данных о функциях остальных генов делает невозможным разработку ДНК-маркеров для отбора, эффективно используемых в селекции по гену *Ant28*. Это подчеркивает необходимость проведения фундаментальных исследований молекулярно-генетических механизмов биосинтеза ПА, поскольку именно глубокое понимание этих основ является залогом создания конкурентоспособных коммерческих сортов.

Список литературы / References

- Головин В.В., Левакова О.В., Артемьева Е.А. Инновационная технология выращивания ярового ячменя на пивоваренные цели с использованием современных и перспективных сортов. Рязань, 2008
[Golovin V.V., Levakova O.V., Artem'eva E.A. Innovative Technology of Spring Barley Cultivation for Brewing Purposes Using Modern and Promising Varieties. Ryazan', 2008 (in Russian)]
ГОСТ 5060–2021. Межгосударственный стандарт. Ячмень пивоваренный. Технические условия (введен в действие Приказом Федерального агентства по техническому регулированию и метрологии от 06.12.2021 № 1714-ст).
[GOST 5060–2021. Regional standard. Malting Barley: Specification. Promulgated by the RF Federal Agency for Technical Regulation and Measurement, Directive No. 1714-st of December 6, 2021. (in Russian)]
Тоцкий И.В., Ли Ж., Шоева О.Ю. Влияние локусов *Ant25*, *Ant26*, *Ant27*, контролирующих синтез проантоцианидинов в зерне ячменя (*Hordeum vulgare* L.), на рост и развитие растений. Труды

- по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(2):138-146. doi 10.30901/2227-8834-2024-2-138-146
- [Totsky I.V., Li R., Shoeva O.Yu. The effect of the *Ant25*, *Ant26* and *Ant27* loci controlling proanthocyanidin synthesis in barley (*Hordeum vulgare* L.) grain on plant growth and development. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):138-146. doi 10.30901/2227-8834-2024-2-138-146 (in Russian)]
- Хоконова М.Б. Влияние способа уборки ячменя на урожайность и пивоваренные качества зерна. *Инновационная наука*. 2015;(8-2):87-88
- [Khokonova M. Influence of barley harvesting method on grain yield and brewing qualities. *Innovation Science*. 2015;(8-2):87-88 (in Russian)]
- Bamforth C. Current perspectives on the role of enzymes in brewing. *J Cereal Sci*. 2009;50(3):353-357. doi 10.1016/j.jcs.2009.03.001
- Bartłomiej S., Justyna R.-K., Ewa N. Bioactive compounds in cereal grains – occurrence, structure, technological significance and nutritional benefits – a review. *Food Sci Technol Int*. 2012;18(6):559-568. doi 10.1177/1082013211433079
- Bregitzer P., Wesenberg D.M., Jones B.L. Effect of the ANT-13 locus (proanthocyanidin-free) on the malting quality and agronomic performance of barley. *J Am Soc Brew Chem*. 1995;53(4):191-193. doi 10.1094/ASBCJ-53-0191
- Brillouet J.-M., Romieu C., Schoefs B., Solymosi K., Cheynier V., Fulcrand H., Verdeil J.-L., Conéjéro G. The tannosome is an organelle forming condensed tannins in the chlorophyllous organs of Tracheophyta. *Ann Bot*. 2013;112(6):1003-1014. doi 10.1093/aob/mct168
- Bulanov A.N., Andreeva E.A., Tsvetkova N.V., Zykin P.A. Regulation of flavonoid biosynthesis by the MYB-bHLH-WDR (MBW) complex in plants and its specific features in cereals. *Int J Mol Sci*. 2025;26(2):734. doi 10.3390/ijms26020734
- Ci X.-F., Wu D.-X., Lou X.-Y., Xia Y., Shu Q. Comparative studies on the gelatinization characteristics of five cereal crops. *Acta Agron Sin*. 2003;29(2):300-304
- Debeaujon I., Léon-Kloosterziel K.M., Koornneef M. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in Arabidopsis. *Plant Physiol*. 2000;122(2):403-413. doi 10.1104/pp.122.2.403
- Delcour J.A., Schoeters M.M., Meysman E.W., Dondeyne P., Moerman E. The intrinsic influence of catechins and procyanidins on beer haze formation. *J Inst Brew*. 1984;90(6):381-384. doi 10.1002/j.2050-0416.1984.tb04293.x
- Dixon R.A., Xie D.-Y., Sharma S.B. Proanthocyanidins – a final frontier in flavonoid research? *New Phytol*. 2005;165(1):9-28. doi 10.1111/j.1469-8137.2004.01217.x
- Erdal K. Proanthocyanidin-free barley – malting and brewing. *J Inst Brew*. 1986;92(3):220-224. doi 10.1002/j.2050-0416.1986.tb04404.x
- Figuerola J.D.C., Madson M.A., D'Appolonia B.L. The malting and brewing quality of crosses of barley anthocyanogen-free mutants. *J Am Soc Brew Chem*. 1989;47(2):44-48. doi 10.1094/ASBCJ-47-0044
- Fukuda K., Saito W., Arai S., Aida Y. Production of a novel proanthocyanidin-free barley line with high quality. *J Inst Brew*. 1999;105(3):179-184. doi 10.1002/j.2050-0416.1999.tb00017.x
- He F., Pan Q.-H., Shi Y., Duan C.-Q. Biosynthesis and genetic regulation of proanthocyanidins in plants. *Molecules*. 2008;13(10):2674-2703. doi 10.3390/molecules13102674
- Himi E., Yamashita Y., Haruyama N., Yanagisawa T., Maekawa M., Taketa S. *Ant28* gene for proanthocyanidin synthesis encoding the R2R3 MYB domain protein (Hvmyb10) highly affects grain dormancy in barley. *Euphytica*. 2011;188(1):141-151. doi 10.1007/s10681-011-0552-5
- Horsley R.D., Schwarz P.B., Foster A.E. Effects of gene *ant13* on agronomic and malt quality traits of barley. *Crop Sci*. 1991;31(3):593-598. doi 10.2135/cropsci1991.0011183X003100030009x
- Jende-Strid B. Genetic control of flavonoid biosynthesis in barley. *Hereditas*. 1993;119(2):187-204. doi 10.1111/j.1601-5223.1993.00187.x
- Kohyama N., Fujita M., Ono H., Ohnishi-Kameyama M., Matsunaka H., Takayama T., Murata M. Effects of phenolic compounds on the browning of cooked barley. *J Agric Food Chem*. 2009;57(14):6402-6407. doi 10.1021/jf901944m
- Kumar K., Sinha R.R.K., Kumar S., Nirala R.K., Kumari S., Sahu S.P. Significance of tannins as an alternative to antibiotic growth promoters in poultry production. *Pharma Innovation J*. 2022;11(11S):1435-1440
- Kumar V., Chaturvedi S., Singh G. Brief review of malting quality and frontier areas in barley. *Cereal Res Commun*. 2023;51(1):45-59. doi 10.1007/s42976-022-00292-z
- Lee M.-J., Kim Y.-K., Kim K.-H., Seo W.-D., Kang H.-J., Park J.-C., Hyun J.-N., Park K.-H. Quality characteristics and development of naked waxy barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivar “Yeongbaekchal” without discoloration of cooked barley. *Korean J Breed Sci*. 2016;48(4):529-534. doi 10.9787/KJBS.2016.48.4.529
- Øverland M., Heintzman K.B., Newman C.W., Newman R.K., Ullrich S.E. Chemical composition and physical characteristics of proanthocyanidin-free and normal barley isotypes. *J Cereal Sci*. 1994;20(1):85-91. doi 10.1006/jcrs.1994.1048
- Palmer G. Enzyme development in the aleurone and embryos of Galant and Triumph barleys. *J Inst Brew*. 1988;94(2):61-63. doi 10.1002/j.2050-0416.1988.tb04557.x
- Pérez-Díaz R., Madrid-Espinoza J., Salinas-Cornejo J., González-Villanueva E., Ruiz-Lara S. Differential roles for VviGST1, VviGST3, and VviGST4 in proanthocyanidin and anthocyanin transport in *Vitis vinifera*. *Front Plant Sci*. 2016;7:1166. doi 10.3389/fpls.2016.01166
- Rustgi S., Brouwer B., von Wettstein D., Reisenauer P.E., Lyon S., Ankrah N., Jones S., Guy S.O., Chen X. Registration of ‘Fritz’, a two-row spring barley. *J Plant Regist*. 2020;14(3):242-249. doi 10.1002/plr2.20046
- Saito K., Kobayashi M., Gong Z., Tanaka Y., Yamazaki M. Direct evidence for anthocyanidin synthase as a 2-oxoglutarate-dependent oxygenase: molecular cloning and functional expression of cDNA from a red forma of *Perilla frutescens*. *Plant J Cell Mol Biol*. 1999;17(2):181-189. doi 10.1046/j.1365-313x.1999.00365.x
- Santos-Buelga C., Scalbert A. Proanthocyanidins and tannin-like compounds – nature, occurrence, dietary intake and effects on nutrition and health. *J Sci Food Agric*. 2000;80(7):1094-1117. doi 10.1002/(SICI)1097-0010(20000515)80:7<1094::AID-JSFA569%3E3.0.CO;2-1
- Shoeva O.Yu., Mursalimov S.R., Gracheva N.V., Glagoleva A.Yu., Börner A., Khlestkina E.K. Melanin formation in barley grain occurs within plastids of pericarp and husk cells. *Sci Rep*. 2020;10(1):179. doi 10.1038/s41598-019-56982-y
- Takahashi A., Yoshioka T., Yanagisawa T., Nagamine T., Sugita T. Breeding of Fukumi Fiber, a new six-rowed waxy hull-less barley cultivar containing high levels of β -glucan with a proanthocyanidin-free gene. *Breed Sci*. 2025;75(3):236-243. doi 10.1270/jsbbs.24080
- Takayama T., Sotome T., Oozeki M., Haruyama N., Yamaguchi M., Okiyama T., Nagamine T., Kato T., Watanabe H., Oono K. Breeding of a new two-rowed pearling barley cultivar “Tochinoibuki”. *Bull Tohichi Agric Exp Station*. 2011;66:53-66
- Tanner G.J., Francki K.T., Abrahams S., Watson J.M., Larkin P.J., Ashton A.R. Proanthocyanidin biosynthesis in plants. Purification of legume leucoanthocyanidin reductase and molecular cloning of its cDNA. *J Biol Chem*. 2003;278(34):31647-31656. doi 10.1074/jbc.M302783200
- Tonooka T., Kawada N., Yoshida M., Yoshioka T., Oda S., Hatta K., Hatano T., Fujita M., Kubo K. Breeding of a new food barley cultivar “Shiratae Nijo” exhibiting no after-cooking discoloration. *Breed Sci*. 2010;60(2):172-176
- Trubacheeva N.V., Pershina L.A. Problems and possibilities of studying malting quality in barley using molecular genetic approaches. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov J Genet Breed*. 2021;25(2):171-177. doi 10.18699/VJ21.021

- Van Hung P. Phenolic compounds of cereals and their antioxidant capacity. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2016;56(1):25-35. doi 10.1080/10408398.2012.708909
- von Wettstein D. Breeding of value added barley by mutation and protein engineering. In: *Induced Mutations and Molecular Techniques for Crop Improvement: Proceedings of an international symposium*. Vienna, 1995;67-76
- Von Wettstein D. From analysis of mutants to genetic engineering. *Annu Rev Plant Biol*. 2007;58:1-19. doi 10.1146/annurev.arplant.58.032806.104003
- von Wettstein D., Jende-Strid B., Ahrenst-Larsen B., Sørensen J.A. Biochemical mutant in barley renders chemical stabilization of beer superfluous. *Carlsberg Res Commun*. 1977;42(5):341-351. doi 10.1007/BF02906119
- von Wettstein D., Cochran J., Ullrich S., Kannangara C., Jitkov V., Burns J., Reisenauer P., Chen X., Jones B. Registration of 'Radiant' barley. *Crop Sci*. 2004;44(5):1859-1861. doi 10.2135/cropsci.2004.1859
- Wang Y., Ye L. Haze in beer: its formation and alleviating strategies, from a protein-polyphenol complex angle. *Foods*. 2021;10(12):3114. doi 10.3390/foods10123114
- Wesenberg D.M., Jones B.L., Robbins G.S., Cochran J. Malting quality and agronomic characteristics of selected proanthocyanidin-free barleys. *J Am Soc Brew Chem*. 1989;47(3):82-86. doi 10.1094/ASBCJ-47-0082
- Winkel B.S.J. Metabolic channeling in plants. *Annu Rev Plant Biol*. 2004;55:85-107. doi 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141714
- Wu G. Associations between three proanthocyanidin-free genes and some important characteristics in barley (*Hordeum vulgare* L.). PhD thesis. Univ. of Saskatchewan, 1995
- Xie D.-Y., Sharma S.B., Paiva N.L., Ferreira D., Dixon R.A. Role of anthocyanidin reductase, encoded by *BANYULS* in plant flavonoid biosynthesis. *Science*. 2003;299(5605):396-399. doi 10.1126/science.1078540
- Yamaguchi M., Oozeki M., Sotome T., Oyama M., Kato T., Sekiwa T., Mochizuki T., Okiyama T., Haruyama N., Takayama T. "Mochikunuka", a new two-rowed waxy hulled barley cultivar with superior characteristics of food quality. *Bull Tochigi Prefect Agric Exp Stn Jpn*. 2019;79:1-22
- Yanagisawa T., Nagamine T., Takahashi A., Takayama T., Doi Y., Matsunaka H., Fujita M. Breeding of Kirari-mochi: a new two-rowed waxy hull-less barley cultivar with superior quality characteristics. *Breed Sci*. 2011;61(3):307-310. doi 10.1270/jsbbs.61.307
- Yu K., Song Y., Lin J., Dixon R.A. The complexities of proanthocyanidin biosynthesis and its regulation in plants. *Plant Commun*. 2023;4(2):100498. doi 10.1016/j.xplc.2022.100498

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.10.2025. После доработки 22.12.2025. Принята к публикации 22.12.2025.