

## ОБЗОРЫ/REVIEWS

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17>  
УДК 631.527:577.29



## Молекулярные маркеры в селекции сортов ячменя, устойчивых к ионной токсичности (обзор)

© 2020. Н. В. Новоселова, А. В. Бакулина ✉

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

В обзоре рассмотрены перспективы использования ДНК-маркеров в селекции ячменя на устойчивость к токсичности ионов алюминия, бора, марганца и кадмия. В настоящее время идентифицировано достаточно много генов и локусов количественных признаков (QTLs), связанных с ионоустойчивостью ячменя. Стандартными ген-специфичными маркерами устойчивости к ионам алюминия признаны маркеры 1kb-insertion и HvMATE-21indel, которые сцеплены с геном HvAACT1. Известные QTLs пока требуют валидации, но в перспективе могут служить основой для пирамидирования нескольких локусов устойчивости к ионам алюминия в одном генотипе. Также разработаны молекулярные маркеры, специфичные к генам устойчивости ячменя к бору (HvBot1, HvNIP2;1 и HvBot2), выявлен и валидирован QTL устойчивости ячменя к ионной токсичности марганца QSur.yf.3, идентифицированы QTLs, гены и маркеры, связанные с низким накоплением в растениях ячменя кадмия. Основное внимание в большинстве исследований уделено скорее поиску и разработке маркеров, сцепленных с ионоустойчивостью, чем их практическому применению в селекции новых линий и сортов. Тем не менее, в селекционных программах уже используются маркеры, связанные с устойчивостью ячменя к высоким концентрациям ионов алюминия и бора. Маркер-вспомогательная селекция (MAS) имеет высокий потенциал, а достижения научного прогресса с течением времени делают ее технологии доступнее, проще и дешевле.

**Ключевые слова:** маркер ассоциированная селекция, ячмень, абиотический стресс, алюминий, бор, марганец, кадмий

**Благодарности:** работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (тема № 0528-2019-0008).

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

**Для цитирования:** Новоселова Н. В., Бакулина А. В. Молекулярные маркеры в селекции сортов ячменя, устойчивых к ионной токсичности. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2020;21(1):07-17. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17>

Поступила: 17.01.2020

Принята к публикации: 13.02.2020

Опубликована онлайн: 28.02.2020

## Molecular markers in breeding of ion-resistant barley varieties (review)

© 2020. Nina V. Novoselova, Anna V. Bakulina ✉

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

The review presents the perspectives of using DNA-markers in barley breeding for resistance to toxicity of aluminum, boron, manganese and cadmium ions. Currently, there have been identified quite a number of ion-resistance genes and quantitative trait loci (QTLs). Markers 1 kb-insertion and HvMATE-21indel that are linked to the HvAACT1 gene are recognized as standard gene-specific markers of aluminum resistance. Loci QTLs still require validation, but in the future they can serve as a basis for pyramiding several loci of aluminum tolerance in a single genotype. Molecular markers specific to the boron resistance genes of barley (HvBot1, HvNIP2;1 and HvBot2), and the QTL of barley resistance to the manganese toxicity (QSur.yf.3H) have also been developed. QTLs, genes, and markers related to low cadmium accumulation were identified in barley. Most studies focus on finding and developing markers linked to ion resistance rather than on their practical application in plant selection. However, breeding programs have already used markers related to the resistance of barley to high concentrations of aluminium and boron ions. Marker-assisted selection has high potential, and in course of time advances in science make its technologies more accessible, easier, and less expensive.

**Keywords:** marker-assisted selection, barley, abiotic stress, aluminum, boron, manganese, cadmium

**Acknowledgement:** the research was carried out within the state assignment of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. 0528-2019-0008).

**Conflict of interest:** the authors declare no conflict of interest.

**For citation:** Novoselova N. V., Bakulina A. V. Molecular markers in breeding of ion-resistant barley varieties. *Agrarnaya nauka Euro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2020;21(1):07-17. (In Russ.). <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17>

Received: 17.01.2020

Accepted for publication: 13.02.2020

Published online: 28.02.2020

Маркер-вспомогательная селекция (MAS) – селекция, использующая отбор с помощью молекулярных маркеров (или ДНК-маркеров), тесно сцепленных с целевым геном. Применение ДНК-маркеров позволяет сократить время и объем работы по созданию новых сортов, т. к. растения для анализа можно отбирать на любых стадиях развития, в том числе на ранних, изымая из селекционного процесса значительное количество материала.

На данный момент существует большое разнообразие типов молекулярных маркеров. Первыми ДНК-маркерами, использовавшимися в работах по генетике растений, были RFLP-маркеры, или маркеры полиморфизма длины рестрикционных фрагментов. Развитию исследований по картированию генов и локусов способствовало появление ПЦР-маркеров, более дешевых и удобных в работе, чем предыдущее поколение ДНК-маркеров. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) – универсальный метод анализа, который широко применяется и постоянно совершенствуется. Среди ПЦР-маркеров востребованными и подходящими для идентификации генов проявили себя микросателлитные маркеры (SSR-маркеры). Они предназначены для выявления в генотипе гипервариабельных последовательностей, состоящих из простых повторов (микросателлитов). Следующей ступенью эволюции молекулярных маркеров являются различные технологии на основе использования ДНК-чипов, такие как монолокусные SNP-маркеры (маркеры однонуклеотидного полиморфизма) и мультилокусные DArT-маркеры (маркеры ДНК-чип технологии для изучения разнообразия) [1]. К SNP-маркерам относятся чипы GoldenGate и маркеры KASP (конкурентной аллель-специфичной ПЦР). Важной характеристикой молекулярных маркеров является их пропускная способность. Она зависит, во-первых, от максимального количества локусов, которые могут быть исследованы в ходе анализа, во-вторых, от максимального количества линий или образцов, которые могут быть проанализированы в рамках одного эксперимента без потери экономической эффективности. Вышеперечисленные ДНК-маркеры имеют различную пропускную способность анализа: от низкой (RFLP-маркеры) до средней (SSR-маркеры) и высокой (SNP- и DArT-маркеры). В настоящее время выделяют также маркерные системы с ультравысокой пропускной способностью анализа (англ. ultra high-throughput). К ним относятся GBS-маркеры

(маркеры для генотипирования посредством секвенирования) [2].

Создание устойчивых к абиотическому стрессу сортов – важная задача селекции ячменя. Одним из факторов абиотического стресса является ионная токсичность почвы. Ионная токсичность приводит к нарушению физиологических процессов, происходящих в растениях, что в итоге служит причиной снижения урожайности и ухудшения качества растениеводческой продукции [3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11]. Применение ДНК-маркеров, сцепленных с генами и локусами устойчивости к данному фактору, может способствовать оптимизации схемы селекции, уменьшению времени и трудозатрат, необходимых для создания нового сорта.

**Цель работы** – рассмотреть перспективы использования молекулярных маркеров в селекции сортов ячменя на устойчивость к токсичности ионов алюминия, бора, марганца и кадмия; и на основании анализа накопленного за последние 50 лет мирового опыта относительно генетической детерминации устойчивости ячменя к ионной токсичности выявить наиболее эффективные мишени и разработанные к ним ПЦР-маркеры для дальнейшего внедрения в практическую селекцию ячменя.

**Повышение устойчивости ячменя к ионам алюминия.** Алюминий занимает третье место по распространенности в литосфере после кислорода и кремния. Преобладающим компонентом большинства почвообразующих пород являются алюмосиликаты. Обычно алюминий находится в почве в виде труднорастворимых соединений, однако может быть и в обменно-поглощенном состоянии. Его свободные ионы в токсических концентрациях наносят значительный вред культурным растениям [3]. Наиболее высокая токсичность ионов алюминия проявляется на кислых почвах, при pH ниже 4. К высокой миграционной и реакционной способности алюминия также приводит избыточное увлажнение почвы [4].

Из-за избытка ионов алюминия нарушается минеральное питание растений. В частности, ингибируется поглощение кальция, транспорт фосфора в надземные органы, подавляется усвоение и обмен азота. Продукты взаимодействия ионов алюминия с растением могут вызвать структурные и функциональные повреждения тканей. Токсичность алюминия затрагивает фотосинтетический аппарат растений: уменьшается содержание хло-

рофилла, разрушаются хлоропласты, снижается интенсивность фотосинтеза. Кроме того, может происходить образование активных форм кислорода в тканях растений, что приводит к окислительному повреждению биологических мембран, изменениям в работе антиоксидантных ферментов и дисбалансу метаболитов, участвующих в окислительных реакциях. Высокие концентрации алюминия также влияют на водный режим, снижают всхожесть семян, тормозят рост корневой системы, уменьшают длину и массу корней. В целом, происходит угнетение роста и развития сельскохозяйственных культур, снижается их урожайность [3, 4, 5].

В ряде зарубежных исследований был показан моногенный характер наследования алюмоустойчивости ячменя [12, 13, 14, 15, 16]. Еще в начале 70-х гг. прошлого века в США был определен локус *Alp*, контролирующий толерантность растений ячменя к алюминию [17]. Позднее E. Minella и M. Sorrels [13], работая с сортом Dayton, установили расположение локуса *Alp* на хромосоме 4 (табл. 1); а Y. Tang с соавторами определили RFLP-маркеры, тесно сцепленные с локусом *Alp* [14], благодаря чему появилась возможность отбирать нужные для селекции алюмоустойчивых сортов генотипы.

Таблица 1 – Гены и локусы алюмоустойчивости ячменя /  
Table 1 – Genes and loci of barley aluminum resistance

Локус или ген / Locus or gene	Источник гена / Source of the gene	Хромосомная локализация / Chromosomal localization	Ссылка / Reference
<i>Alp</i>	Dayton	4HL	[13, 17]
<i>Alt (Alp2)</i>	WB229	4HL	[15, 18]
<i>Alp3</i>	Brindabella	4HL	[18]
<i>HvAACT1 (HvMATE)</i>	Murasakimochi, Dayton	4HL	[19, 20]
QTLs	-	1H, 2H, 3H, 4H, 5H, 6H, 7H	[21, 22, 23, 24]

Однако использование RFLP-маркеров связано с применением радиоактивно меченых проб и имеет высокую стоимость [1]. В работах группы австралийских ученых [15, 18] были выделены локусы толерантности к алюминию *Alt (Alp2)* у сорта WB229 и *Alp3* у сорта Brindabella. В дальнейшем исследователи пришли к выводу, что *Alp*, *Alp2* и *Alp3* являются одним и тем же локусом, вероятно с несколькими аллелями, контролирующими разную степень проявления признака, т. к. устойчивость к алюминию у сорта Dayton проявляется сильнее, чем у сортов WB229 и Brindabella [16].

Позднее были разработаны SSR-маркеры, сцепленные с локусом алюмоустойчивости ячменя. По сравнению с RFLP-маркерами, SSR-маркеры более просты и технологичны в использовании, экономически выгодны, не требуют обязательного использования радиоактивных изотопов, что делает их более подходящими для рутинного анализа большого количества образцов. Среди имеющихся SSR-маркеров стоит выделить Bmag353, Bmac310 и HVM68, которые наиболее тесно сцеплены с локусом *Alp* и обладают высоким уровнем полиморфизма. Эффективность отбора алюмоустойчивых генотипов с использованием

маркеров Bmag353 и Bmac310 составляет от 92 до 100 %. Маркеры Bmag353, Bmac310 и HVM68 нашли применение для скрининга исходного материала в селекционных программах Нового Южного Уэльса (Австралия) [15, 16]. Также с их помощью в Чили была создана алюмоустойчивая линия ячменя Andes-171-96-HvAACT1. Использование молекулярных маркеров в ходе селекции дало возможность сохранить 98,7 % генома рекуррентного родителя и успешно перенести ген устойчивости к алюминию от сорта-донора Dayton. При этом у Andes-171-96-HvAACT1 масса зерен с одного растения в условиях токсичности ионов алюминия была значительно выше, чем у изогенных линий, которые не несли гена устойчивости. Кроме того, маркер-вспомогательный отбор в сочетании с методом культуры эмбрионов и выращиванием растений в теплицах позволил сократить весь селекционный процесс до 18 месяцев [25].

J. Ma с соавторами определили у ячменя главный QTL (локус количественного признака), отвечающий за выделение лимонной кислоты и совпадающий по положению на четвертой хромосоме с локусом *Alp*. Это дало возможность подтвердить, что основной механизм алюмоустойчивости ячменя заключается

в выделении лимонной кислоты, нейтрализующей ионы алюминия. При этом происходит связывание алюминия в виде малоподвижных хелатных комплексов на поверхности клеточных стенок корня и в ризосфере, что позволяет замедлить или полностью прекратить поступление токсичных ионов в растение [26]. В 2007 году двумя авторскими коллективами были опубликованы работы по идентификации гена *HvAACT1* (*HvMATE*), продуктом которого является белок-транспортер ионов лимонной кислоты [19, 20].

В дальнейшем были определены различные мутации гена *HvAACT1*, влияющие на степень алюмоустойчивости сортов ячменя (табл. 2). При изучении сорта Murasakimochi, было обнаружено, что экспрессию гена *HvAACT1* значительно повышает инсерция размером 1023 п. н. (1kb- insertion) [27]. В 2013 году Bian соавторами сообщили об еще одной важной мутации – делеции размером 21 п. н. (*HvMATE*-21indel), также увеличивающей экспрессию гена *HvAACT1* [28].

Для определения наличия или отсутствия данных мутаций у сортов ячменя были разработаны соответствующие ПЦР-маркеры. Маркеры 1kb-insertion и *HvMATE*-21indel в настоящий момент являются стандартными ген-специфичными маркерами алюмоустойчивости, наиболее подходящими для отбора требуемых генотипов [29, 30]. В исследованиях отмечается, что по точности определения фенотипической изменчивости *HvMATE*-21indel превосходит маркеры Bmag353 и Bmac310 на 10-20%. [28, 29]. При изучении последовательностей гена *HvAACT1* сортов ячменя с разной устойчивостью к алюминию между ними также был выявлен однонуклеотидный полиморфизм (SNP-1,198), ведущий к изменению аминокислотной последовательности синтезируемого белка. Для определения данной мутации Bian соавторами использовали разработанный ими ген-специфичный маркер Cit7. Сравнение его с Bmac310 и Bmag353 показало, что маркер Cit7 более точен в определении фенотипической изменчивости.

Таблица 2 – Мутации гена *HvAACT1* (*HvMATE*), влияющие на алюмоустойчивость сортов ячменя /  
Table 2 – Mutation of the *HvAACT1* (*HvMATE*) gene that affect the aluminum resistance of barley varieties

Мутация / Mutation	Маркер / Marker	Источник гена / Source of the gene	Ссылка / Reference
1kb-insertion	1kb-insertion	Murasakimochi	[27]
<i>HvMATE</i> -21indel	<i>HvMATE</i> -21indel	Svanhals	[28]
SNP-1,198	Cit7	Br2	[31]

Однако хотя SNP-1,198 и коррелирует с алюмоустойчивостью сортов ячменя, было выявлено, что он играет менее важную роль в проявлении признака по сравнению с мутациями 1kb-insertion и *HvMATE*-21indel [30, 31].

Несмотря на то, что, как уже говорилось ранее, во многих работах был показан моногенный характер наследования устойчивости растений ячменя к ионам алюминия, исследователи указывают, что этот признак может иметь полигенную природу и различаться по механизму регуляции [21, 32, 33]. Так в работе [33] сообщается о 30 генах, различающихся по уровню экспрессии у алюмоустойчивых и алюмочувствительных генотипов ячменя.

В ходе исследований множества культурных сортов и дикорастущих разновидностей ячменя были определены QTLs алюмоустойчивости и сцепленные с ними ДНК-маркеры. Исследователи из Германии при работе с дигамной популяцией ячменя Oregon Wolf идентифицировали минорные QTLs

толерантности к ионам алюминия, находящиеся на второй, третьей и четвертой хромосомах. При этом использовались RFLP-, SSR- и SNP-маркеры. Были определены тесно связанные с данными локусами SSR-маркеры GBM1251 (хромосома 2), GBM1233 (хромосома 3) и RFLP-маркер GBR441 (хромосома 4) [21, 22]. Позднее группа авторов из Китая с помощью DArT-маркеров выявила QTLs алюмоустойчивости у 166 генотипов дикорастущего и культурного ячменя. Маркеры brb-6949 (хромосома 4) и brb-0631 (хромосома 1) определяли соответственно 25,6 и 23,1 % фенотипической изменчивости культурных сортов ячменя по устойчивости к ионам алюминия. Кроме того были идентифицированы новые QTLs алюмоустойчивости у дикорастущих образцов ячменя на второй и седьмой хромосомах [23]. В Австралии также с использованием DArT-маркеров на основании анализа 218 линий культурного и дикорастущего ячменя были определены QTLs, контролирующие алюмо-

устойчивость растений [24]. Восемь из 22 выявленных локусов совпадали с полученными в работе [23]. QTLs, выявленные в ходе указанных исследований, требуют дальнейшего изучения и валидации, что позволит использовать маркер-вспомогательный отбор для пирамидирования генов устойчивости к ионам алюминия в создаваемых сортах.

**Устойчивость к избыточным концентрациям ионов бора и марганца.** Бор является одним из микроэлементов, необходимых для растений, однако разница между недостаточным содержанием бора в почве и его токсичным уровнем очень невелика [34]. Проблема

токсичности бора характерна в основном для засушливых почв с высокой степенью засоленности [35]. Поглощение данного микроэлемента растениями повышается при низком pH почвы, поэтому токсичность высоких концентраций бора может сильнее проявляться на кислых почвах. [34]. Токсичность борат-ионов приводит к хлорозу, краевым ожогам нижних листьев ячменя, снижает урожайность культуры [6].

В 1999 году в работе [36] у алжирского образца ячменя Sahara было описано четыре локуса, отвечающих за устойчивость к токсичности бора, и сцепленные с ними RFLP-маркеры (табл. 3).

Таблица 3 – Гены и локусы устойчивости ячменя к ионам бора /  
Table 3 – Genes and loci of barley resistance to boron ions

Ген или QTL / Gene or QTL	Хромосомная локализация / Chromosomal localization	Ссылка / Reference
QTLs	2H, 3H, 4H, 6H	[36]
<i>HvBot1</i>	4HL	[37, 38]
<i>HvNIP2;1</i>	6HL	[39]
<i>HvBot2</i>	3H	[40]

Установлено, что локус, расположенный на хромосоме 2, контролирует степень поражения листьев. Локус на хромосоме 3 отвечает за рост корней под влиянием борат-ионов. Локус на хромосоме 6 связан с усвоением растениями ячменя бора из почвы, за что также отвечает локус на хромосоме 4, который, кроме того, контролирует длину корней, массу сухого вещества и степень поражения листьев ячменя в условиях токсичности бора. При этом локусы второй и четвертой хромосом признаны ключевыми для MAS на устойчивость сортов ячменя к ионам бора.

В дальнейшем были определены SSR-маркеры, подходящие для широкого применения в селекции на бороустойчивость [41, 42]. В 2002 году был зарегистрирован австралийский сорт ячменя Sloop Vic, в который путем беккроссирования был перенесен локус второй хромосомы из генотипа Sahara [41]. L. Emebiri с соавторами в 2009 году сообщили об успешной интрогрессии локуса бороустойчивости, находящегося на хромосоме 4, в генотип линии пивоваренного ячменя VB9104. В ходе возвратных скрещиваний для отбора нужных генотипов использовался SSR-маркер EBmac679 [43]. Также путем возвратных скрещиваний в другой работе [44] локусы бороустойчивости второй и четвертой хромосом ячменя были перенесены из генотипа Sahara в генотипы

коммерческого сорта Sloop и селекционной линии VB9104. Для отбора генотипов среди беккроссных линий использовались SSR-маркеры EBmac679 и GMS003.

В 2007 году был идентифицирован ген бороустойчивости *HvBot1* [37, 38]. Позднее Schnurbusch с соавторами обнаружили, что за данный признак также отвечает ген *HvNIP2;1*. Продукт гена *HvBot1* влияет на интенсивность выделения бора из корней в почву, а продукт гена *HvNIP2;1* – на интенсивность поглощения бора растениями [39]. Установлено, что к генам-кандидатам, представляющим интерес для MAS ячменя на устойчивость к бору, относится и ген *HvBot2*, чей белок тоже является транспортером бора и находится на хромосоме 3 в области локуса, выявленного ранее [39]. В 2015 году в генах *HvBot1* и *HvNIP2;1* были идентифицированы SNPs, которые имели место в генотипе Sahara, но отсутствовали у чувствительных к токсичности бора сортов. Исследователями также была выявлена характерная для образца Sahara делеция в области гена *HvBot2*. Для определения данных мутаций были разработаны KASP-маркеры. Маркеры wri57 и wri59 позволили обнаружить ранее неизвестный донор бороустойчивости – сорт Ethiopia 756, который в дальнейшем может быть полезен в селекции ячменя [40].

Марганец, как и бор, необходим для роста и развития растений, но может оказывать токсичное действие при избыточной концентрации. При этом ухудшается обмен веществ, нарушаются процессы закладки генеративных органов, оплодотворения и налива зерна [7]. Токсичное действие ионов марганца на растения усиливается при повышенной кислотности почвы и возникновении анаэробных условий [45]. X. Huang с соавторами, изучая различающиеся по устойчивости к затоплению сорта ячменя Yerong (устойчивый) и Franklin (неустойчивый), идентифицировали четыре QTLs, значимых для выживаемости растений при токсичности марганца. Также были определены два QTLs, контролирующие содержание хлорофилла в листьях ячменя в данных условиях. Для картирования популяции использовались DArT- и SSR-маркеры. Интересно, что локус *QSur.yf.1H*, обеспечивающий выживаемость растений при избытке ионов марганца, был определен в генотипе неустойчивого к затоплению сорта Franklin. Установлено, что главный локус толерантности к ионной токсичности марганца *QSur.yf.3H* располагается на третьей хромосоме рядом с SSR-маркером Bmag0013 и определяет 21 % фенотипической изменчивости. Локус *QSur.yf.3H* валидирован и может быть использован в MAS

сорт ячменя, устойчивых к токсичности марганца [46].

**Повышение устойчивости ячменя к токсичности ионов кадмия.** Кадмий является одним из наиболее опасных для растений, животных и человека тяжелых металлов. Загрязнение почвы происходит через сточные воды, отходы промышленных предприятий, а также при внесении фосфорных удобрений и пестицидов, содержащих соли кадмия. Повышенная подвижность кадмия во всех средах приводит к сильной токсичности его ионов для растительного организма [47]. Под влиянием кадмия нарушается фотосинтетическая активность и другие важные процессы жизнедеятельности растений. Это является причиной ухудшения качества растениеводческой продукции [8, 9, 10, 11]. Кроме того, поступая в организм человека вместе с пищей, кадмий негативно влияет на эндокринную и пищеварительную системы, обладает канцерогенным эффектом [48].

На данный момент известны две стратегии устойчивости растений к токсичности ионов кадмия. Первая заключается в уменьшении поступления ионов в корни, вторая – в иммобилизации и запасании кадмия внутри клеток растения [49]. Исходя из высокой опасности кадмия для человека, интерес представляет создание сортов с низким накоплением данного элемента.

Таблица 4 – Гены и локусы устойчивости ячменя к ионам кадмия /  
Table 4 – Genes and loci of barley resistance to cadmium ions

Ген или QTL / Gene or QTL	Хромосомная локализация / Chromosomal localization	Ссылка / Reference
<i>HvHMA2</i>	7H	[52]
QTLs	1H, 2H, 3H, 4H, 5H, 6H, 7H	[50, 51]
<i>HvHMA3</i>	5H	[50]
<i>HvIRT1</i>	4H	
<i>HvNramp5</i>	4H	[50, 53]
<i>HvPAA1</i>	7HS	[51]

Накопление кадмия в органах ячменя является сложным количественным признаком. D. Wu с соавторами [53], проанализировав 100 сортов ячменя с использованием SNP-маркеров, обнаружили положительную корреляцию между концентрацией кадмия в побеге и зерне. В результате работы было идентифицировано девять QTLs, связанных с накоплением кадмия в корнях, 21 QTLs, отвечающих за накопление кадмия в побеге, 14 QTLs, контролирующих перемещение кадмия от корней

к побегу, а также 15 QTLs, контролирующих накопление кадмия в зерне ячменя. Два главных QTLs, отвечающих за накопление кадмия в зерне, были идентифицированы на второй и пятой хромосомах [50]. В недавней работе [51] сообщается о результатах картирования популяции дигамноидных линий, полученных при скрещивании устойчивого к кадмию сорта Weisuobuzhi и неустойчивого сорта Suyinmai 2 с использованием SSR- и GBS-маркеров. Было идентифицировано 24 QTLs, связанных с раз-

личными характеристиками роста и развития растений ячменя в условиях кадмиевого стресса. Выявлено, что локус *qShCd7H*, находящийся на хромосоме 7, связан с накоплением кадмия в побегах ячменя и определяет 17 % фенотипической изменчивости. Исследователи отмечают, что на основе GBS-маркеров TP18054 и TP11089, связанных с этим локусом, могут быть разработаны ПЦР-маркеры для рутинных лабораторных исследований [51]. В ряде работ [50, 51, 52, 53] также определены гены, отвечающие за низкое накопление кадмия в растениях ячменя (табл. 4).

Идентифицированные к настоящему времени QTLs, гены и связанные с ними маркеры в перспективе будут полезны для селекции сортов ячменя с низким накоплением кадмия.

**Заключение.** На данный момент идентифицировано и картировано значительное количество генов и локусов, отвечающих за устойчивость ячменя к токсичности ионов алюминия, бора, марганца и кадмия. Сравнение последовательностей генов устойчивости к ионной токсичности позволяет пойти дальше и выявить конкретные мутации, связанные с признаком. Так, у гена *HvAACT1* установлено несколько мутаций, сцепленных с алюмоустойчивостью. Разработанные для их обнаружения маркеры 1kb-insertion, HvMATE-21indel и Cit7 оказались точнее в определении фенотипической изменчивости, чем неспецифичные SSR-маркеры Bmac310 и Bmag353. У генов устойчивости к бору *HvBot1*, *HvBot2* и

*HvNIP2;1* также выявлены мутации, связанные с проявлением признака.

Стоит отметить, что основное внимание в большинстве исследований уделяется скорее подбору и разработке маркеров, сцепленных с ионоустойчивостью, чем их практическому применению для селекции новых линий и сортов ячменя. С одной стороны, это можно объяснить недостаточным уровнем взаимодействия между молекулярными биологами и селекционерами [54, 55], с другой – кажется вполне естественным, что поиск и разработка маркеров предшествуют их внедрению в схемы селекции. Метод MAS имеет высокий потенциал, а достижения научного прогресса с течением времени делают ее технологии доступнее, проще и дешевле [54]. В селекционных программах уже используются маркеры, связанные с устойчивостью ячменя к высоким концентрациям ионов алюминия и бора. Применение молекулярных маркеров позволяет обнаруживать новых доноров ионоустойчивости, контролировать передачу целевого гена в ходе скрещиваний.

Таким образом, выявление и применение ДНК-маркеров открывает новые перспективы для селекции сортов ячменя, устойчивых к токсичным для растения ионам. Исследования в данной области важны как с точки зрения повышения урожайности растений и качества продукции в неблагоприятных условиях выращивания, так и с точки зрения безопасности и здоровья человека.

#### Список литературы

1. Хлесткина Е. К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;17(4/2):1044-1054. Режим доступа: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/220#>
2. Khlestkina E. K. *Molekulyarnye markery v geneticheskikh issledovaniyakh i v seleksii*. [Molecular markers in genetic studies and breeding]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;17(4/2):1044-1054. (In Russ.). URL: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/220#>
3. Mir R. R., Hiremath P. J., Riera-Lizarazu O., Varshney R. K. Evolving molecular marker technologies in plants: from RFLPs to GBS. *Diagnostics in Plant Breeding*. Springer, Dordrecht, 2013. pp. 229-247. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-94-007-5687-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-007-5687-8_11)
4. Амосова Н. В., Николаева О. Н., Сынзыныс Б. И. Механизмы алюмотолерантности у культурных растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2007;(1):36-42. Режим доступа: <http://agrobiology.ru/articles/1-2007amosova.pdf>
5. Amosova N. V., Nikolaeva O. N., Synzynys B. I. *Mekhanizmy alyumotolerantnosti u kul'turnykh rasteniy (obzor)*. [Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review)]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2007;(1):36-42. (In Russ.). URL: <http://agrobiology.ru/articles/1-2007amosova.pdf>
6. Яковлева О. В. Фитотоксичность ионов алюминия. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2018;179(3):315-331. DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-315-331>
7. Yakovleva O. V. *Fitotoksichnost' ionov alyuminiya*. [Phytotoxicity of aluminum ions]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2018;179(3):315-331. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-315-331>

5. Карманенко Н. М. Сортовая реакция зерновых культур на низкие температуры, условия закисления и ионы алюминия. *Сельскохозяйственная биология*. 2014;(5):66-77. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/sortovaya-reaktsiya-zernovykh-kultur-na-nizkie-temperatury-usloviya-zakisleniya-i-iony-alyuminiya>

Karmanenko N. M. *Sortovaya reaktsiya zernovykh kul'tur na nizkie temperatury, usloviya zakisleniya i iony alyuminiya*. [Response to low temperature, soil acidification and aluminium in the varieties of cereal crops]. *Sel'skokhozyaystven-naya biologiya* = Agricultural Biology. 2014;(5):66-77. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sortovaya-reaktsiya-zernovykh-kultur-na-nizkie-temperatury-usloviya-zakisleniya-i-iony-alyuminiya>

6. Азаренко Ю. А., Гаврильченко О. Л. Влияние высоких концентраций бора и легкорастворимых солей на поступление микроэлемента в растения и их продуктивность. *Омский научный вестник*. 2003;(3(24)):176-179. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-vysokih-kontsentratsiy-bora-i-legkorastvorimyyh-soley-na-postuplenie-mikroelementa-v-rasteniya-i-ih-produktivnost>

Azarenko Yu. A., Gavril'chenko O. L. *Vliyanie vysokikh kontsentratsiy bora i legkorastvorimyykh soley na postuplenie mikroelementa v rasteniya i ikh produktivnost'*. [Effect of high concentration of boron and readily soluble salts to translocation of microelement to plants and their productivity]. *Omskiy nauchnyy vestnik*. 2003;(3(24)):176-179. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-vysokih-kontsentratsiy-bora-i-legkorastvorimyyh-soley-na-postuplenie-mikroelementa-v-rasteniya-i-ih-produktivnost>

7. Побилат А. Е., Волошин Е. И. Марганец в почвах и растениях южной части Средней Сибири. *Микроэлементы в медицине*. 2017;18(2):43-47. Режим доступа: [http://journal.microelements.ru/trace\\_elements\\_in\\_medicine/2017\\_2/43\\_18\(2\)\\_2017.pdf](http://journal.microelements.ru/trace_elements_in_medicine/2017_2/43_18(2)_2017.pdf)

Pobilat A. E., Voloshin E. I. *Marganets v pochvakh i rasteniyakh yuzhnoy chasti Sredney Sibiri*. [Manganese in soils and plants of the southern part of Central Siberia]. *Mikroelementy v meditsine* = Trace Elements in Medicine (Moscow). 2017;18(2):43-47. (In Russ.). URL: [http://journal.microelements.ru/trace\\_elements\\_in\\_medicine/2017\\_2/43\\_18\(2\)\\_2017.pdf](http://journal.microelements.ru/trace_elements_in_medicine/2017_2/43_18(2)_2017.pdf)

8. Черных Н. А., Челтыгмашева И. С., Баева Ю. И. Загрязнение почв тяжелыми металлами и качество растениеводческой продукции. *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2003;(9):179-187. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9912206>

Chernykh N. A., Cheltygmasheva I. S., Baeva Yu. I. *Zagryaznenie pochv tyazhelymi metallami i kachestvo rastenievodcheskoy produktsii*. [Soil pollution and quality of plant production]. *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeiatel'nosti* = RUDN Journal of Ecology and Life Safety. 2003(9):179-187. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9912206>

9. Титов А. Ф., Казнина Н. М., Шалыго Н. В., Радюк М. С., Будакова Е. А., Лайдинен Г. Ф., Таланова В. В., Таланов А. В., Венжик Ю. В., Батова Ю. В. Устойчивость растений семейства POACEAE к кадмию. *Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: мат-лы Всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.)*. Т. 6. Ч. 6. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 129-131. Режим доступа: [http://www.krc.karelia.ru/doc\\_download.php?id=1602&table\\_name=section&table\\_ident=579](http://www.krc.karelia.ru/doc_download.php?id=1602&table_name=section&table_ident=579)

Titov A. F., Kaznina N. M., Shalygo N. V., Radyuk M. S., Budakova E. A., Laydinen G. F., Talanova V. V., Talanov A. V., Venzhik Yu. V., Batova Yu. V. *Ustoychivost' rasteniy semeystva POACEAE k kadmiyu*. [Cadmium-tolerance of POACEAE plants]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka: mat-ly Vseross. konf. (22–27 sentyabrya 2008 g.)*. [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century: Proceedings of All-Russian Conference. (September 22-27, 2008)]. Vol. 6. Part 6. Petrozavodsk: *Karel'skiy NTs RAN*, 2008. pp. 129-131.

10. Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на некоторые физиологические показатели растений ячменя в зависимости от их возраста. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. 2010;(2):27-31. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-kadmiya-na-nekotorye-fiziologicheskie-pokazateli-rasteniy-yachmenya-v-zavisimosti-ot-ih-vozrasta>

Kaznina N. M., Titov A. F., Laydinen G. F., Batova Yu. V. *Vliyanie kadmiya na nekotorye fiziologicheskie pokazateli rasteniy yachmenya v zavisimosti ot ikh vozrasta*. [Cadmium effect on some physiological parameters of barley plants depending on their age]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Transactions of the Karelian research centre of the Russian academy of sciences. 2010;(2):27-31. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-kadmiya-na-nekotorye-fiziologicheskie-pokazateli-rasteniy-yachmenya-v-zavisimosti-ot-ih-vozrasta>

11. Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на водный обмен растений ячменя. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. 2011;(3):57-61. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-kadmiya-na-vodnyy-obmen-rasteniy-yachmenya>

Kaznina N. M., Titov A. F., Laydinen G. F., Batova Yu. V. *Vliyanie kadmiya na vodnyy obmen rasteniy yachmenya*. [Effect of cadmium on water exchange in barley plants]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Transactions of the Karelian research centre of the Russian academy of sciences. 2011;(3):57-61. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-kadmiya-na-vodnyy-obmen-rasteniy-yachmenya>



12. Minella E., Sorrells M. E. Aluminum tolerance in barley: genetic relationships among genotypes of diverse origin. *Crop Science*. 1992;32(3):593-598. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200030005x>
13. Minella E., Sorrells M. E. Inheritance and chromosome location of Alp, a gene controlling aluminum tolerance in 'Dayton' barley. *Plant Breeding*. 1997;116(5):465-469. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb01032>
14. Tang Y., Sorrells M. E., Kochian L. V., Garvin D. F. Identification of RFLP markers linked to the barley aluminum tolerance gene Alp. *Crop Science*. 2000;40(3):778-782. URL: <https://dl.sciencesocieties.org/publications/cs/abstracts/40/3/778>
15. Raman H., Moroni J. S., Sato K., Read B., Scott B. Identification of AFLP and microsatellite markers linked with an aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;105(2-3):458-464. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0934-0>
16. Raman H., Karakousis A., Moroni J. S., Raman R., Read B. J., Garvin D. F., Kochian L. V., Sorrells M. E. Development and allele diversity of microsatellite markers linked to the aluminium tolerance gene Alp in barley. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2003;54(12):1315-1321. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR02226>
17. Reid D. A. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley. *Int Barley Genet Symp Proc*. 1971. pp. 409-413.
18. Raman H., Moroni J. S., Raman R., Karakousis A., Read B., Sato K., Scott B. J. A genomic region associated with aluminium tolerance in barley. *Proceedings of the 10th Australian Barley Technical Symposium*. 2001. URL: <http://www.regional.org.au/au/abts/2001/t3/raman.htm>
19. Furukawa J., Yamaji N., Wang H., Mitani N., Murata Y., Sato K., Katsuhara M., Takeda K., Ma J. F. An aluminium-activated citrate transporter in barley. *Plant and Cell Physiology*. 2007;48(8):1081-1091. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm091>
20. Wang J., Raman H., Zhou M., Ryan P. R., Delhaize E., Hebb D. M., Coombes N., Mendham N. High-resolution mapping of the Alp locus and identification of a candidate gene HvMATE controlling aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;115(2):265-276. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0562-9>
21. Navakode S., Weidner A., Varshney R. K., Lohwasser U., Scholz U., Roder M. S., Borner A. A genetic analysis of aluminium tolerance in cereals. *Agriculturae Conspectus Scientificus*. 2010;75(4):191-196. URL: <https://hrcak.srce.hr/file/98749>
22. Navakode S., Weidner A., Varshney R. K., Lohwasser U., Scholz U., Borner A. A QTL analysis of aluminium tolerance in barley, using gene-based markers. *Cereal Research Communications*. 2009;37(4):531-540. DOI: <https://doi.org/10.1556/CRC.37.2009.4.6>
23. Cai S., Wu D., Jabeen Z., Huang Y., Huang Y., Zhang G. Genome-wide association analysis of aluminum tolerance in cultivated and Tibetan wild barley. *PLoS One*. 2013;8(7): e69776. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069776>
24. Zhou G., Broughton S., Zhang X.-Q., Ma Y., Zhou M., Li C. Genome-wide association mapping of acid soil resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in plant science*. 2016;7:406. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00406>
25. Soto-Cerda B. J., Penaloza E. H., Montenegro A. B., Rypayan A. R., Gallardo M. H., Salvo-Garrido H. An efficient marker-assisted backcrossing strategy for enhancing barley (*Hordeum vulgare* L.) production under acidity and aluminium toxicity. *Molecular breeding*. 2013;31(4):855-866. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9839-7>
26. Ma J. F., Nagao S., Sato K., Ito H., Furukawa J., Takeda K. Molecular mapping of a gene responsible for Al-activated secretion of citrate in barley. *Journal of Experimental Botany*. 2004;55(401):1335-1341. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh152>
27. Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Saisho D., Yamane N., Takahashi H., Sato K., Nakazono M., Ma J. F. Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley. *Nature Communications*. 2012;3:713. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms1726>
28. Bian M., Waters I., Broughton S., Zhang X.-Q., Zhou M., Lance R., Sun D., Li C. Development of gene-specific markers for acid soil/aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular breeding*. 2013;32(1):155-164. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9859-3>
29. Ma Y., Li C., Ryan P. R., Shabala S., You J., Liu J., Liu C., Zhou M. A new allele for aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC genomics*. 2016;17(1):186. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2551-3>
30. Ferreira J. R., Faria B. F., Junior M. C., Delatorre C. A., Minella E., Pereira J. F. Is a non-synonymous SNP in the HvAACT1 coding region associated with acidic soil tolerance in barley? *Genetics and molecular biology*. 2017;40(2):480-490. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0225>
31. Bian M., Jin X., Broughton S., Zhang X.-Q., Zhou G., Zhou M., Zhang G., Sun D., Li C. A new allele of acid soil tolerance gene from a malting barley variety. *BMC genetics*. 2015;16(1):92-102. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0254-4>
32. Щенникова И. Н., Лисицын Е. М. Внутривидовая вариабельность генетического контроля алюмоустойчивости ячменя и овса. Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития

растений под воздействием факторов среды: мат-лы Междунар. науч. конф. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 287-290. Режим доступа: [http://www.krc.karelia.ru/doc\\_download.php?id=5198&table\\_name=publ&table\\_ident=9714](http://www.krc.karelia.ru/doc_download.php?id=5198&table_name=publ&table_ident=9714)

Shchennikova I. N., Lisitsyn E. M. *Vnutrividovaya variabel'nost' geneticheskogo kontrolya alyumoustoychivosti yachmenya i ovsa*. [Intravarietal variability of genetic control of aluminum resistance in barley and oats]. *Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy: mat-ly Mezhdunar. nauch. konf.* [Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors: Proceedings of the International scientific Conf.]. Petrozavodsk: *Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN*, 2011. pp. 287-290.

33. Dai H., Cao F., Chen X., Zhang M., Ahmed I. M., Chen Z.-H., Li C., Zhang G., Wu F. Comparative proteomic analysis of aluminum tolerance in Tibetan wild and cultivated barleys. *PloS one*. 2013;8(5):e63428. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063428>

34. Goldberg S. Reactions of boron with soils. *Plant and soil*. 1997;193(1-2):35-48. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004203723343>

35. Yau S. K., Ryan J. Boron toxicity tolerance in crops: a viable alternative to soil amelioration. *Crop Science*. 2008;48(3):854-865. URL: [http://www.plantstress.com/Articles/up\\_toxicity\\_files/BoronTox-CropSci08.pdf](http://www.plantstress.com/Articles/up_toxicity_files/BoronTox-CropSci08.pdf)

36. Jefferies S. P., Barr A. R., Karakousis A., Kretschmer J. M., Manning S., Chalmers K. J., Nelson J. C., Islam A. K. M. R., Langridge P. Mapping of chromosome regions conferring boron toxicity tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and applied Genetics*. 1999;98(8):1293-1303. DOI: <https://doi.org/10.1007/s001220051195>

37. Sutton T., Baumann U., Hayes J., Collins N. C., Shi B.-J., Schnurbusch T., Hay A., Mayo G., Pallotta M., Tester M., Langridge P. Boron-toxicity tolerance in barley arising from efflux transporter amplification. *Science*. 2007;318(5855):1446-1449. DOI: <http://dx.doi.org/10.1126/science.1146853>

38. Reid R. Identification of boron transporter genes likely to be responsible for tolerance to boron toxicity in wheat and barley. *Plant and cell physiology*. 2007;48(12):1673-1678. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm159>

39. Schnurbusch T., Hayes J., Hrmova M., Baumann U., Ramesh S. A., Tyerman S. D., Langridge P., Sutton T. Boron toxicity tolerance in barley through reduced expression of the multifunctional aquaporin HvNIP2; 1. *Plant Physiology*. 2010;153(4):1706-1715. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.158832>

40. Hayes J. E., Pallotta M., Garcia M., Oz M. T., Rongala J., Sutton T. Diversity in boron toxicity tolerance of Australian barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *BMC plant biology*. 2015;15(1):231. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0607-1>

41. Karakousis A., Barr A. R., Chalmers K. J., Ablett G. A., Holton T. A., Henry R. J., Lim P., Langridge P. Potential of SSR markers for plant breeding and variety identification in Australian barley germplasm. *Australian journal of agricultural research*. 2003;54(12):1197-1210. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR02178>

42. Karakousis A., Barr A. R., Kretschmer J. M., Manning S., Jefferies S. P., Chalmers K. J., Islam A. K. M., Langridge P. Mapping and QTL analysis of the barley population Clipper× Sahara. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2003;54(12):1137-1140. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR02180>

43. Emebiri L. C., Michael P., Moody D. B. Enhanced tolerance to boron toxicity in two-rowed barley by marker-assisted introgression of favourable alleles derived from Sahara 3771. *Plant and Soil*. 2009;314(1-2):77-85. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9707-0>

44. McDonald G. K., Eglinton J. K., Barr A. R. Assessment of the agronomic value of QTL on chromosomes 2H and 4H linked to tolerance to boron toxicity in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant and Soil*. 2010;326(1-2):275-290. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0006-1>

45. Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб.: изд-во ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.

Alekseev Yu. V. *Tyazhelye metally v agrolandshafte*. [Heavy metals in agrolandscape]. Saint-Petersburg: *izd-vo PIYaF RAN*, 2008. 216 p.

46. Huang X., Fan Y., Shabala L., Rengel S., Shabala S., Zhou M. X. A major QTL controlling the tolerance to manganese toxicity in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular breeding*. 2018;38(2):16. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11032-017-0767-9>

47. Басов Ю. В., Козьявина К. Н. Способы снижения фитотоксичности соединений свинца и кадмия. *Образование, наука и производство*. 2014;(4(9)):17-20. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/sposoby-snizheniya-fitotoksichnosti-soedineniy-svintsa-i-kadmiya>

Basov Yu. V., Kozyavina K. N. *Sposoby snizheniya fitotoksichnosti soedineniy svintsa i kadmiya*. [Ways to reduce the phytotoxicity of lead and cadmium compounds]. *Obrazovanie, nauka i proizvodstvo* = The Education and Science Journal. 2014;(4(9)):17-20. (In Russ.). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sposoby-snizheniya-fitotoksichnosti-soedineniy-svintsa-i-kadmiya>

48. Шур П. З., Фокин В. А., Новоселов В. Г. К вопросу об оценке допустимого суточного поступления кадмия с продуктами питания. *Здоровье населения и среда обитания*. 2015;(12 (273)):30-33. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25005087>

Shur P. Z., Fokin V. A., Novoselov V. G. *K voprosu ob otsenke dopustimogo sutochnogo postupleniya kadmiya s produktami pitaniya*. [To the issue of assessing the acceptable daily intake of cadmium with food]. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya* = Public Health and Life Environment. 2015;(12 (273)):30-33. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25005087>

49. Verbruggen N., Hermans S., Schat H. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants. *New Phytol.* 2009;181(4):759–776. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02748.x>

50. Wu D., Sato K., Ma J. F. Genome-wide association mapping of cadmium accumulation in different organs of barley. *New Phytologist.* 2015;208(3):817-829. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13512>

51. Wang X.-K., Gong X., Cao F., Wang Y., Zhang G., Wu F. HvPAA1 Encodes a P-Type ATPase, a Novel Gene for Cadmium Accumulation and Tolerance in Barley (*Hordeum vulgare* L.). *International journal of molecular sciences.* 2019;20(7):1732. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20071732>

52. Mills R. F., Peaston K. A., Runions J., Williams L. E. HvHMA2, a P1B-ATPase from barley, is highly conserved among cereals and functions in Zn and Cd transport. *PLoS One.* 2012;7(8):e42640. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042640>

53. Wu D., Yamaji N., Yamane M., Kashino-Fujii M., Sato K., Ma J. F. The HvNramp5 transporter mediates uptake of cadmium and manganese, but not iron. *Plant physiology.* 2016;172(3):1899-1910. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.01189>

54. Леонова И. Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2014;17(2):314-325. Режим доступа: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/153/155>

Leonova I. N. *Molekulyarnye markery: ispol'zovanie v seleksii zernovykh kul'tur dlya identifikatsii, introgressii i piramirovaniya genov*. [Molecular markers: implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2014;17(2):314-325. (In Russ.). URL: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/153/155>

55. Сиволап Ю. М. Молекулярные маркеры и селекция. *Цитология и генетика.* 2013;47(3):71-80. Режим доступа: <https://doi.org/10.3103/S0095452713030080>

Sivolap Yu. M. *Molekulyarnye markery i seleksiya*. [Molecular markers and plant breeding]. *Tsitologiya i genetika* = Cytology and Genetics. 2013;47(3):71-80. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.3103/S0095452713030080>

#### Сведения об авторах

**Новоселова Нина Владиславовна**, младший научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, ФБГНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: [priemnaya@fanc-sv.ru](mailto:priemnaya@fanc-sv.ru),

**ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>, e-mail: [syllvana@mail.ru](mailto:syllvana@mail.ru)

✉ **Бакулина Анна Владимировна**, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией молекулярной биологии и селекции, ФБГНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: [priemnaya@fanc-sv.ru](mailto:priemnaya@fanc-sv.ru), **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0002-5171-2476>, e-mail: [drugaeann1@rambler.ru](mailto:drugaeann1@rambler.ru)

#### Information about the authors

**Nina V. Novoselova**, junior researcher, the Laboratory of Molecular Biology and Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>, e-mail: [syllvana@mail.ru](mailto:syllvana@mail.ru)

✉ **Anna V. Bakulina**, PhD in Biological Science, senior researcher, Head of the Laboratory of Molecular Biology and Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0002-5171-2476>, e-mail: [drugaeann1@rambler.ru](mailto:drugaeann1@rambler.ru)

✉ – Для контактов / Corresponding author