https://doi.org/10.30766/2072-9081.2026.27.2.319–330
УДК 633.16

(cc) BY

Результаты генотипической и фенотипической оценки сортов ячменя по устойчивости к алюминию

© 2026. А. В. Бакулина✉, Е. А. Бессолицына, О. Н. Шуплецова, Л. С. Савинцева
ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

В данной работе сопоставляли результаты молекулярно-генетического анализа с использованием ПЦР-маркеров (HVM68, 1kb-insertion, HvMATE-21indel) десяти генотипов Hordeum vulgare* L. *с фенотипической оценкой их алюмоустойчивости. Объектом исследования служили сорта ячменя Новичок, Дина, Форвард, Бионик, Витрум, Родник Прикамья, Памяти Дудина (Россия), Зазерский 85 (Беларусь), Triumph (Дания), Tallon (Австралия). Установлено, что изучаемые генотипы ячменя не имели мутации 1kb-insertion (ПЦР-продукт 1841 п. н.), усиливающей экспрессию гена HvAACT1 (у всех сортов получены ПЦР-продукты размером 818 п. н.). Делеция HvMATE-21indel (ПЦР-продукт 475 п. н.) была обнаружена в геноме трех сортов – алюмоустойчивых Новичок, Бионик и кистотоустойчивого Родник Прикамья. При использовании микросателлитного маркера HVM68 у сортов ячменя были выявлены ампликоны в диапазоне 175–220 п. н. Сделано предположение, что исследованные генотипы ячменя имеют разные механизмы регуляции гена HvAACT1 и/или характеризуются его полиморфизмом, что требует дальнейшего изучения. Среди использованных в работе ПЦР-маркеров алюмоустойчивости ячменя наиболее перспективным является маркер HvMATE-21indel. На основании морфологической оценки проростков по показателю «индекс длины корней» бóльшая часть сортов (90 %) была отнесена к умеренно устойчивым (Форвард, Новичок, Витрум, Зазерский 85, Tallon) и устойчивым (Дина, Бионик, Родник Прикамья, Triumph) генотипам. При этом ген-специфичный маркер HvMATE-21indel выявили только у трёх сортов, что свидетельствует о необходимости расширения набора ДНК-маркеров, применяемых для идентификации мутаций гена HvAACT1 и его регуляторных областей. Использованный подход цитологической оценки алюмоустойчивости перспективен для определения реакции генотипа на моделируемый алюмокислый стресс, но требует дальнейшей оптимизации. Для характеристики алюмоустойчивости ячменя по фенотипу целесообразно использовать комплексный подход, включающий как полевые, так и лабораторные оценки.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L.*, алюмоустойчивость, ген HvAACT1, ПЦР-маркеры, ИДК, цитологическая оценка*

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (темы №№ FNWE-2025-0001, FNWE-2025-0008).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в оценку данной статьи.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Бакулина А. В., Бессолицына Е. А., Шуплецова О. Н., Савинцева Л. С. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2026;27(2):319–330. DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2026.27.2.319-330

Поступила в редакцию: 24.10.2025 Принята к публикации: 16.03.2026
Доработана после рецензирования: 23.01.2026 Опубликована онлайн: 27.04.2026

Results of genotypic and phenotypic evaluation of barley cultivars for aluminum tolerance

© 2026. Anna V. Bakulina✉, Ekaterina A. Bessolitsyna, Olga N. Shupletsova, Larisa S. Savintseva
Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

This study compared the results of molecular genetic analysis using PCR markers (HVM68, 1kb-insertion, HvMATE-21indel) of ten barley (Hordeum vulgare* L.*) genotypes with a phenotypic evaluation of their aluminum tolerance. The objects of the study were barley cultivars 'Novichok', 'Dina', 'Forvard', 'Bionik', 'Vitrum', 'Rodnik Prikamiya', 'Pamyati Dudina' (Russia), 'Zazerskij 85' (Belarus), 'Triumph' (Denmark), 'Tallon' (Australia). It was established that the studied barley genotypes did not have the 1kb-insertion mutation (PCR product 1841 bp), which enhanced the expression of the HvAACT1 gene (PCR products with a size of 818 bp were obtained in all cultivars). The HvMATE-21indel deletion (PCR product 475 bp) was detected in the genome of three cultivars – aluminum-tolerant 'Novichok', 'Bionik' and acid-tolerant 'Rodnik Prikamiya'. When using the HVM68 microsatellite marker, amplicons in the range of 175–220 bp were detected in barley cultivars. It is assumed that the studied barley genotypes have different mechanisms of regulation of the HvAACT1 gene and/or are characterized by its polymorphism, which requires further study. Among the PCR markers of barley aluminum tolerance used in the work, the most promising is the HvMATE-21indel marker. Based on the morphological evaluation of seedlings according to root length index (RLI), most of the cultivars (90 %) were classified as moderately tolerant ('Forvard, 'Novichok, 'Vitrum, 'Zazerskij 85', 'Tallon') and tolerant ('Dina', 'Bionik', 'Rodnik Prikamiya', 'Triumph') genotypes. At the same time the HvMATE-21indel gene-specific marker was detected in only three cultivars, which indicated the need to expand the set of DNA markers used to identify mutations in the HvAACT1 gene and its regulatory regions. The method used for cytological evaluation of aluminum tolerance

is promising for determining the genotype response to modeled aluminum-acid stress but requires further optimization. To characterize the aluminum tolerance of barley by phenotype it is advisable to use an integrated approach, including both field and laboratory analyses.

Keywords: *Hordeum vulgare* L.*, tolerance to aluminum toxicity, HvAACT1 gene, PCR markers, RTI, cytological evaluation*

Acknowledgments: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian within the state assignment of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. FNWE-2025-0001, FNWE-2025-0008).

The authors thank the reviewers for their contribution to the expert evaluation of this work.

Conflict of interests: the authors stated that there was no conflict of interests.

For citations: Bakulina A. V., Bessolitsyna E. A., Shupletsova O. N., Savintseva L. S. Results of genotypic and phenotypic evaluation of barley cultivars for aluminum tolerance. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2026;27(2):319–330. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2026.27.2.319-330

Received: 24.10.2025 Accepted for publication: 16.03.2026
Revised: 23.01.2026 Published online: 27.04.2026

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – культура, хорошо адаптированная к различным неблагоприятным условиям окружающей среды в сравнении с другими злаками, однако наиболее чувствительная к токсичности ионов алюминия (Al^{3+}) в кислых почвах [1, 2]. Негативное воздействие алюминия сильнее проявляется на ранних стадиях развития растений и при недостатке питательных веществ [3]. Известно, что ионы Al^{3+} обладают высокой реакционной способностью, а для их связывания в растительных клетках имеется много потенциальных мишеней. Ионы Al^{3+} взаимодействуют с клеточной стенкой, клеточной мембраной и компонентами симпласта, вследствие чего оказывают влияние на широкий спектр протекающих в клетке процессов [4, 5]. Более того, доказано, что ионы Al^{3+}, попадая в ядро, вызывают повреждение ДНК [6]. Таким образом, изменения на клеточном уровне, вызванные токсичностью алюминия, приводят к ингибированию деления и удлинения клеток корня, снижению поглощения воды и питательных веществ, а в конечном итоге – к потере урожая зерна [7].

Способность ячменя противостоять вредному воздействию токсичных ионов алюминия – это сложный биологический процесс, который обусловлен генетическими характеристиками растения [8]. Основным геном, связанным с устойчивостью ячменя к алюминию, является *HvAACT1*, локализованный на хромосоме 4H и кодирующий белок-транспортер цитрата. Механизм устойчивости основан на нейтрализации цитратом ионов Al^{3+} путем их связывания клетками кончика корня в малоподвижные хелатные комплексы, что препятствует или замедляет попадание токсичных ионов внутрь растения [9]. Установлено, что уровень экспрессии гена *HvAACT1* конститутивно выше у устойчивых к алюминию генотипов, чем у чувствительных [10].

Полезным инструментом для выявления в геноме ячменя генов/локусов алюмоустойчивости и их мутаций, влияющих на проявление признака, являются молекулярные маркеры. Одними из первых в селекции на алюмоустойчивость ячменя были использованы микросателлитные маркеры (SSR-маркеры). Среди известных SSR-маркеров ячменя Bmag353, Bmac310 и HVM68 наиболее тесно сцеплены с локусом алюмоустойчивости *Alp* и характеризуются высоким уровнем полиморфизма [11, 12].

Разработаны также маркеры для выявления различных мутаций гена *HvAACT1 (HvMATE)*, который по расположению совпадает с *Alp* [10, 13]. У устойчивых к Al азиатских генотипов ячменя обнаружена вставка размером 1023 п. н. (1kb-insertion) в 5′-нетранслируемой области (5'-UTR) *HvAACT1*, которая функционирует как промотор и значительно усиливает экспрессию гена в клетках кончика корня [14]. Для европейских сортов ячменя сообщается о выявлении вставки мультиретротранспозон-подобной последовательности (MRL) размером не менее 15,3 тыс. п. н., которая также проявляет промоторную активность и значительно повышает экспрессию *HvAACT1* в кончиках корней Al-толерантных образцов [15]. Разработан маркер (HvMATE-21indel) для выявления делеции 21 п. н. в 3′-нетранслируемой области (3'-UTR) гена *HvAACT1*. Данный полиморфизм подтвержден у сортов, которые используются в качестве источника устойчивости к кислым почвам в программах селекции ячменя в Австралии, а эффективность маркера HvMATE-21indel превысила таковую у маркеров Bmag353, Bmac310 [1]. Позже был разработан ген-специфичный маркер Cit7, который позволяет выявлять однонуклеотидный полиморфизм (SNP), обусловливающий аминокислотную замену в гене *HvAACT1* у устойчивого к токсичным ионам алюминия сорта Br2 в сравнении с чувствительным Hamelin [16].

Таким образом, наличие разработанных к настоящему времени микросателлитных и ген-специфичных ПЦР-маркеров алюмоустойчивости ячменя делает актуальным их применение для выявления генотипов с потенциальной стрессоустойчивостью и дальнейшее внедрение в селекционный процесс отечественных генотипов. Однако, прежде чем ДНК-маркеры будут использованы в практических целях, необходимо протестировать их связь с фенотипом на широком наборе сортов, т. е. валидировать [17]. Поэтому при апробации маркеров на новых сортах также важно иметь предварительную характеристику фенотипа.

Цель исследований – молекулярно-генетический анализ с использованием ПЦР-маркеров (HVM68, 1kb-insertion, HvMATE-21indel) десяти сортов ячменя и характеристика их алюмоустойчивости с помощью морфологической (по индексу длины корней) и цитологической оценок.

Научная новизна – получены новые экспериментальные данные о генетическом контроле алюмоустойчивости сортов ячменя, включая сорта отечественной селекции; проведена апробация методики цитологической оценки, которая показала свою перспективность в определении устойчивости ячменя к моделируемому в лабораторных условиях алюмокислому стрессу.

Материал и методы. Объектом исследования служили десять сортов ярового ячменя *H. vulgare* L., предоставленные лабораторией селекции и первичного семеноводства ячменя ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока: отечественной селекции (Новичок, Дина, Форвард, Бионик, Витрум, Родник Прикамья, Памяти Дудина) и высокоурожайные сорта зарубежной – Зазерский 85 (Беларусь), Triumph (Дания), Tallon (Австралия). Согласно результатам селекционной оценки, данным в работах [18, 19, 20], шесть российских сортов были отнесены к кислотоустойчивым, а три зарубежных – к чувствительным. Сорт Новичок, созданный на кислых почвах, и сорта-регенеранты (Форвард, Бионик, Витрум), индуцированные на кислых селективных средах *in vitro* с токсичностью алюминия, характеризовались алюмоустойчивостью. Сорт Памяти Дудина является ценным по урожайности и содержанию белка в зерне [21].

Для проведения молекулярно-генетического анализа суммарную ДНК выделяли из листьев ячменя, полученных от 5-дневных проростков, гуанидин-изотиоционатным методом[1]. Для постановки ПЦР использовали праймеры для детекции вставки 1023 п. н. (1kb-insertion) в 5'-UTR *HvAACT1*, делеции 21 п. н. (HvMATE-21indel) в 3'-UTR *HvAACT1* и SSR-маркер HVM68. Праймеры синтезированы в НПК «Синтол» (Россия), их последовательности приведены в таблице 1.

Таблица 1 – **Праймеры для ПЦР-анализа ячменя** /
Table 1 – **Primers for PCR analysis of barley**

Мишень / Target	*Последовательность праймера 5'-3' / Primer sequence 5'-3'*	*Ссылка / Reference*	*Ампликон, п. н./ Amplicon, b. p.*
1kb-insertion	F: GGTCCAACACTCTACCCTTCCTT	[14]	818 или 1841
	R: GCGAGTTGCCCCAGCTATTACAGA*		
HvMATE-21indel	F: GCTAGGGCTTGAAAACTGTTTG	[1]	475 или 496
	R: ACGAACTGTACGATGATGATGC**		
HVM68	F: AGGACCGGATGTTCATAACG	[22]	204
	R: CAAATCTTCCAGCGAGGCT		

Примечания: в последовательности праймеров 1kb-insertion R и HvMATE-21indel R нами введены модификации ввиду их несовпадений с последовательностями гена *HvAACT1*, имеющимися в базе данных Genbank; * последовательность праймера в оригинале **GGT**GCGAGTTGCCCC**T**AGCTATTACAGA [13]; ** последовательность праймера в оригинале **G**ACGAACTGTACGATGATGATGC [1] (несовпадения выделены полужирным шрифтом, эти нуклеотиды исключены) /

Notes: there were introduced modifications in the sequences of primers 1kb-insertion R and HvMATE-21indel R due to their mismatches with the sequences of the *HvAACT1* gene available in the Genbank database; * the primer sequence in the original **GGT**GCGAGTTGCCCC**T**AGCTATTACAGA [13]; ** the primer sequence in the original **G**ACGAACTGTACGATGATGATGC [1] (mismatches are highlighted in bold, these nucleotides are excluded)

[1]Sambrook J., Fritch T., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory manual. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1983. 545 p. URL: https://archive.org/details/molecularclonning0000samb/page/n3/mode/2up

ПЦР проводили на программируемом термостате ТП4-ПЦР-01 «Терцик» («НПО ДНК-Технология», Россия). Реакционная смесь (10 мкл) содержала 10 нг ДНК, 200 мкМ dNTPs, 10 рМ каждого праймера, 1,5 мМ $MgCl_2$, 1 х PCR буфер, 3,75 ед. Taq-полимеразы («СибЭнзайм», Россия). Режим ПЦР: 1 цикл (95 ºС – 5 мин.); 35 циклов (95 ºС – 30 сек; 55, 62 и 72 ºС для праймеров HVM68 F/R, HvMATE-21indel F/R и 1kb-insertion F/R соответственно – 30 сек, 72 ºС – 1 мин 30 сек); 1 цикл (72 ºС – 8 мин (2 мин для пары 1kb-insertion F/R)).

Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 1,5%-м агарозном геле; для разделения ПЦР-продуктов, полученных с праймерами HVM68 F/R, использовали 7%-й полиакриламидный гель (ПААГ). Гели окрашивали бромистым этидием[2]. Для определения длины полученных ампликонов использовали ДНК-маркеры молекулярного веса («СибЭнзайм», Россия). Визуализацию результатов электрофореза проводили с помощью трансиллюминатора «Квант-312» (Helicon, Россия). Регистрация результатов электрофореза выполнена с применением видеосистемы «Взгляд» и ПО IC Measure. Измерение длины полученных ампликонов проводили с помощью программы GelAnalyzer 23.1.1.

Фенотипическое проявление алюмоустойчивости исследуемых сортов ячменя оценивали по показателю «индекс длины корней» (ИДК) [23]. Семена проращивали в рулонной культуре в условиях алюмокислого стресса (40 мг/л ионов Al^{3+}, pH = 4,0) и контрольных (дистиллированная вода, pH = 6,0). Повторность опыта трёхкратная. Рулоны выдерживали в термостате при 21–23 °С. Длину корней измеряли через 5 суток. Рассчитывали ИДК (соотношение средней длины корней – контроль/опыт). Согласно [23], по реакции на алюминий генотипы разделяли на устойчивые (ИДК > 65 %), умеренно устойчивые (ИДК 50–65 %), умеренно чувствительные (ИДК 40–49 %) и чувствительные (ИДК < 40 %).

Проростки, полученные в контроле и условиях моделируемого Al^{3+} стресса, использовали для цитологической оценки алюмоустойчивости [24]. Для анализа отбирали пять проростков, не имеющих механических и инфекционных повреждений. Лезвием отрезали часть корня с чехликом и помещали в 1%-й раствор люголя на 10 мин. Окрашенные корневые чехлики просматривали в световом микроскопе Микромед-3 с видеоокуляром ToupCam UCMOS05100KPA, фотографировали. Повторность для каждого образца – трёхкратная.

Статистический анализ полученных данных проводили согласно[3] с использованием пакета программ Microsoft Excel 2010. Для показателя «длина корней» вычисляли среднее значение и стандартное отклонение. Для оценки влияния токсичности ионов алюминия на наличие в корневом чехлике выраженной зоны клеток с окрашенными крахмальными зёрнами рассчитывали непараметрический φ-критерий углового преобразования Фишера (2 × арксинус $\sqrt{X}$)[4]. Расчет φ-критерия проводили с помощью online-калькулятора на сайте (https://www.psychol-ok.ru/statistics/fisher/). Для всех статистических операций принят уровень значимости $p \leq 0,01$.

Результаты и их обсуждение. В результате ПЦР-анализа с использованием маркера HVM68, локализованного на хромосоме 4H и тесно связанного с локусом *Alp* [12], у исследуемых генотипов ячменя были выявлены ампликоны в диапазоне от 175 до 220 п. н. (рис. 1).

Алюмоустойчивые сорта ячменя имели различные по размеру ампликоны: Витрум (178 п. н.), Новичок (210 п. н.) и Бионик (212 п. н.), Форвард (два ампликона размером 193 и 205 п. н.). Кислотоустойчивые сорта Родник Прикамья и Дина имели ампликоны 207 и 209 п. н. соответственно, оба также характеризовались наличием дополнительного ампликона меньшего размера (175 п. н.). Среди высокоурожайных сортов ячменя различные аллели маркера HVM68 имели сорта Зазерский 85 (208 п. н.) и Tallon (216 п. н.), близкие по размеру ампликоны выявлены у сортов Памяти Дудина и Triumph (рис. 1).

Наши данные о высоком уровне полиморфизма в локусе HVM68 согласуются с результатами исследований зарубежных авторов. Размер ПЦР-продуктов, полученных при амплификации с праймерами HVM68 F/R, при изучении генетической вариабельности сортов ячменя из Кореи, Китая и Японии изменялся от 180 до 222 п. н. Наиболее часто выявляемый аллель (частота встречаемости 75–83 %) был представлен ампликоном 180 п. н. [25].

[2]Sambrook J., Fritch T., Maniatis T. Указ. соч.

[3]Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: «Высшая школа», 1990. 323 с.

[4]Урбах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1975. 275 с.

В работе [22] для маркера HVM68 указан размер ампликона 204 п. н., однако в этом исследовании проводилось картирование различных SSR-маркеров и нет данных об алюмоустойчивости изученных генотипов. Среди сортов, характеризующихся алюмоустойчивостью, идентифицированы аллели маркера HVM68 у сортов Dayton (197 п. н.) и WB223 (209 п. н.), но они не были уникальными среди других генотипов, используемых в селекции ячменя в Австралии [12]. Таким образом, маркер HVM68, являясь полиморфным, позволяет выявлять различные аллели данного локуса и оценивать генетическое разнообразие исследуемых сортов, но для установления связи с алюмоустойчивостью ячменя его применение при наличии ген-специфичных маркеров, на наш взгляд, нецелесообразно.

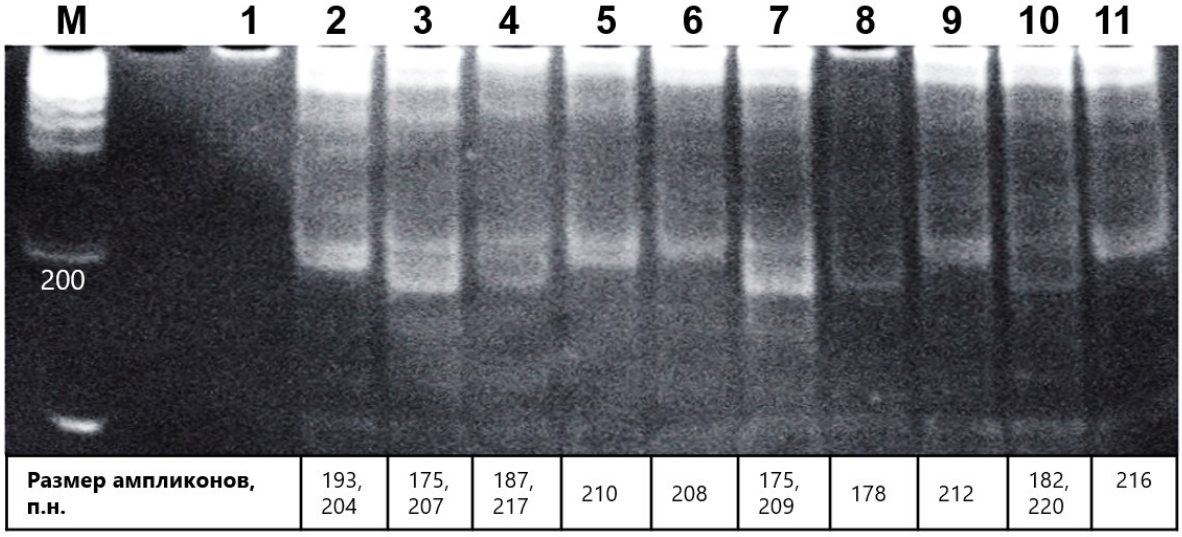

Рис. 1. **Электрофореграмма продуктов ПЦР, полученных при использовании праймеров HVM68 F/R. Номера дорожек соответствуют образцам: 1 – отрицательный контроль; 2 – Форвард; 3 – Родник Прикамья; 4 – Памяти Дудина; 5 – Новичок; 6 – Зазерский 85; 7 – Дина; 8 – Витрум; 9 – Бионик; 10 – Triumph; 11 – Tallon; M – маркер молекулярной массы /**

Fig. 1. **Electrophorogram of PCR products obtained using HVM68 F/R primers. The track numbers correspond to the samples: 1 – negative control; 2 – 'Forvard'; 3 – 'Rodnik Prikamiya'; 4 – 'Pamyati Dudina'; 5 – 'Novichok'; 6 – 'Zazerskij 85'; 7 – 'Dina'; 8 – 'Vitrum'; 9 – 'Bionik'; 10 – 'Triumph'; 11 – 'Tallon'; M –marker of molecular weight**

Анализ сортов ячменя с использованием ПЦР-маркеров для выявления мутаций, связанных с регуляцией гена *HvAACT1,* показал, что исследуемые генотипы ячменя не имели вставки 1kb-insertion, усиливающей экспрессию гена *HvAACT1*. У всех образцов был получен ампликон 818 п. н. (рис. 2, А), который характерен для чувствительных к токсичным ионам алюминия образцов ячменя [14] или для устойчивых сортов, несущих другие мутации гена *HvAACT1.* Мутация 1kb-insertion (ПЦР-продукт 1841 п. н.), выявленная у алюмотолерантного сорта Murasakimochi, описана преимущественно у генотипов ячменя *H. vulgare*, возделываемых в Восточной Азии [14].

Использование для выявления делеции маркера HvMATE-21indel позволило обнаружить данную мутацию (ПЦР-продукт 475 п. н.) в геноме трёх сортов, характеризующихся алюмоустойчивостью (Новичок, Бионик) и кислотоустойчивостью (Родник Прикамья) (рис. 2, В, дорожки 3, 7, 9). Однако у сортов-регенерантов (Форвард, Витрум) и кислотоустойчивого сорта Дина был выявлен ампликон 495 п. н., совпадающий с таковым у высокоурожайных сортов (Зазерский 85, Triumph, Tallon, Памяти Дудина). Таким образом, исследованные в работе генотипы ячменя, по-видимому, имеют разные механизмы алюмоустойчивости, что представляет интерес для дальнейшего изучения.

Для характеристики фенотипа по признаку алюмоустойчивости широко используемым параметром является ИДК. При выращивании сортов ячменя в контрольных условиях различий по величине средней длины корня не выявлено. В условиях алюмокислого стресса относительно контроля (7,91±1,81 см) снизилась длина корней только у сорта Памяти Дудина (3,51±1,46 см), который характеризуется наименьшим значением ИДК (44,4 %) из всех исследованных генотипов и отнесён к умеренно чувствительным сортам (табл. 2).

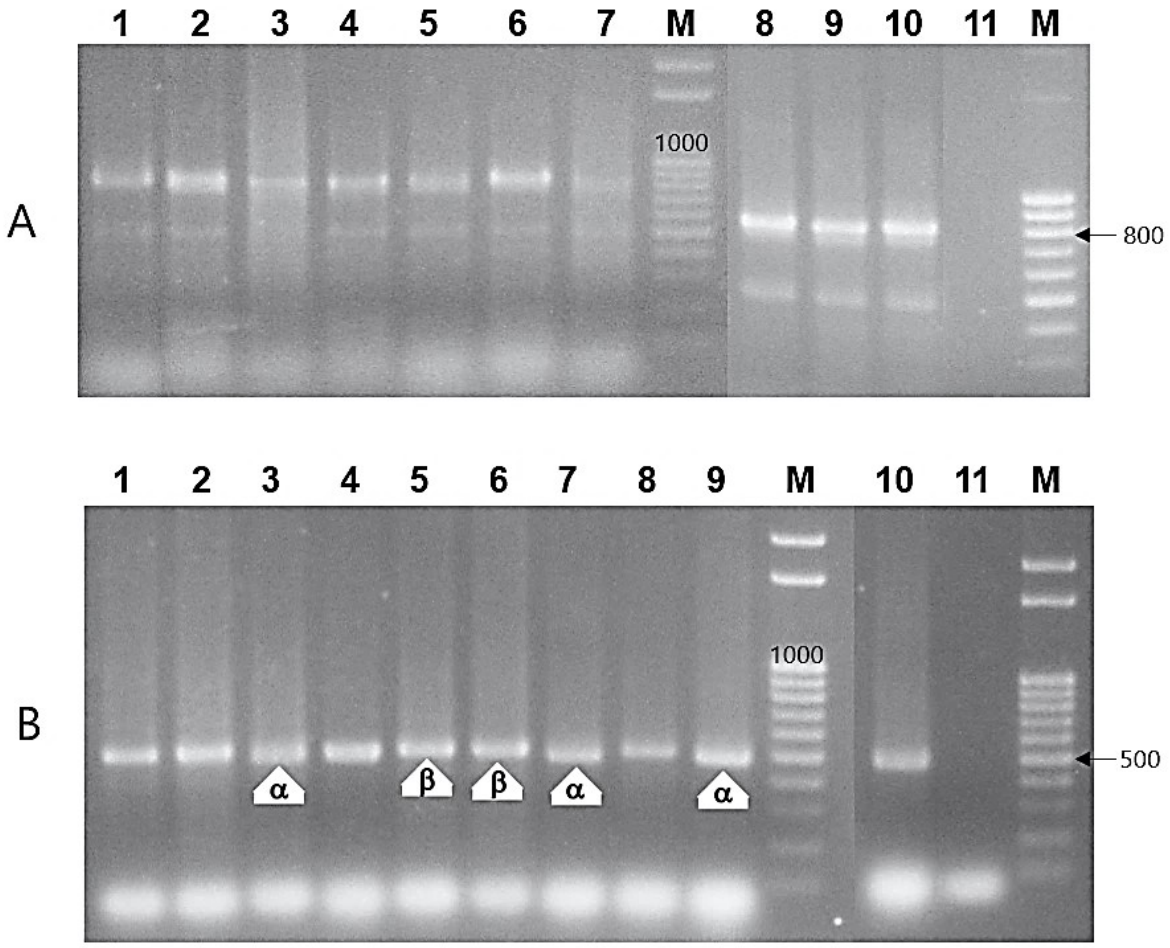

Рис. 2. **Электрофореграммы продуктов ПЦР с праймерами для выявления мутаций гена *HvAACT1:* А) 1kb-insertion (номера дорожек соответствуют образцам ДНК сортов ячменя: 1 – Tallon; 2 – Витрум; 3 – Дина; 4 – Зазерский 85; 5 – Новичок; 6 – Памяти Дудина; 7 – Родник Прикамья; 8 – Triumph; 9 – Бионик; 10 – Форвард; 11 – отрицательный контроль; М – маркер молекулярной массы; В) HvMATE-21indel (номера дорожек соответствуют образцам ДНК генотипов ячменя: 1 – Tallon; 2 – Triumph; 3 – Бионик; 4 – Витрум; 5 – Дина; 6 – Зазерский 85; 7 – Новичок; 8 – Памяти Дудина; 9 – Родник Прикамья; 10 – Форвард; 11 – отрицательный контроль; М – маркер молекулярной массы. Ампликоны, соответствующие наличию мутации (475 п. н.), обозначены буквой «α», «β» – ампликоны 495 п. н.)** /

Fig. 2. **Electrophoregrams of PCR products with primers for detecting *HvAACT1* gene mutations: A) 1kb-insertion (track numbers correspond to DNA samples of barley cultivars: 1 – 'Tallon'; 2 – 'Vitrum'; 3 – 'Dina'; 4 – 'Zazerskij 85'; 5 – ''Novichok; 6 – 'Pamyati Dudina'; 7 – 'Rodnik Prikamiya'; 8 – 'Triumph'; 9 – 'Bionik'; 10 – 'Forvard'; 11 – negative control; M – marker of molecular weight; B) HvMATE-21indel (track numbers correspond to DNA samples of barley genotypes: 1 – 'Tallon'; 2 – 'Triumph'; 3 – 'Bionic'; 4 – 'Vitrum'; 5 – 'Dina'; 6 – 'Zazerskij 85'; 7 – 'Novichok'; 8 – 'Pamyati Dudina'; 9 – 'Rodnik Prikamiya'; 10 – 'Forvard'; 11 – negative control; M – marker of molecular weight. The amplicons corresponding to the presence of the mutation (475 b. p.) are indicated by the letter "α", "β" – amplicons of 495 b. p.)**

Бóльшая часть исследуемых сортов (90 %) по показателю ИДК была отнесена к умеренно устойчивым (Форвард, Новичок, Витрум, Зазерский 85, Tallon) и устойчивым (Дина, Бионик, Родник Прикамья, Triumph) генотипам.

Кроме того, для оценки алюмоустойчивости ячменя была использована методика, основанная на цитологической оценке крахмальных зёрен в клетках корневого чехлика [24]. Согласно данным цитологической оценки, исследуемые сорта ячменя различались по реакции на алюмокислый стресс (табл. 3). К неустойчивым были отнесены сорта, у которых доля корневых чехликов с идентифицированной зоной клеток с окрашенными крахмальными зёрнами (рис. 3, А, С) в условиях стресса снижалась в сравнении с контролем. Так, у сортов Triumph, Родник Прикамья и Памяти Дудина этот показатель в условиях стресса снижался на 80,0 % и более (табл. 4). Также достоверно ($p \leq 0{,}01$) отличались контрольный и опытный варианты у сорта Бионик: реакция на стресс проявилась в снижении доли корневых чехликов с окрашенной зоной

на 40,0 % от контроля. Не выявлено статистически значимых отличий от контроля по данным цитологических исследований у сортов Дина, Форвард, Новичок, Витрум, Зазерский 85 и Tallon, что позволило отнести их к устойчивым.

Таблица 2 – **Морфометрические показатели корней исследуемых генотипов ячменя в стрессовых и контрольных условиях (n = 150, лабораторный опыт) /**
Table 2 – **Morphometric parameters of the roots of the studied barley genotypes under stress and control conditions (n = 150, laboratory experiment)**

Сорт / Cultivar	*Средняя длина корней, см / Average root length, cm*		*ИДК, % / RLI, %*
	контроль / control	*Al^{3+}*	
‘Triumph’	5,25±2,32	3,87±1,34	73,7
Зазерский 85 / ‘Zazerskij 85’	8,76±2,83	5,54±1,76	63,2
‘Tallon’	7,57±2,67	4,52±1,65	59,7
Витрум / ‘Vitrum’	5,22±1,94	3,32±1,20	63,6
Памяти Дудина / ‘Pamyati Dudina’	7,91±1,81	3,51±1,46*	44,4
Дина / ‘Dina’	5,24±2,02	4,26±1,37	81,3
Бионик / ‘Bionik’	5,5±2,06	4,77±1,34	86,7
Новичок / ‘Novichok’	8,24±2,61	4,55±1,40	55,2
Форвард / ‘Forvard’	7,77±2,08	4,93±1,88	63,4
Родник Прикамья / ‘Rodnik Prikamiya’	8,57±2,67	5,86±1,58	68,4

Примечания: ИДК – индекс длины корней (соотношение средней длины корней – контроль/опыт); * достоверное отличие от контроля /

Notes: RLI – root length index (average root length ratio control/experiment); * significant difference from control

Таблица 3 – **Цитологическая оценка генотипов ячменя по наличию в корневых чехликах окрашенной зоны клеток (n = 15, лабораторный опыт) /**
Table 3 – **Cytological evaluation of barley genotypes based on the presence of a colored cells zone in the root caps (n = 15, laboratory experiment)**

Сорт / Cultivar	*Доля корневых чехликов с окрашенной зоной, % / The proportion of root caps with a colored zone, %*		$\varphi_{эмп}$
	контроль / control	*Al^{3+}*	
‘Triumph’	93,3	13,3*	5,124
Зазерский 85 / ‘Zazerskij 85’	46,7	33,3	0,753
‘Tallon’	66,7	53,3	0,750
Витрум / ‘Vitrum’	66,7	33,3	1,865
Памяти Дудина / ‘Pamyati Dudina’	93,3	13,3*	5,124
Дина / ‘Dina’	60,0	40,0	1,104
Бионик / ‘Bionik’	86,7	46,7*	2,437
Новичок / ‘Novichok’	46,7	66,7	1,112
Форвард / ‘Forvard’	80,0	93,3	1,106
Родник Прикамья / ‘Rodnik Prikamiya’	93,3	6,7*	5,735

* Обозначены варианты, достоверно отличающиеся от контроля при $p \leq 0,01$ ($\varphi_{теор} = 2,31$) /
* The variants that significantly differ from the control at $p \leq 0.01$ are indicated ($\varphi_{theory} = 2.31$)

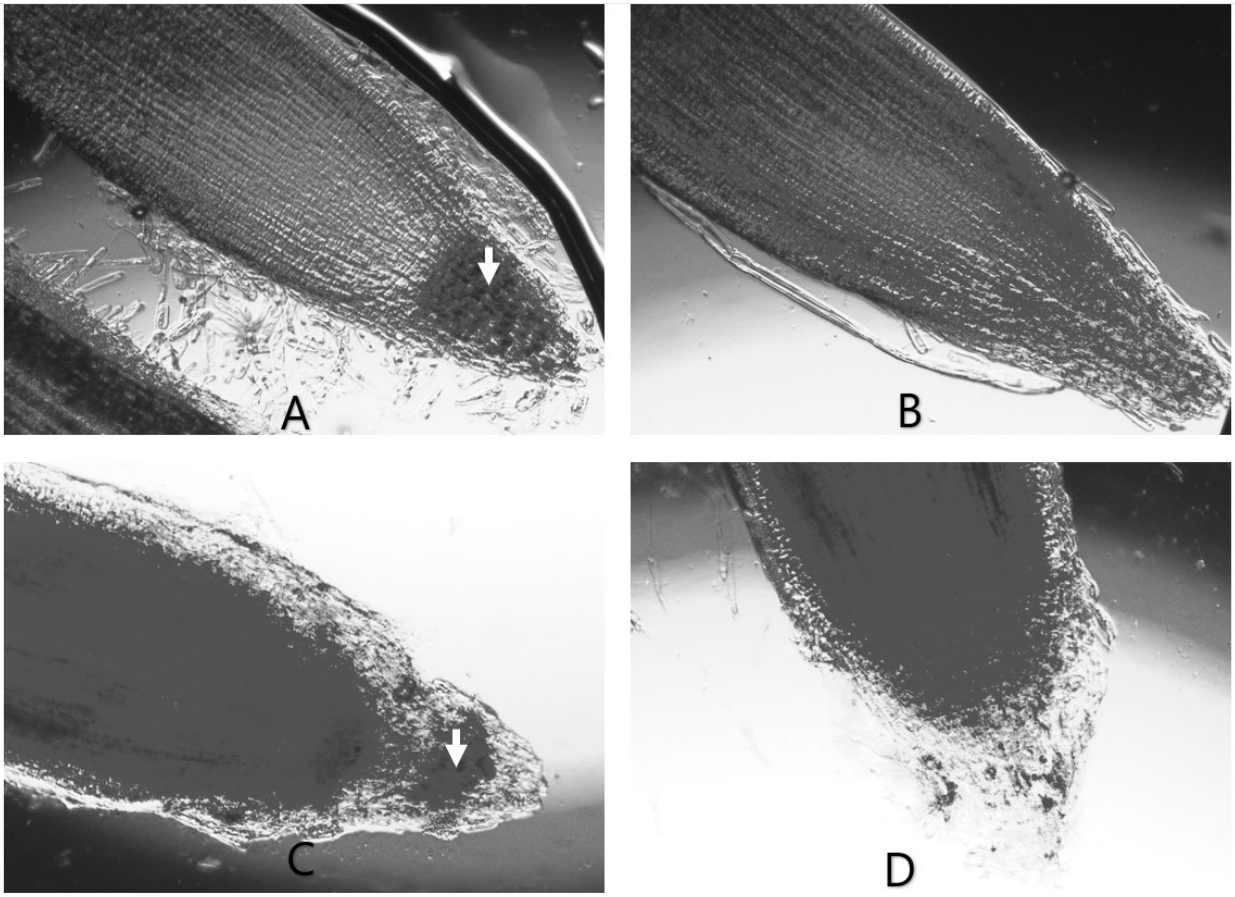

Рис. 3. **Структура корней ячменя (×200) сорта Tallon в контрольных условиях (A, B) и присутствии ионов Al^{3+} (C, D). Стрелками обозначена зона клеток с окрашенными крахмальными зёрнами /**
Fig. 3. **The structure of 'Tallon' barley roots (×200) under control conditions (A, B) and in the presence of Al^{3+} ions (C, D). The arrows indicate the area of cells with colored starch grains**

Стоит отметить, что у сортов Новичок и Форвард в условиях стресса наблюдали увеличение доли корневых чехликов с окрашенной зоной клеток (на 20,0 и 13,3 % от контроля соответственно). У ячменя Новичок ранее было установлено, что он проявляет «алюмозависимость» и его показатели в условиях алюмокислого стресса могут превосходить таковые в контрольных условиях [19].

Таким образом, согласно цитологической оценке, генотипы были распределены на устойчивые и неустойчивые. Однако данные по алюмоустойчивости в лаборатории не всегда совпадали с полученными ранее результатами оценки на почвенных фонах и в полевых условиях [19, 20]. В этой работе мы учитывали образцы, в которых визуализируется зона окрашенных клеток в корневом чехлике, а не её нарушения, но эта оценка может быть недостаточна. На рисунке 3 показана цитологическая картина, наблюдаемая у сорта Tallon, который, согласно ИДК, характеризуется как умеренно устойчивый. Однако зона окрашенных клеток корневого чехлика хорошо визуализируется как в контроле (рис. 3, A), так и в условиях стресса (рис. 3, C), но при этом отсутствует в контроле у других растений этого сорта (рис. 3, B). В то же время в присутствии ионов Al^{3+} корешки этих растений (рис. 3, C, D) имеют признаки стресса, выраженного в деформации клеток, утолщении корня, а также темной окраске меристемы корня, тогда как сам чехлик становится полупрозрачным. Более того оказалось, что в контрольных условиях исследованные сорта различались между собой по доле корневых чехликов, имеющих выраженную зону с окрашенными крахмальными зёрнами (табл. 4). Используемый методический подход требует дальнейшей доработки. Необходима оценка его эффективности с применением широкого ряда генотипов, контрастных по алюмоустойчивости.

В таблице 4 суммированы результаты, полученные при изучении фенотипа и генотипа 10 сортов ячменя. Среди сортов, у которых ранее установлена кислотоустойчивость, у трёх

– был выявлен маркер HvMATE-21indel, сцепленный с алюмоустойчивостью, и все они были отнесены к устойчивым или умеренно устойчивым к Al^{3+} по показателю ИДК. Сорт Памяти Дудина по совокупности лабораторных оценок (ИДК, цитологическая оценка, ДНК-маркеры) характеризовался как неустойчивый к алюмокислому стрессу.

Таблица 4 – **Результаты изучения генотипа и фенотипа 10 сортов ячменя по признаку алюмоустойчивости** / *Table 4* – **Results of studying the genotype and phenotype of 10 barley cultivars according to aluminum resistance trait**

Сорт / Cultivar	*Генотипические различия*/ Genotypic differences*		*Алюмоустойчивость согласно фенотипу**/ Aluminum resistance according to phenotype*	
	HvMATE-21indel	*1kb-insertion*	*ИДК / RLI*	*цитологическая оценка / cytological evaluation*
Новичок / ‘Novichok’	+	-	**MT**	**T**
Дина / ‘Dina’	-	-	**T**	**T**
Форвард / ‘Forvard’	-	-	**MT**	**T**
Бионик / ‘Bionik’	+	-	**T**	**S**
Витрум / ‘Vitrum’	-	-	**MT**	**T**
Родник Прикамья / ‘Rodnik Prikamiya’	+	-	**T**	**S**
Памяти Дудина / ‘Pamyati Dudina’	-	-	**MS**	**S**
‘Triumph’	-	-	**T**	**S**
‘Tallon’	-	-	**MT**	**T**
Зазерский 85 / ‘Zazerskij 85’	-	-	**MT**	**T**

Примечания: * в столбцах знаком «+» обозначено наличие ампликона, соотносимого с алюмоустойчивостью; ** в столбце «ИДК» алюмоустойчивость генотипов обозначена согласно шкале [23] (MS – умеренно чувствительный, MT – умеренно устойчивый, T – устойчивый); в столбце «цитологическая оценка» генотипы разделены на устойчивые (T) и неустойчивые (S) /

Notes: * in the columns the "+" sign indicates the presence of an amplicon correlated with aluminum resistance; ** in the "RLI" column the aluminum resistance of the genotypes is indicated according to the scale [23] (MS – moderately sensitive, MT – moderately tolerant, T – tolerant); in the "cytological evaluation" column the genotypes are separated into tolerant (T) and sensitive (S)

Согласно молекулярно-генетическому анализу, в геноме высокоурожайных сортов зарубежной селекции не обнаружено мутаций в регуляторных областях гена *HvAACT1* с использованием маркеров HvMATE-21indel и 1kb-insertion. Однако фенотипически эти сорта по величине ИДК относены к умеренно устойчивым (Зазерский 85, Tallon) и даже устойчивым (Triumph) генотипам (табл. 4).

Данные цитологической оценки алюмоустойчивости генотипов ячменя также не во всех случаях совпадали с результатом, полученным при анализе ИДК. В то же время распределение сортов на группы по алюмоустойчивости на основании величины ИДК не для всех сортов соответствовало их полевой устойчивости [19, 20]. Этот факт, вероятно, можно объяснить различными адаптационными механизмами для исследованных генотипов. Таким образом, для оценки фенотипа также целесообразно использовать комплекс представленных подходов.

Заключение. Среди использованных в работе ПЦР-маркеров алюмоустойчивости ячменя наиболее перспективным для дальнейших исследований являлся маркер HvMATE-21indel. Применение маркера HVM68 оказалось затруднительно при использовании ПЦР с анализом результатов электрофореза в ПААГ ввиду высокого полиморфизма данного локуса. Поэтому для более точной идентификации аллели, выявляемой маркером HVM68, необходимо проведение фрагментного анализа. Маркер 1kb-insertion легко визуализировался в агарозном геле, но эта мутация промоторной области гена *HvAACT1* является достаточно редкой. Несмотря на то, что ген *HvAACT1* считается основным, связанным с алюмоустойчивостью ячменя, его регуляция осуществляется различ-

ными механизмами, что позволяет использовать несколько ПЦР-маркеров для выявления различных мутаций данного гена. Дальнейшие исследования планируется сосредоточить на анализе как большего набора генотипов ячменя, так и расширении количества ген-специфичных ДНК-маркеров. Представленная методика цитологической оценки перспективна в определении устойчивости генотипа на моделируемый алюмокислый стресс, но требует оптимизации. Для характеристики алюмоустойчивости ячменя по фенотипу целесообразно использовать комплексный подход, включающий как полевые, так и лабораторные оценки.

Список литературы

1. Bian M., Waters I., Broughton S., Zhang X. Q., Zhou M., Lance R. et al. 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

2. Fatemi F., Kianersi F., Pour-Aboughadareh A., Poczai P., Jadidi O. Overview of Identified Genomic Regions Associated with Various Agronomic and Physiological Traits in Barley under Abiotic Stresses. Applied Sciences. 2022;12(10):5189. DOI: https://doi.org/10.3390/app12105189

3. 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 EDN: VRVUCP

4. Kochian L., Piñeros M., Hoekenga O. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. Planta and Soil. 2005;274:175–195. DOI: https://doi.org/10.1007/s11104-004-1158-7

5. Kochian L., Piñeros M., Liu J., Magalhaes J. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. Annual Review of Plant Biology. 2015;66:571–598. DOI: https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822

6. Jaskowiak J., Tkaczyk O., Slota M., Kwasniewska J., Szarejko I. Analysis of aluminium toxicity in *Hordeum vulgare* roots with an emphasis on DNA integrity and cell cycle. PLoS ONE. 2018;13(2):e0193156. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193156

7. Reid D. A. Genetic potential for solving problems of soil mineral stress: Aluminum and manganese toxicities in cereal grains. In: Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Wright M. J. Ed. Cornell University Press: Ithaca, NY, USA, 1976. pp. 55–64. URL: https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19781939706

8. Яковлева О. В. Генетический контроль признака алюмоустойчивости у образцов ярового ячменя. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2025;186(1):170–176. DOI: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-170-176 EDN: PGAGWI

9. 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

10. Furukawa J., Yamaji N., Wang H., Mitani N., Murata Y., Sato K., Ma J. F. An aluminum-activated citrate transporter in barley. Plant and Cell Physiology. 2007;48(8):1081–1091. DOI: https://doi.org/10.1093/pcp/pcm091

11. Новоселова Н. В., Бакулина А. В. Молекулярные маркеры в селекции сортов ячменя, устойчивых к ионной токсичности (обзор). Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2020;21(1):7–17. DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17 EDN: MPDYNN

12. Raman H., Karakousis A., Moroni J. S., Raman R., Read B. J., Garvin D. F. et al. 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

13. Wang J., Raman H., Zhou M., Ryan P. R., Delhaize E., Hebb D. M. et al. 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

14. Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Saisho D., Yamane M., Takahashi H. et al. Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley. Nature communications. 2012;3(1):713. DOI: https://doi.org/10.1038/ncomms1726

15. Kashino-Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Yamane M., Saisho D., Sato K., Ma J. F. Retrotransposon insertion and DNA methylation regulate aluminum tolerance in European barley accessions. Plant Physiology. 2018;178(2):716–727. DOI: https://doi.org/10.1104/pp.18.00651

16. Bian M., Jin X., Broughton S., Zhang X. Q., Zhou G., Zhou M., Zhang G. et al. A new allele of acid soil tolerance gene from a malting barley variety. BMC genetics. 2015;16(1):92. DOI: https://doi.org/10.1186/s12863-015-0254-4

17. Леонова И. Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(2):314–325. Режим доступа: https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/153 EDN: RUHMKD

18. Шуплецова О. Н., Товстик Е. В., Щенникова И. Н. Изменение содержания полифенолов в растениях ячменя на стрессовых почвенных фонах. Российская сельскохозяйственная наука. 2023;(6):15–19. DOI: https://doi.org/10.31857/S2500262723060030 EDN: NNMCAD

19. Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Средообразующая активность корневой системы регенерантов ячменя в условиях токсичности кислых почв. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2018;(4(65)):42–48. DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2018.65.4.42-48

20. Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(5):623–628. DOI: https://doi.org/10.18699/VJ16.183 EDN: WYCWFJ

21. Зайцева И. Ю., Панихина Л. В., Щенникова И. Н., Жилин Н. А. Селекционная ценность мутантных форм ярового ячменя в условиях Волго-Вятского региона. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2024;(3):49–62. DOI: https://doi.org/10.26897/0021-342X-2024-3-49-62 EDN: ILFAWP

22. Liu Z. W., Biyashev R. M., Maroof M. A. S. Development of simple sequence repeat DNA markers and their integration into a barley linkage map. Theoretical and Applied Genetics. 1996;93(5):869–876. DOI: https://doi.org/10.1007/BF00224088

23. Navakode S., Weidner A., Varshney R. K., Lohwasser U., Scholz U., Röder M. S., Börner A. A genetic analysis of aluminium tolerance in cereals. Agriculturae Conspectus Scientificus. 2010;75(4):191–196.
URL: https://www.researchgate.net/publication/50870030_A_Genetic_Analysis_of_Aluminium_Tolerance_in_Cereals

24. Кононенко Н. В., Чабан И. А., Смирнова Е. А., Широких И. Г., Шуплецова О. Н., Баранова Е. Н. Тестирование устойчивости разных форм ячменя (*Hordeum vulgare* L.) к токсическому действию алюминия. Теоретическая и прикладная экология. 2019;(2):121–130. DOI: https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-121-130 EDN: LGPVFJ

25. Park S., Lee D., Baek H. J., Lee J., Farooq M. Study of the genetic diversity of Korean, Chinese and Japanese landraces of barley (*Hordeum vulgare* L.) using microsatellites. Biodiversity: Research and Conservation. 2011;23:3–13. DOI: https://doi.org/10.2478/v10119-011-0018-6

References

1. Bian M., Waters I., Broughton S., Zhang X. Q., Zhou M., Lance R. et al. 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

2. Fatemi F., Kianersi F., Pour-Aboughadareh A., Poczai P., Jadidi O. Overview of Identified Genomic Regions Associated with Various Agronomic and Physiological Traits in Barley under Abiotic Stresses. Applied Sciences. 2022;12(10):5189. DOI: https://doi.org/10.3390/app12105189

3. Yakovleva O. V. Phytotoxicity of aluminum ions. *Trudi po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* = 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

4. Kochian L., Piñeros M., Hoekenga O. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. Planta and Soil. 2005;274:175–195. DOI: https://doi.org/10.1007/s11104-004-1158-7

5. Kochian L., Piñeros M., Liu J., Magalhaes J. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. Annual Review of Plant Biology. 2015;66:571–598. DOI: https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822

6. Jaskowiak J., Tkaczyk O., Slota M., Kwasniewska J., Szarejko I. Analysis of aluminium toxicity in *Hordeum vulgare* roots with an emphasis on DNA integrity and cell cycle. PLoS ONE. 2018;13(2):e0193156.
DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193156

7. Reid D. A. Genetic potential for solving problems of soil mineral stress: Aluminum and manganese toxicities in cereal grains. In: Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Wright M. J. Ed. Cornell University Press: Ithaca, NY, USA, 1976. pp. 55–64. URL: https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19781939706

8. Yakovleva O. V. Genetic control of the aluminum resistance trait in barley hybrids. *Trudi po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* = Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2025;186(1):170–176. (In Russ.).
DOI: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-170-176

9. 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

10. Furukawa J., Yamaji N., Wang H., Mitani N., Murata Y., Sato K., Ma J. F. An aluminum-activated citrate transporter in barley. Plant and Cell Physiology. 2007;48(8):1081–1091. DOI: https://doi.org/10.1093/pcp/pcm091

11. Novoselova N. V., Bakulina A. V. Molecular markers in breeding of ion-resistant barley varieties (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2020;21(1):7–17. (In Russ.).
DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17

12. Raman H., Karakousis A., Moroni J. S., Raman R., Read B. J., Garvin D. F. et al. 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

13. Wang J., Raman H., Zhou M., Ryan P. R., Delhaize E., Hebb D. M. et al. 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

14. Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Saisho D., Yamane M., Takahashi H. et al. Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley. Nature communications. 2012;3(1):713. DOI: https://doi.org/10.1038/ncomms1726

15. Kashino-Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Yamane M., Saisho D., Sato K., Ma J. F. Retrotransposon insertion and DNA methylation regulate aluminum tolerance in European barley accessions. Plant Physiology. 2018;178(2):716–727. DOI: https://doi.org/10.1104/pp.18.00651

16. Bian M., Jin X., Broughton S., Zhang X. Q., Zhou G., Zhou M., Zhang G. et al. A new allele of acid soil tolerance gene from a malting barley variety. BMC genetics. 2015;16(1):92. DOI: https://doi.org/10.1186/s12863-015-0254-4

17. Leonova I. N. Molecular markers: implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding. *Vavilovsky zhurnal genetiki i selektsii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(2):314–325. (In Russ.). URL: https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/153

18. Shupletsova O. N., Tovstik E. V., Shchennikova I. N. Reaction of barley varieties on the content of polyphenols on stress soil backgrounds. *Rossiyskaya selskokhozyaystvennaya nauka*. 2023;(6):15–19. (In Russ.).
DOI: https://doi.org/10.31857/S2500262723060030

19. Shupletsova O. N., Shchennikova I. N. Environment-forming activity of barley regenerants root systems in the conditions of acid soils toxicity. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2018;(4(65)):42–48. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.30766/2072-9081.2018.65.4.42-48

20. Shupletsova O. N., Shchennikova I. N. Results of using cell technologies for creation of new barley varieties resistant against aluminum toxicity and drought. *Vavilovsky zhurnal genetiki i selektsii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):623–628. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.18699/VJ16.183

21. Zaytseva I. Yu., Panikhina L. V., Shchennikova I. N., Zhilin N. A. Breeding value of mutant forms of spring barley in the conditions of the Volga-Vyatka region. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii* = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2024;(3):49–62. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.26897/0021-342X-2024-3-49-62

22. Liu Z. W., Biyashev R. M., Maroof M. A. S. Development of simple sequence repeat DNA markers and their integration into a barley linkage map. Theoretical and Applied Genetics. 1996;93(5):869–876. DOI: https://doi.org/10.1007/BF00224088

23. Navakode S., Weidner A., Varshney R. K., Lohwasser U., Scholz U., Röder M. S., Börner A. A genetic analysis of aluminium tolerance in cereals. Agriculturae Conspectus Scientificus. 2010;75(4):191–196. URL: https://www.researchgate.net/publication/50870030_A_Genetic_Analysis_of_Aluminium_Tolerance_in_Cereals

24. Kononenko N. V., Chaban I. A., Smirnova E. A., Shirokikh I. G., Shupletsova O. N., Baranova E. N. Testing the stability of different forms of *Hordeum vulgare* L. to the toxic action of aluminum. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* = Theoretical and Applied Ecology. 2019;(2):121–130. (In Russ.). DOI: https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-121-130

25. Park S., Lee D., Baek H. J., Lee J., Farooq M. Study of the genetic diversity of Korean, Chinese and Japanese landraces of barley (*Hordeum vulgare* L.) using microsatellites. Biodiversity: Research and Conservation. 2011;23:3–13. DOI: https://doi.org/10.2478/v10119-011-0018-6

Вклад авторов:
Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Сведения об авторах

✉ **Бакулина Анна Владимировна**, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией молекулярной биологии и селекции, ФГБНУ «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, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5171-2476**, e-mail: mol-biol@fanc-sv.ru

Бессолицына Екатерина Андреевна, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, ФГБНУ «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, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5582-1709**

Шуплецова Ольга Наумовна, доктор биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID: https://orcid.org/0000-0003-4679-0717**

Савинцева Лариса Сергеевна, кандидат биол. наук, научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, ФГБНУ «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, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-7878-4891**

Author contributions:
All authors made significant contributions to the concept development, conduct of the study, and preparation of the article.

Information about the authors

✉ **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, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5171-2476,** e-mail: mol-biol@fanc-sv.ru

Ekaterina A. Bessolitsyna, PhD in Biological Science, senior 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, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5582-1709**

Olga N. Shupletsova, DSc in Biological Science, associate professor, leading researcher, the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin Str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID: https://orcid.org/0000-0003-4679-0717**

Larisa S. Savintseva, PhD in Biological Science, 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, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID: https://orcid.org/0000-0002-7878-4891**

✉ – Для контактов / Corresponding author