

Животноводство и кормопроизводство. 2022. Т. 105, № 1. С. 139-158.
Animal Husbandry and Fodder Production. 2022. Vol. 105, no 1. P. 139-158.

Обзорная статья
УДК 633.16:631.52
doi: 10.33284/2658-3135-105-1-139

Обзор эмпирических и современных методов селекции для улучшения ячменя (*Hordeum vulgare*)

Ольга Викторовна Богданова¹, Антонина Александровна Новикова²

¹Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, Оренбург, Россия

¹olga bogdanova 1995@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6837-9905>

²tony-novikova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6947-9262>

Аннотация. В обзорной статье рассматриваются достижения традиционной селекции, а также состояние, разработка и применение новых селекционных инструментов и технологий с применением генетических методов с целью улучшения селекционно-важных характеристик ячменя. Описаны имеющиеся на настоящий момент результаты в исследовании молекулярных механизмов устойчивости ячменя к факторам стресса и улучшения его хозяйственно ценных признаков. На основании анализа литературных источников изучены ресурсы зародышевой плазмы для селекции ячменя, геномные инструменты и ресурсы для повышения его качества. В статье также рассмотрены высокопроизводительное фенотипирование и полиплоидная селекция ячменя.

Ключевые слова: ячмень, зародышевая плазма, селекция, молекулярные маркеры, генетика, ПЦР, ДНК, полиплоидная селекция, фенотипирование

Благодарности: работа выполнена в соответствии с планом НИР на 2021-2030 гг. ФГБНУ БСТ РАН по теме (№ 0526-2022-0015).

Для цитирования: Богданова О.В., Новикова А.А. Обзор эмпирических и современных методов селекции для улучшения ячменя (*Hordeum vulgare*) (обзор) // Животноводство и кормопроизводство. 2022. Т. 105, № 1. С. 139-158. <https://doi.org/10.33284/2658-3135-105-1-139>

Review article

Review of empirical and current breeding techniques to improve barley (*Hordeum vulgare*)

Olga V Bogdanova¹, Antonina A Novikova²

¹Federal Research Centre for Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

¹olga bogdanova 1995@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6837-9905>

²tony-novikova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6947-9262>

Abstract. The review article discusses the achievements of traditional breeding, and the state, development and application of new breeding tools and technologies using genetic methods in order to improve the breeding characteristics of barley. The results currently available in the study of the molecular mechanisms of barley resistance to stress factors and improvement of its economically valuable characteristics are described. Based on the analysis of literary sources, the resources of germplasm for barley breeding, genomic tools and resources for improving its quality have been studied. The article also discusses high-performance phenotyping and polyploid selection of barley.

Keywords: barley, germplasm, selection, molecular markers, genetics, PCR, DNA, polyploid selection, phenotyping

Acknowledgments: the work was performed in accordance to the plan of research works for 2021-2030 FSBRI FRC BST RAS (No. 0526-2022-0015).

For citation: Bogdanova OV, Novikova AA. Review of empirical and current breeding techniques to improve barley (*hordeum vulgare*) (review) // Animal Husbandry and Fodder Production. 2022;105(1):139-158. (In Russ.). <https://doi.org/10.33284/2658-3135-105-1-139>

Введение.

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – одна из основных культур сельского хозяйства Старого Света. Археологические остатки зерен ячменя, найденные в различных местах Плодородного полумесяца, указывают на то, что культура была одомашнена около 8000 лет до нашей эры. Дикий родственник растения известен как *Hordeum spontaneum* C. Koch. В современной систематике *Hordeum vulgare* L. и *Hordeum spontaneum* C. Koch, а также *Hordeum agriocrithon* Åberg считаются подвидами *Hordeum vulgare* (Badr A et al., 2000).

Селекцией ячменя впервые начали заниматься в середине XIX века в Англии. Здесь большое значение приобрела селекционная работа с двумя местными сортами – *Chevallier* и *Archer*. В Чехословакии работы по селекции ячменя начал Е. Просковец в 1875 г. в Квазитцере, используя местный моравский сорт *Hanna*. Проводилась также работа с местными южно-германскими и французскими ячменями. Если проследить распространение этих сортов, то оказывается, что сорт *Chevallier* из Англии был завезён в Германию, Данию, Швецию. Сорт *Archer* был импортирован в Данию и Ирландию. Ещё меньше ареал распространения был у французских и южно-германских сортов, которые даже не вышли за границы своих государств. Самое широкое распространение получил сорт *Hanna*, который занял не только центральную Европу, но и достиг Скандинавских стран (на севере), севера европейской части Франции (на востоке). Такой широкий ареал распространения свидетельствует о чрезвычайно высокой пластичности сорта *Hanna* (Sato K, 2020).

Сегодня ячмень является четвёртой по значимости зерновой культурой в мире с точки зрения посевных площадей, а также валового сбора зерна, и это оказывает большое влияние на рацион питания современного человека во многих развивающихся, а также развитых странах (Blake VC et al., 2012). Тысячелетия одомашнивания и совершенствования ранними фермерами, а также обширная селекция в последние столетия способствовали значительным морфологическим изменениям, способствующим современному выращиванию ячменя и приводящим к огромному увеличению урожайности (Salamini F et al., 2002). Однако, с другой стороны, это одновременно сузило генетическое разнообразие высокоурожайного элитного материала, что привело к ограниченному выбору новых полезных признаков в элитной зародышевой плазме (Feuillet C et al., 2008). Выращивание ячменя и сельскохозяйственных культур в целом постоянно сталкивается с целым рядом биотических и абиотических стрессов, которые вызывают неизбежную потребность в постоянном генетическом улучшении.

В статье рассматриваются достижения классической селекции ячменя, а также состояние и применение новых селекционных инструментов и методологий для улучшения селекционных качеств ячменя с помощью генетических разработок.

Ресурсы зародышевой плазмы для улучшения ячменя.

Селекция растений основана на использовании генетического разнообразия для повышения продуктивности. Это делает аллельный полиморфизм, содержащийся в коллекциях зародышевой плазмы, необходимым элементом для поддержания и улучшения видов и сортов сельскохозяйственных культур. Ячмень имеет три генофонда, но только его дикий прародитель (первичный генофонд) и *Hordeum bulbosum* (вторичный генофонд) могут быть использованы для рекомбинации с культивируемым ячменём. Род *Hordeum* состоит из более чем 30 видов, включая культивируемый ячмень *H. vulgare ssp. vulgare*. Дикой предковой формой культивируемого ячменя является подвид *H. vulgare ssp. spontaneum*. Этот таксон – богатый источник новых аллелей для селекции ячменя, поскольку он генетически разнообразен и может легко скрещиваться с культивируемой формой. Другие виды дикого ячменя более отдалённо связаны с культивируемым ячменём и имеют репродуктивные барьеры, ограничивающие гибридизацию.

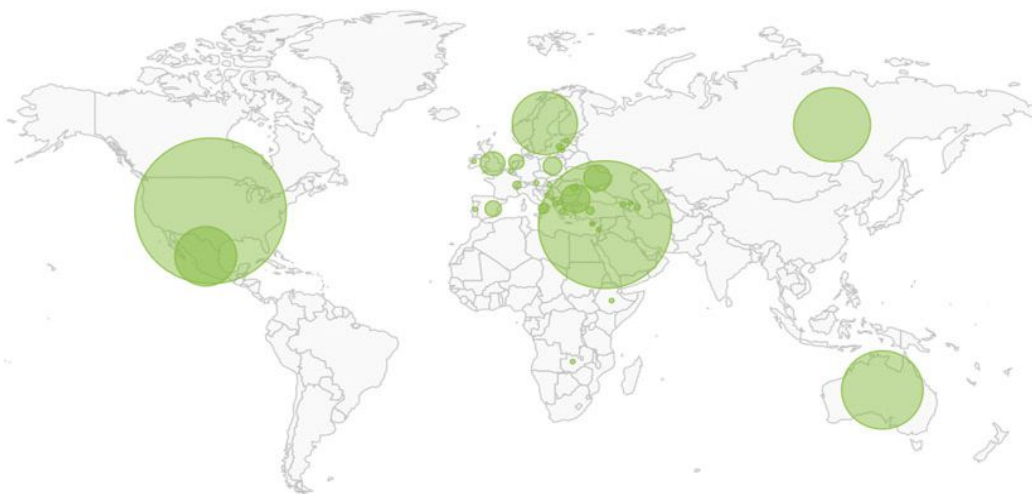
По данным Knüpffer H (2009), по всему миру насчитывается более 485 000 экземпляров *Hordeum*, хранящихся в более чем 200 различных генбанках. Эти коллекции включают в себя 299 165 образцов *H. vulgare ssp. vulgare* (в основном новые и старые местные сорта), 32 385 образцов *H. vulgare ssp. spontaneum*, а также 4681 образец диких видов и значительное количество генетических запасов, селекционных линий и картографических популяций. Многие присоединения дублируются между генными банками для обеспечения безопасности или в рамках обмена зародышевой плазмой. Зародышевая плазма ячменя была широко собрана из-за её экономического значения в сельскохозяйственном производстве и конечном использовании для пивоварения и корма для животных (Ullrich SE, 2011). Количество образцов ячменя, хранящихся в генбанках по всему миру, обширно и уступает только пшенице (FAO, 2010).

Поскольку количество образцов ячменя, хранящихся в генбанках, слишком велико и дорого, для полной характеристики была разработана международная коллекция зародышевой плазмы ячменя, состоящая из меньшего числа образцов. Этот набор конденсированной зародышевой плазмы был разработан таким образом, чтобы представлять максимально возможное генетическое разнообразие, но при этом позволять исследователям проводить различные исследования фенотипирования в лаборатории, теплице или в полевых условиях.

В международной коллекции зародышевой плазмы ячменя, состоящей примерно из 1500 образцов, существует восемь групп:

1. 285 сортов из Западной Азии и Северной Африки, отобранных Международным центром сельскохозяйственных исследований в засушливых районах (ICARDA);
2. 380 сортов из Южной и Восточной Азии, отобранных Университетом Окаяма в Японии;
3. 320 сортов из Европы, отобранных Институтом генетики растений и растениеводства им. Лейбница (IPK) в Германии;
4. 155 сортов из Северной и Южной Америки, отобранных Национальной службой исследований сельского хозяйства Министерства сельского хозяйства США (USDA-ARS);
5. 11 сортов из Океании и других частей света, отобранных исследователями Австралийской коллекции озимых зерновых культур (AWCC) в Австралии;
6. 150 *H. vulgare ssp. spontaneum* образцов, отобранных по рекламе и маркетингу;
7. 45 образцов из 22 различных диких видов ячменя (кроме *H. vulgare ssp. spontaneum*), отобранных Центром генетических ресурсов Северных стран (NORDGEN) в Швеции;
8. Около 200 генетических запасов, отобранных Министерством сельского хозяйства США-АРС НСГК (Von Bothmer R et al., 2003).

Большая часть соответствующей информации о коллекциях зародышевой плазмы *Hordeum* доступна онлайн через соответствующие базы данных генного банка (рис. 1).



● Масштаб 1:1000 (1 см – 1000 образцов)
Scale 1:1000 (1 cm – 1000 samples)

**Рис. 1 – Размер коллекций ячменя в мировых генбанках/
Figure 1 – The size of barley collections in global genebanks**

Помимо международной базовой коллекции ячменя, в нескольких генных банках доступны другие наборы разнообразных основных коллекций культивируемых культур. В Институте генетики растений им. Лейбница в Германии создали разнообразную группу зародышевой плазмы ячменя, чтобы охватить широкую адаптацию к различным климатическим условиям (Pasam et al., 2014). Эта коллекция (LRC1485) состоит из 1485 сортов, отобранных из более чем 22 000 образцов ячменя на основе различных таксономических признаков (темп роста, тип колоса, цвет семян и т. д.), доступных описаний исходных мест сбора и паспортных данных. LRC1485 включает в себя поступления из широкой области (от 5,63° до 62,47° северной широты и от 16,62° до 71,5° восточной долготы) Европы, Западной и Центральной Азии, а также Северной и Восточной Африки. Двухрядные типы составляют 47,7 % (708), а шестирядные типы – 52,3 % этой коллекции. Чтобы сокра-

тить LRC до более управляемого числа для различных фенотипических и молекулярных исследований, была использована стратегия, реализованная в программе MSTRAT (Gouesnard B et al., 2001) (алгоритм для создания основных коллекций зародышевой плазмы путем максимизации аллельного или фенотипического богатства), в результате чего был сокращён основной набор из 648 ландрасов.

Всеобъемлющие и точные базы данных по коллекциям зародышевой плазмы имеют решающее значение для многих типов исследований, касающихся эволюции, естественных мутаций и добычи зародышевой плазмы. Кроме того, доступна обширная глобальная база данных, которая включает записи об образцах *Hordeum*, собранные из других ген банков через Genesys (табл. 1).

Таблица 1. Базы данных о запасах зародышевой плазмы ячменя в крупнейших генбанках по всему миру

Table 1. Databases on stocks of barley germ plasma in the largest genebanks around the world

Название базы данных / Name of the database 1	Ссылка на источник/ Link to source 2
Генетические ресурсы растений Канады / <i>Plant Gene Resources of Canada</i>	http://pgrc3.agr.ca/search_grinca-recherche_rirgc_e.html
Национальный центр исследования зародышевой плазмы мелкого зерна, США / <i>National Small Grains Germplasm Research Facility, USA</i>	http://www.ars-grin.gov/npgs
Международный центр сельскохозяйственных исследований в засушливых регионах / <i>International Centre for Agricultural Research in the Dry Areas</i>	https://www.genesys-pgr.org/welcome
Отдел прикладной генетики, Центр Джона Иннеса, Великобритания / <i>Department of Applied Genetics, John Innes Centre, UK</i>	http://www.jic.ac.uk/GERMPLAS/bbsrc_ce
Институт генетики растений и исследований сельскохозяйственных культур им. Лейбница, Германия / <i>Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Germany</i>	http://gbis.ipk-gatersleben.de
Институт ресурсов зародышевой плазмы сельскохозяйственных культур Китайской академии сельскохозяйственных наук, Китай / <i>Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, China</i>	http://icgr.caas.net.cn/cgris_english.html
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова, Россия / <i>N. I. Vavilov All-Russian Scientific Research Institute of Plant Industry, Russia</i>	http://91.151.189.38/virdb
Университет Окаяма, Япония / <i>Okayama University, Japan</i>	http://www.shigen.nig.ac.jp/barley
Центр северных генетических ресурсов, Швеция / <i>Nordic Genetic Resources Centre, Sweden</i>	http://www.nordgen.org/ngb
Центр генетических ресурсов, НАРО, Япония / <i>Genetic Resources Center, NARO, Japan</i>	http://www.gene.affrc.go.jp/plant
Банк зародышевой плазмы Либермана, Тель-Авивский университет, Израиль / <i>Lieberman Germplasm Bank, Tel-Aviv University, Israel</i>	http://www2.tau.ac.il/ICCI/default.asp
Институт генетических ресурсов растений, Болгария / <i>Institute for Plant Genetic Resources, Bulgaria</i>	http://eurisco.ecpgr.org
Центр генетических ресурсов, Нидерланды / <i>Centre for Genetic Resources, the Netherlands</i>	http://www.cgn.wur.nl/UK
Израильский банк генов сельскохозяйственных культур, Израиль / <i>Israel Gene Bank for Agricultural Crops, Israel</i>	http://igb.agri.gov.il
Документация по генетическим ресурсам растений в Чешской Республике / <i>Plant Genetic Resources Documentation in the Czech Republic</i>	http://genbank.vurv.cz/genetic/resources
Научно-исследовательский институт растениеводства Пьештяны, Словакия / <i>Research Institute of Plant Production Piestany, Slovakia</i>	http://eurisco.ecpgr.org
Генбанк Сучавы, Румыния / <i>Suceava Genebank, Romania</i>	http://www.svgenebank.ro/index.htm

Информацией о 1,9 млн образцов сельскохозяйственных культур и их диких предков, сохранёнными *ex situ* около 400 институтами располагает Европейский поисковый реестр генетических ресурсов растений (EURISCO). Он основан на сети национальных инвентаризаций 43 стран-участниц и имеет большое значение по сохранению мирового агробιологического разнообразия, предоставляя информацию о большом генетическом разнообразии, сохраняемом сотрудничающими организациями. EURISCO содержит как паспортные, так и фенотипические данные.

Вследствие длительной работы с мировым генофондом, во Всероссийском институте растениеводства (ВИР) была собрана одна из наибольших коллекций ячменя в Европе. Она включает в себя мировое сортовое разнообразие, которое содержит более 20 тыс. образцов ячменя. Работники института пристально наблюдают за достижениями селекции и генетики ячменя в мире для постоянного пополнения коллекции более интересным селекционным и генетическим материалом из центров его происхождения и разнообразия и стран с высоким уровнем селекционных исследований. Коллекция генетических ресурсов ВИР ячменя включает линии: устойчивые к различным болезням, с мужской стерильностью, с морфологическими маркерными признаками, а также тестеры с идентифицированными генами и образцы с известными генами, представляющие интерес для селекции. Разнообразие сортов, имеющих аналогичные аллели генов, даёт возможность селекционерам разных регионов России подбирать нужный исходный материал для селекционных исследований ячменя (Лоскутов И.Г., 2009).

Создание новых генотипов ячменя путём искусственного скрещивания.

Цели и задачи селекции ячменя.

Существует комплекс задач селекции ячменя, которые имеют наиболее важное значение на данном этапе селекционной работы, а также задачи, связанные с различными направлениями его селекции. Необходимы сорта ячменя, которые будут отличаться высокой урожайностью, а именно предназначенные для технологии выращивания интенсивного типа. Они должны быть рентабельны и оправдывать дополнительные траты на агротехнику, а также повышенные дозы удобрений. В неблагоприятных почвенно-климатических зонах высокий уровень урожайности во многом определяется устойчивостью к данным условиям. Также требуются жаростойкие и засухоустойчивые сорта для аридных зон, для северных районов – холодостойкие сорта, сорта устойчивые к кислым почвам в зонах их распространения, солеустойчивые – на засоленных почвах.

Выведение сортов с оптимальным вегетационным периодом является важным направлением селекции. В районах с летними засухами и северных районах имеют большое значение скороспелые сорта. Для пересева погибших озимых, важно иметь образцы, которые в меньшей степени снижают урожай при запоздании с посевом. Сорта ячменя должны обладать высокими показателями зимостойкости, в первую очередь морозостойкостью. Морозостойкость возрастает при глубоком заложении узла кущения, но при этом уменьшается продуктивная кустистость. «Интерес для производства представляют сорта – двуручки: в случае плохой перезимовки поле может быть «отремонтировано» путём посева того же сорта. Это снимает такую проблему как хранение страховых фондов яровых сортов для пересева погибших или подсева изреженных озимых посевов» (Тарануха Г.И., 2009).

В регионах с нестабильным увлажнением преимущество имеют не только урожайность и качество зерна, но и их стабильность по годам. Поэтому основным условием повышения адаптивной реакции на возможные изменения климата является создание новых сортов, имеющих способность с наибольшей эффективностью использовать благоприятные факторы внешней среды и одновременно противостоять (за счёт избегания и/или толерантности) действию экологических стрессов. Характерной особенностью выращивания ячменя является значительное варьирование урожайности по годам. Устойчивость растений к различным видам засух в период вегетации – один из ограничивающих факторов. В связи с этим проблема выведения засухоустойчивых сортов остаётся весьма важной и сложной. Во многих случаях засухи сопровождаются суховеями, которые являются первопричиной «захвата» и «запала» зерна. Характер проявления засухи зависит во многом от определённых почвенно-климатических условий (Вислобокова Л.Н., 2011).

Склонность растений к полеганию лимитирует потенциал продуктивности. Полегание посевов благоприятствует развитию болезней, снижает массу 1000 зёрен, понижает качественные показатели зерна, усложняет уборку, что в довольно большой степени снижает урожайность. Сократить потерю урожая от полегания можно как технологическими мерами, так и селекционными методами, создавая устойчивые сорта. Работа селекционеров в этом направлении показывает, что основной путь для повышения устойчивости к полеганию непосредственно связан с высотой растений. Короткий стебель, который может выдержать нагрузку колоса, даёт возможность для более эффективного использования питательных веществ и влаги из почвы. По итогам многолетних исследований большого набора исходного селекционного материала в разных экологических точках земного шара были выделены источники и доноры устойчивости к полеганию, а для усиления признака было предложено использовать полукарликовые сорта. В данном случае короткостебельность достигается за счёт укорачивания междоузлий, а не снижения числа узлов, у низкорослых форм больше питательных веществ участвует в формировании зерна (Teulat B et al., 2003). При этом использование генов карликовости в селекции ячменя на устойчивость к полеганию сортов требует аккуратного подхода, так как карликовые сорта имеют ряд значительных недостатков: количество листьев у них одинаково с высокорослыми сортами, что может привести к близкому расположению их на стебле. В связи с этим растения затемняют друг друга, что ведёт к раннему отмиранию нижних листьев, несвоевременному подсыханию верхних (Bespalova LA et al., 2010).

Вместе с тем, при реализации идеи придания сортам короткостебельности применяют доноры с рецессивным и доминантным типом. При этом практически неизбежен плейотропный эффект, который влияет на продуктивность растения. В.М. Шевцов (1982) утверждал, что есть другие пути кардинального увеличения устойчивости к полеганию, такие как выделение генотипов с прочными механическими тканями стебля и оптимальной степенью покрытия листьями. Поскольку увеличение длины стебля ведёт к удлинению первого междоузлия и уменьшению толщины склеренхимного кольца, это снижает устойчивость к полеганию (Russell GE, 2013). Неполегающие сорта характеризуются более толстым стеблем и склеренхимным кольцом, большим числом сосудисто-волокнистых пучков (Лоскутов И.Г., 2009).

Массовое поражение посевов болезнями является одним из факторов неполной реализации потенциала продуктивности сортов ячменя (Абарова Е.Э., 2009). Болезни и вредители наносят существенные убытки мировому сельскохозяйственному производству, они насчитывают в среднем 35 %, в том числе в Европе – 25 %, в Азии и Африке – 43-45 % (Филиппенко С.В., 2008). Согласно информации ФАО, потеря урожая сельскохозяйственных культур ежегодно насчитывает около 30 %, что ведёт к увеличению использования пестицидов – каждые 10 лет величина их потребления практически удваивается (Алабушев А.В., 2004). Убытки урожая ячменя от грибных заболеваний оцениваются в 13-17 %, а в некоторые годы доходят до 30 % (Kolmer SA, 2001).

Путём применения пестицидов сельскохозяйственная отрасль ежегодно получает 30 % прибыли (Жученко А.А., 2001). Тем не менее селекция на иммунитет к основным болезням затрудняется тем, что эволюция патогена в большей мере опережает эволюцию растения. В значительной степени этому способствует вмешательство человека в природу, так как с применением пестицидов увеличивается возникновение более агрессивных и вирулентных рас. Также к эффективным мерам борьбы относят в первую очередь те, которые направлены на снижение количества переносчиков: сдвиг срока посева озимых культур на более поздний, применение пестицидов, преимущественно синтетических пиретроидов для сокращения их численности; уничтожение сорной злаковой растительности и пожнивных остатков за один-два месяца до посева; создание толерантных и устойчивых к повреждению насекомыми и поражению вирусом сортов. Последний метод является самым экологически безвредным и эффективным. Он может быть реализован правильным ведением защитных мероприятий, важное значение среди которых имеет создание и выращивание непоражающихся сортов.

«Изучение иммунологических свойств мировой коллекции ячменя показывает сочетание у отдельных образцов стойкости к двум и очень редко к трём вредоносным болезням при одновре-

менной восприимчивости ко всем другим. Поэтому одна из главных задач селекции – расширение генетического разнообразия источников устойчивости к болезням для создания новых сортов, их районирование на основании научнообеспеченного размещения во времени и пространстве, что позволяет предупредить и ограничить массовые эпифитотии. Случаи потери устойчивости сортов к основным болезням из-за появления новых рас патогенов говорят о недостатках современной селекции» (Nevo E, 2013).

Вследствии этого выдвинуто положение о необходимости использования для посева разнообразных по генетической устойчивости сортов (Глуховцев В.В, 2005). Селекция на устойчивость к болезням имеет непрерывный характер. В последние годы более очевидна необходимость создания сортов с комбинированной устойчивостью. В этом случае очень важно использовать большое разнообразие генофонда доноров устойчивости из мировой коллекции. Актуальной необходимостью селекции на иммунитет является создание сортов ячменя, обладающих комплексной устойчивостью к основным вредоносным заболеваниям, адаптированных для каждого конкретного природно-климатического региона.

Создание сорта, который совмещал бы в одном генотипе групповую устойчивость к патогенам с высокой и стабильной урожайностью, устойчивость к полеганию, а также высокими качественными показателями зерна довольно сложно. Существенную роль играет обеспеченность обширным исходным материалом, правильный подбор родительских компонентов для скрещивания и дальнейший отбор сортообразцов, совмещающих хозяйственно-полезные признаки и свойства. Большая часть этих показателей имеет сложную генетическую природу, поэтому требуется разработать объективные критерии оценки селекционного материала по генотипу.

Традиционная селекция и гибридизация ячменя.

Превосходящий метод создания популяций для отбора в селекции ячменя – внутривидовая гибридизация. Используют простые парные и сложные скрещивания, а также возвратные скрещивания. Современные сорта ячменя отличаются довольно сложными родословными, в связи с тем, что в скрещивание вовлекаются сорта гибридного происхождения. Насыщающие скрещивания применяют при введении генов устойчивости к болезням, гена высокого содержания лизина. Отдалённая гибридизация в селекции ячменя на данный момент не имеет практического значения. Однако культурный ячмень довольно легко скрещивается с *H. spontaneum* и *H. agriocrithon Aoberg*. Скрещивание с иными видами результатов не даёт. В случае если семена и завязываются, то зародыш погибает.

Выращивание зародышей на питательной среде дало возможность получить гибриды культурного ячменя с 15 дикими видами. Созданы также гибриды ячменя с рожью, пшеницей (в том числе *T. timopheevii*) и разными видами из родов пырея. Если культурный ячмень использовали в качестве отцовской формы, эти скрещивания, как правило, получались лучше. Скрещивания с дикими видами перспективны, в связи с тем, что среди них есть выдающиеся по засухоустойчивости, холодостойкости, солевыносливости, устойчивости к болезням, но получаемые гибриды стерильны и в селекции ячменя не применяются. Создан амфидиплоид ячменя и пшеницы – тритодеум (тритикум плюс гордеум), но на данный момент трудно говорить о его перспективности.

Широкое использование в селекции ячменя нашёл индуцированный мутагенез. Впервые мутантные коммерческие сорта были получены в Швеции: Паллас и Мари – радиомутанты сорта Бонус. В настоящее время таких сортов довольно много. Высокоурожайный короткостебельный сорт Диамант выведен в Чехословакии. С помощью метода химического мутагенеза в США был создан сорт озимого ячменя Лютер с короткой соломиной и большим потенциалом урожайности. В Белорусском НИИ земледелия получен мутантный сорт Минский, устойчивый к полеганию. В Краснодарском НИИ сельского хозяйства при помощи метода химического мутагенеза выведены озимый сорт Дебют и яровой Темп.

Геномные инструменты и ресурсы улучшения ячменя.

Выведение устойчивых к климатическим условиям и стрессоустойчивых сортов считается наиболее подходящим способом ускорения улучшения ячменя. Однако традиционную систему селекции необходимо изменить, чтобы облегчить селекцию ячменя на основе геномики. Непрерывный прогресс в геномике открыл новые возможности и инструменты, которые являются перспек-

тивными для повышения точности и эффективности селекции ячменя. Например, сборки эталонного генома в сочетании с секвенированием зародышевой плазмы для определения селекции привели к созданию более эффективных сортов ячменя.

Генетический анализ, такой как картирование QTL и исследования GWAS с использованием подходов секвенирования, привёл к идентификации молекулярных маркеров, геномных областей и новых генов, связанных с агрономическими признаками ячменя. Кроме того, технологии маркеров SNP и GWAS на основе гаплотипов стали наиболее применяемыми методами поддержки молекулярной селекции ячменя. Генетическая информация также используется для высокоэффективного редактирования генов с помощью технологии CRISPR-Cas9.

Высокопроизводительное генотипирование также делает геномную селекцию важным инструментом в современной селекции ячменя. Современные селекционеры в настоящее время пользуются общедоступными удобными базами данных, предоставляющими генотипическую и фенотипическую информацию о большом количестве образцов ячменя. «Основными инструментами для выявления ДНК-полиморфизма на уровне нуклеотидных последовательностей можно считать три базовых метода: рестрикционный анализ (с 1974 г.), полимеразная цепная реакция (ПЦР) (с 1988 г.) и секвенирование (с 1977 г.)» (Калько Г.В., 2015). Если в 90-е годы прошлого века и в начале XXI века в большинстве случаев применялись методы, основанные на ПЦР, то в настоящее время заметен рост популярности методов изучения SNP (ДНК-чипы), а также используют методы прямого секвенирования отдельных участков ДНК. Вероятно, эта методика может стать основой генетического анализа и паспортизации в ближайшем будущем. Тем не менее, на данный момент до сих пор наиболее чаще применение находят методы, основанные на ПЦР, поскольку они дешевле и просты.

Для экономически эффективного использования молекулярных маркеров в селекционной программе они должны повысить эффективность отбора по сравнению с традиционными методами фенотипирования. Для этого маркеры должны иметь надёжную связь с генами, контролирующими конкретные интересующие признаки, демонстрировать высокий уровень полиморфизма, обладать высокой пропускной способностью, иметь высокую плотность в геноме, быть относительно недорогими и легко переносимыми между группами зародышевой плазмы. За последние 25 лет исследователи ячменя активно использовали в своих работах различные виды маркеров с целью генетического картирования. Однако до относительно недавнего времени в программах селекции ячменя было ограниченное применение исследований с использованием маркеров.

На рисунке 2 отображена схема молекулярных маркеров, основанных на ПЦР.

Метод расщепленной амплифицированной полиморфной последовательности *CAPS* (*Cleaved amplified polymorphic sequence*) – фрагменты ДНК, амплифицированные ПЦР с использованием специфических праймеров с последующим расщеплением продуктов ПЦР рестрикционным ферментом. Впоследствии полиморфизмы длины, возникающие в результате вариации встречаемости сайтов рестрикции, идентифицируют гель-электрофорезом перевариваемых продуктов. *CAPS* также называют полиморфизмом длины ПЦР-рестрикционного фрагмента (*PCR-RFLP*). С развитием *RFLP*-анализа появился метод *CAPS*, он представляет собой объединение классического *ПДРФ* анализа с методом ПЦР, что делает возможным работу с определённым фрагментом ДНК вместо использования всей геномной ДНК (Heubl G, 2013). *CAPS*-маркеры разрабатываются на основе известной нуклеотидной последовательности, являются кодоминантными и дают возможность выявлять полиморфизм в большом количестве индивидуумов (Омашева М.Е и др., 2013).

Kurth J с соавторами (2001) построили генетическую карту высокого разрешения на основе скрещивания почти изогенных линий ячменя *Pallas BC5 Mlg* и *Pallas mlg*. В общей сложности 2000 потомков F2 были проверены с помощью анализа расщеплённой амплифицированной полиморфной последовательности (*CAPS*), определив интервал 4,47 см, охватывающий локус устойчивости. Проблема патогена сегрегантов с множественными изолятами мучнистой росы выявила новую специфичность устойчивости к *Pallas BC5 Mlg*. Было показано, что наиболее тесно связанный с *Mlg* маркер *RFLP*, *MWG032*, надёжно выявляет наличие аллеля устойчивости в коллекции из 30 европейских сортов.

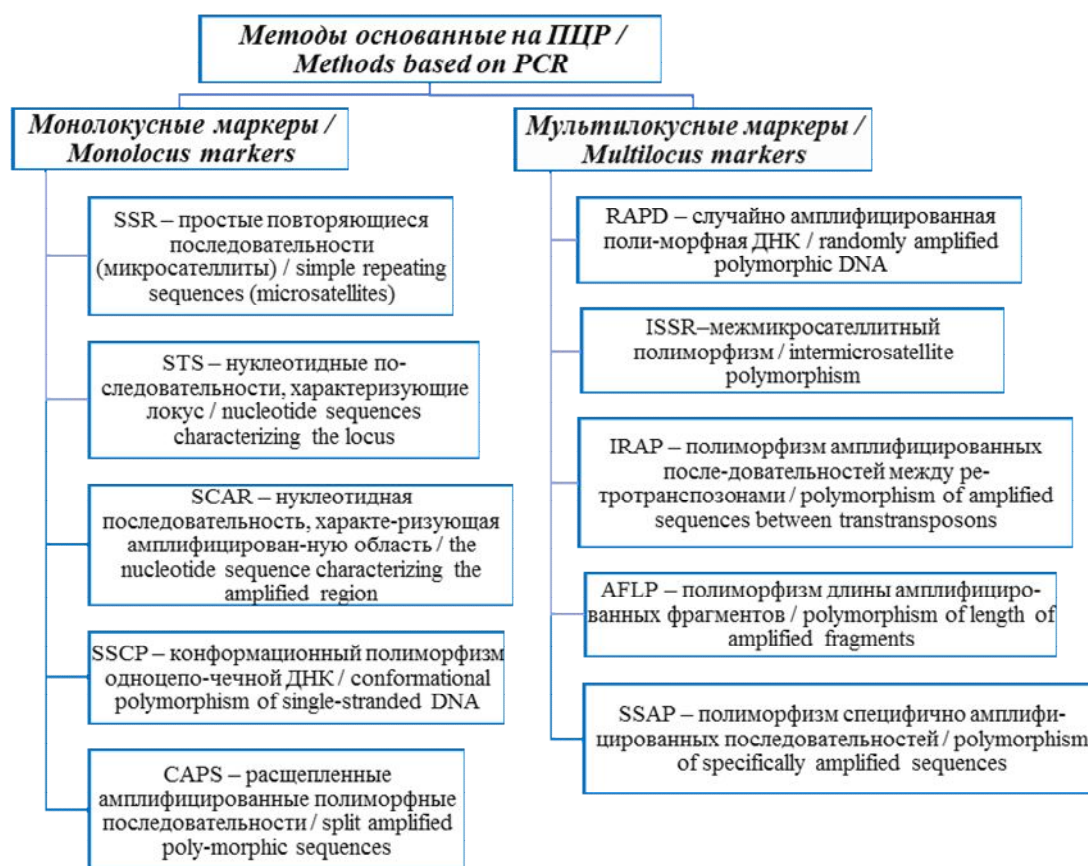


Рис. 2 – Молекулярные маркеры, основанные на ПЦР
Figure 2 – Molecular markers based on PCR

AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) или полиморфизм длины амплифицированного фрагмента – инструмент на основе ПЦР, используемый в методах молекулярной диагностики. Он был разработан в начале 1990-х годов компанией Keugene. AFLP – фрагмент ДНК, полученный после переваривания ферментами рестрикции. Затем продукты лигирования перевариваются до олигонуклеотидных адаптеров с последующей селективной амплификацией с использованием ПЦР. Это является причиной того, что метод AFLP, как известно, представляет собой комбинацию RFLP и ПЦР.

Arabi MIE с коллегами (2021) идентифицировали маркеры AFLP, связанные с устойчивостью к тёмно-бурой пятнистости листьев, с использованием рекомбинантных инбредных линий F2, полученных от скрещивания устойчивого ячменя *cv. Banteng* и восприимчивого *cv. WI2291*. Обнаруженные маркеры AFLP могут быть использованы в селекции с помощью геномики для отбора устойчивых к тёмно-бурой пятнистости листьев генотипов ячменя. Проведено исследование 148 коммерческих сортов ячменя с помощью 14 комбинаций праймеров AFLP и 32 пар – праймеров SSRs. Были изучены структура популяции, неравновесие связей и геномные области, связанные с физиологическими особенностями в условиях засушливого стресса. Фенотипические результаты показали высокий уровень разнообразия между изучаемыми сортами.

RAPD-маркеры (randomly amplified polymorphic DNA) – случайно амплифицированные полиморфные участки ДНК. RAPD-маркеры выявляют у растений разных линий, сортов, рас полиморфизм продуктов амплификации, полученных при использовании одного короткого праймера (Bardakci F, 2001). По маркерам RAPD и морфологическим признакам генетическое разнообразие

было исследовано среди сортов египетского ячменя. Предварительно отобрали 12 праймеров RAPD и для характеристики применили 11 полиморфных праймеров. Для морфологического анализа использовали 12 морфологических признаков. Кластерный анализ был проведён на основе RAPD и морфологических признаков для группировки сортов ячменя и построения дендрограммы. Маркеры RAPD показали высокий уровень полиморфизма среди исследованных сортов. Настоящее исследование подтверждает, что маркеры RAPD и морфологические признаки могут быть успешно использованы для генетической характеристики разнообразия ячменя. Кроме того, информация, полученная в результате этого исследования, может быть использована для выбора родителей для гибридизации с целью максимизации урожайности и её компонентов (Latif S et al., 2021).

SSR-маркеры (Simple Sequence Repeats) представляют собой повторяющиеся последовательности, состоящие из tandemных повторов коротких мотивов (1-6 п. н.). SSR составляют всего ~1 % генома у большинства секвенированных видов и обычно рассматриваются как некодирующая ДНК, поскольку они не содержат функциональной геномной информации (Cregan PB et al., 2020). В общей сложности 49 простых последовательных повторов (SSR) или микросателлитных маркеров были использованы для изучения генетического разнообразия и взаимосвязей между 376 сортами ячменя, собранными из разных районов Эфиопии, производящих ячмень, и восемью сортами. В целом было получено 478 аллелей со средним значением 9,755 аллелей на локус, из которых 97,07 % локусов – полиморфные. Индекс генетического разнообразия Nei (h) составил 0,654, а индекс разнообразия Шеннона (I) – 0,647, и это указывает на то, что генетическое разнообразие в исследованных генотипов ячменя было умеренно высоким (Dido AA et al., 2021).

ISSR (for inter-simple sequence repeat) – общий термин, обозначающий номинальную область между микросателлитными локусами. Комплементарные последовательности к двум соседним микросателлитам используются в качестве праймеров ПЦР; варибельная область между ними амплифицируется. Ограниченная продолжительность циклов амплификации во время ПЦР предотвращает избыточную репликацию чрезмерно длинных непрерывных последовательностей ДНК, поэтому результатом будет смесь множества амплифицированных цепей ДНК, которые, как правило, короткие, но сильно различаются по длине.

Метод ISSR использовали для выявления некоторых молекулярных маркеров, связанных с засухоустойчивостью в пяти генотипах. Применяли пять праймеров ISSR, которые выявили 78 % полиморфизма. Праймеры дали 12 полос, которые могли бы использоваться в качестве молекулярных маркеров и быть полезными в программах инбридинга ячменя. Akladiou SA и Abbas SM (2020) используя 16 маркеров ISSR, в общей сложности амплифицировали 125 аллелей, из которых 124 (99,27 %) были идентифицированы как полиморфные аллели. Результаты показали, что маркеры ISSR подходят для скрининга зародышевой плазмы ячменя, толерантной к мучнистой росе.

SNP (Single Nucleotide Polymorphism) – отличия последовательности ДНК размером в один нуклеотид (A, T, G или C) в геноме (или в другой сравниваемой последовательности) представителей одного вида или между гомологичными участками гомологичных хромосом. Применяется в качестве генетических маркеров для изучения неравновесного сцепления локусов и полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) (Tabassum J and Suman L.). В исследовании Thabet SG с коллегами (2021) 121 сорт ярового ячменя во всём мире был оценён на толерантность к стрессу при засолении во время фазы прорастания семян и развития проростков. Сканирование ассоциаций по всему геному (GWAS) было применено с использованием 9 тыс. SNP и выявило несколько интересных областей генома, включая 80 значимых SNP, связанных с изучаемыми признаками. Геномные области этих SNP содержали около 1500 генов-кандидатов в пределах интервала неравновесия сцепления.

DArT (Diversity Array Technology) – высокопроизводительный метод генетических маркеров, который может обнаруживать аллельные вариации, чтобы обеспечить полный охват генома без какой-либо информации о последовательности ДНК для генотипирования и другого генетического анализа (Хлесткина Е.К., 2015). При помощи DArT, аналогично, как и при SNP-методе,

можно одновременно выявлять полиморфизм в нескольких сотнях и тысячах локусах не только у диплоидных растений, но и, к примеру, у гексаплоидной пшеницы (*T. aestivum*) (Akbari M et al., 2006). Данный метод применяется при составлении генетических карт и изучении разнообразия, что отображено в работе по картированию генома ячменя. DArT-маркеры также были использованы при мечении гена устойчивости к листовой ржавчине (Olivera PD et al., 2013).

Высокопроизводительное фенотипирование ячменя.

Достижение устойчивого прогресса в селекции по урожайности и качественным признакам с помощью визуального отбора является сложной задачей. Разработка и применение новых методов, позволяющих проводить высокопроизводительный скрининг или фенотипирование многочисленных образцов на пищевые качества, устойчивость к болезням и урожайность, могут оптимизировать точность оценки и способствовать более точному отбору. В контексте селекции растений высокопроизводительное фенотипирование — это оценка фенотипов растений в масштабе и с уровнем скорости и точности, недостижимым традиционными методами, путём применения новых технологий, таких как автоматизация и робототехника, новые датчики и технологии визуализации (аппаратное и программное обеспечение).

Достижения в области генетических и геномных методов, таких как секвенирование ДНК следующего поколения, могут обеспечить селекционерам потенциальное увеличение темпов генетического улучшения (Lei X et al., 2014). Однако применение этих методов, которые предоставляют геномную информацию быстро растущими темпами, ограничено наличием данных фенотипирования для больших популяций, часто называемых разрывом фенотипирования (Mifflin B, 2000). Этот "разрыв" в фенотипировании растений в значительной степени объясняется отсутствием эффективных и быстрых методов измерения реакции растений в полевых условиях на многие признаки (White JW et al., 2012), то есть функции генов сельскохозяйственных культур в их производственных условиях. На этом этапе более быстрые и точные методы фенотипирования играют ключевую роль в анализе генетики количественных признаков, связанных с ростом, урожайностью и адаптацией к стрессу для улучшения урожая. Fiorani F и Schurr U (2013) предложили определить фенотипирование как набор методологий и протоколов, используемых для измерения роста, архитектуры и состава растений с точностью от органов до масштабов полога. С этой целью высокопроизводительные формы фенотипирования, основанные на новых методах, таких как неинвазивные технологии, обеспечивают эффективные инструменты для сопоставления генотипа и фенотипа за счёт повышения эффективности как с точки зрения точности, так и сокращения времени оценки огромных популяций растений, с уважением к традиционным методам, основанным на визуальных наблюдениях и ручных измерениях. При фенотипировании растений было введено несколько спектральных индексов отражения для быстрых, неразрушающих измерений зелёной биомассы, площади листьев, содержания азота, пигментного состава, фотосинтетического статуса, содержания воды, старения листьев и полога и урожайности в полевых условиях (Li L et al., 2014).

Традиционные платформы дистанционного зондирования, такие как спутники и самолеты, стали чрезвычайно полезным инструментом для сбора данных в сельском хозяйстве. Однако эти решения создают некоторые ограничения: для спутникового применения — низкое пространственно-временное разрешение и риск ослепления облачным покровом; для воздушных судов — требование высококвалифицированных операторов и дорогостоящей платформы, без обеспечения сантиметрового разрешения из-за цены полёта (Matese AP et al., 2015). В последние годы использование беспилотных летательных аппаратов приобретает решающее значение в фенотипировании сельскохозяйственных культур из-за их способности обеспечивать динамичный и быстрый инструмент фенотипирования для большого числа участков (Araus JL and Cairns JE, 2014).

Полиплоидная селекция.

В разных селекционных учреждениях создано большое количество полиплоидов ячменя, но все они малопродуктивны по причине череззерности и малой кустистости. Тем не менее при восстановлении диплоидного числа хромосом выявлено разнообразие, что можно применять в дальнейшей селекционной работе. Полиплоидизация является важным механизмом видообразования в

роде ячменя *Hordeum*. Поскольку почти половина видов являются полиплоидами (тетра- и гексаплоидами), включая алло- и автополиплоиды, род *Hordeum* является хорошей моделью для изучения видообразования посредством полиплоидизации. Что касается полиплоидов, то большинство филогенетических исследований, опубликованных на сегодняшний день, были направлены на выяснение взаимоотношений только нескольких полиплоидных таксонов или использовали только отдельные области ДНК-маркеров для анализа всех полиплоидных таксонов (Brassac J et al., 2012). Исследованиям полиплоидных таксонов обычно препятствует сложная эволюция этих организмов, включающая повторяющееся образование, потерю или сохранение генов и гомеологической рекомбинации (Weiss-Schneeweiss H et al., 2013).

Были предложены ядерные локусы с низкой или единственной копией в качестве источника филогенетической информации и для улучшения разрешения и устойчивости по сравнению с пластидной и рибосомной ДНК (Small RL et al., 2004), особенно если полиплоидные таксоны изучены (Sang T et al., 2004). У ядерных маркеров с низкой копией также имеются некоторые минусы: универсальных праймеров для ПЦР, применимых ко всем группам растений, не существует, и появляются дополнительные затраты и лабораторные работы из-за необходимости клонирования ампликонов ПЦР перед секвенированием. «Одномолекулярная ПЦР или использование гомеологов – специфичных праймеров являются альтернативой клонированию при работе с полиплоидами, но требуют интенсивной лабораторной работы и/или априорных знаний об аллельном разнообразии в анализируемых локусах» (Petersen G and Seberg O, 2004).

Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) американских полиплоидных видов *Hordeum* указывает на чёткие различия между тетраплоидными *H. depressum* и другими полиплоидными таксонами. Для большинства этих полиплоидов азиатский *H. roshevitzii* считается одним из родительских видов, хотя он не участвовал в формировании *H. depressum*. Эти данные однозначно подтверждают выводы Komatsuda T с соавторами (2009), которые также выдвинули гипотезу о том, что *H. depressum* произошёл от гибридизации *H. californicum* или вымершего вида, тесно связанного с ним, с *H. intercedens*. Все другие полиплоиды Нового Света были охарактеризованы как «*jubatum*» (ячмень гривастый), поскольку либо *H. jubatum* принимал непосредственное участие в их эволюции в качестве партнёра по гибридизации, либо, как и *H. jubatum*, они произошли от скрещиваний между азиатским и американским таксонами. Более того, Taketa S с коллегами (2005) пришли к такому же биогеографическому сценарию, рассматривая эти полиплоиды, как и Blattner FR (2006) в биогеографическом анализе всего рода *Hordeum*, т. е. что аллоплоидизация происходила в северо-восточной Азии или Северной Америке, а затем полиплоиды распространились через Америку. Тем не менее способ и последовательность происхождения американских полиплоидов всё ещё остаются в основном нерешёнными, хотя цитологические данные теперь предоставляют ясные и проверяемые гипотезы для дальнейших исследований (Wood TE et al., 2009).

Заключение.

Селекционный процесс и искусственный отбор, действующие на протяжении длительного времени, создали культурный вид ячменя, сильно отличающийся фенотипом и генотипом от дикого предка. С одной стороны, культурный сорт обладает повышенной продуктивностью, более широким ареалом произрастания и пластичностью к неблагоприятным условиям. С другой, мы потеряли большую часть генетического разнообразия, отсеивая нежелательные признаки. Дальнейшее создание сортов, повышение продуктивности невозможны без исследования и внедрения новых генетических форм и разработки новых высокотехнологических методов.

Новые технологии геномики и молекулярной селекции позволяют лучше понимать и выявлять генетические вариации. Серьёзные проблемы, связанные с изменением климата и ростом численности населения, потребуют инновационного, проницательного и продуктивного улучшения зародышевой плазмы и развития разнообразия.

Использование функциональных маркеров облегчило бы скрининг на наличие аллелей, представляющих интерес для коллекций зародышевой плазмы и селекционных популяций, точное

описание генетического потенциала родителей, скрещиваний и новых сортов, а также ускоренное отслеживание растений с желаемыми аллелями целевых признаков для расширенных испытаний продуктивности.

Применение методов маркер-ориентированной селекции способно облегчить оценку родительских линий для составления плана гибридизации и гибридов при выбраковке и отборе перспективных образцов, описание сортов для регистрации и отслеживание генетической чистоты сортов в семеноводстве и селекционных испытаниях. Достижения в области геномики также открывают путь для внедрения геномной селекции и прогнозирования в программы селекции ячменя. Использование геномных инструментов позволит сэкономить время и ресурсы необходимые в селекционных работах, и повысить эффективность селекционного процесса.

Список источников

1. Абарова Е.Э. Приёмы повышения урожайности и качества зерна сортов кормового ячменя в северо-восточном регионе Беларуси: дис. ... канд. с.-х. наук. Жодино, 2009. 158 с. [Abarova EE. Priemy povysheniya urozhainosti i kachestva zerna sortov kormovogo yachmenya v severo-vostochnom regione Belarusi. [dissertation] Zhodino; 2009:158 p. (*In Russ*)].
2. Алабушев А.В. Проблемы и перспективы зерновой отрасли России. Ростов н/Д: ЗАО «Книга», 2004. 288 с. [Alabushev AV. Problemy i perspektivy zernovoj otrasli Rossii. Rostov-na-Donu: ЗАО «Книга»; 2004:288 p. (*In Russ*)].
3. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы): монография в 2-х т. М.: Изд-во РУНД, 2001. Т. 2. 780 с. [Zhuchenko AA. Adaptivnaya sistema selekcii rastenij (ekologo-geneticheskie osnovy): monografiya v 2-kh t. Moscow: Izd-vo RUND. 2001;2:780 p. (*In Russ*)].
4. Калько Г.В. ДНК-маркеры для оценки генетических ресурсов ели и сосны // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2015. № 4. С. 19-34. [Kalko GV. The DNA markers for exploring of genetic resources of spruce and pine. Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo hozyajstva. 2015;4:19-34. (*In Russ*)].
5. Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. 294 с. [Loskutov IG. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. Sankt-Peterburg: GNC RF VIR; 2009:294 p. (*In Russ*)].
6. Обеспечение устойчивого развития сельскохозяйственного производства в Центрально-Чернозёмной зоне в условиях засухи / Л. Н. Вислобокова и др. // Зерновое хозяйство России. 2011. № 1. С. 46-51. [Vislobokova LN et al. Sustainable development support of agricultural production in Central Black earth zone in drought condition. Zernovoe hozyajstvo Rossii. 2011;1:46-51. (*In Russ*)].
7. Омашева М.Е., Аубакирова К.П., Рябушкина Н.А. Молекулярные маркеры. Причины и последствия ошибок генотипирования // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 4. С. 20-28. [Omasheva ME, Aubakirova KP, Ryabushkina NA. Molekulyarnye markery. Prichiny i posledstviya oshibok genotipirovaniya. Biotekhnologiya. Teoriya i praktika. 2013;4:20-28. (*In Russ*)].
8. Создание сортов ярового ячменя для условий Среднего Поволжья / В.В. Глуховцев, С.Ю. Царевский, А.С. Мухтулова, Е.В. Столпивская // Повышение урожайности и качества продукции зерновых, кормовых и технических культур: материалы конф., (г. Самара, 26-28 июля 2004 г.). Самара: Поволжский НИИ селекции и семеноводства им. П.Н. Константинова. 2005. С. 77-82. [Gluhovcev VV, Carevskij SYu, Muhtulova AS, Stolpivskaya EV. Sozдание sortov yarovogo yachmenya dlya uslovij Srednego Povolzh'ya (Conference proceedings) Povyshenie urozhajnosti i kachestva produkcii zernovyh, kormovyh i tekhnicheskikh kul'tur: materialy konf., (g. Samara, 26-28 iyulya 2004 g.). Samara: Povolzhskii NII selekcii i semenovodstva im. Konstantinova PN; 2005:77-82. (*In Russ*)].
9. Тарануха Г.И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: учебник для студентов высших с.-х. учеб. заведений по агрономическим специальностям. Минск: ИВЦ Минфи-

на, 2009. 420 с. [Taranuho GI. Selekcija i semenovodstvo sel'skohozyajstvennyh kul'tur: uchebnik dlya studentov vysshih s.-kh. ucheb. zavedenij po agronomicheskim special'nostyam. Minsk: IVC Minfina; 2009:420 p. (In Russ)].

10. Филиппенко С.В. Возможность оценки сортов ячменя по показателям экологической пластичности и стабильности в условиях одной географической точки // Земледелие и селекция в Беларуси: сб. науч. тр. Минск, 2008. № 44. С. 273-280. [Filippenko SV. Vozmozhnost' ocenki sortov yachmenya po pokazatelyam ekologicheskoy plastichnosti i stabil'nosti v usloviyah odnoj geograficheskoy tochki. Zemledelie i selekcija v Belarusi: sb. nauch. tr. Minsk; 2008;44:273-280. (In Russ)].

11. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4-2. С. 1044-1054. [Khlestkina EK. Molecular markers in genetic studies and breeding. Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(4-2):1044-1054. (In Russ)].

12. Шевцов В.М. Селекция ячменя на Северном Кавказе: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Немчиновка, 1982. 35 с. [Shevtsov VM. Selekcija yachmenya na Severnom Kavkaze: avtoref. dis. ... d-ra s.-h. nauk. Nemchinovka; 1982:35 p. (In Russ)].

13. Akbari M et al. Diversity arrays technology (DArT) for high-throughput profiling of the hexaploid wheat genome. Theoretical and Applied Genetics. 2006;113(8):1409-1420. doi: 10.1007/s00122-006-0365-4

14. Akladios SA, Abbas SM. Inter simple sequence repeat (ISSR) markers and some physiological attributes of barley genotypes to drought and potassium nutrition. Life Science Journal. 2020;17(9):84-98. doi: 10.7537/marslsj170920.10

15. Arabi MIE et al. Identification of AFLP markers associated with spot blotch resistance through single marker analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). Cereal Research Communications. 2021;49(2):285-290. doi: 10.1007/s42976-020-00109-x

16. Araus JL, Cairns JE. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. Trends in Plant Science. 2014;19(1):52-61. doi: 10.1016/j.tplants.2013.09.008

17. Badr A, et al. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). Molecular Biology and Evolution. 2000;17(4):499-510. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330

18. Bardakci F. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. Turkish Journal of Biology. 2001;25(2):185-196.

19. Bupalova LA, et al. Photoperiod sensitivity and molecular marking of genes Ppd and Vrn in connection with breeding alternative-habit wheat varieties. Russian Agricultural Sciences. 2010;36(6):389-392. doi: 10.3103/S1068367410060017

20. Blake VC, et al. The *Hordeum* toolbox: the barley coordinated agricultural project genotype and phenotype resource. The Plant Genome. 2012;5(2):81-91. doi: 10.3835/plantgenome2012.03.0002

21. Blattner FR. Multiple intercontinental dispersals shaped the distribution area of *Hordeum* (Poaceae). New Phytologist. 2006;169(3):603-614. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01610.x

22. Brassac J, Jakob SS, Blattner FR. Progenitor-derivative relationships of *Hordeum polyploids* (Poaceae, Triticeae) inferred from sequences of TOPO6, a nuclear low-copy gene region. PloS ONE. 2012;7(3):e33808. doi: 10.1371/journal.pone.0033808

23. Cregan PB et al. Length polymorphisms of simple sequence repeat (SSR) DNA as molecular markers in plants. In: Gresshoff PM, editor. Plant Genome Analysis (1st ed.). Boca Raton, Fla.: CRC Press; 1994:47-57. doi: 10.1201/9781003068907

24. Dido AA et al. Spatial and temporal genetic variation in Ethiopian barley (*Hordeum vulgare* L.) landraces as revealed by simple sequence repeat (SSR) markers. Agriculture & Food Security. 2021;10(1):1-14. doi: 10.1186/s40066-021-00336-3

25. FAO. The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Rome; 2010:396 p.

26. Feuillet C, Langridge P, Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends in Genetics*. 2008;24(1):24-32. doi: 10.1016/j.tig.2007.11.001
27. Fiorani F, Schurr U. Future scenarios for plant phenotyping. *Annu Rev Plant Biol*. 2013;64:267-91. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120137
28. Genesys. [Internet] Available from: <https://www.genesys-pgr.org/a/map/v2k2a7V3BxK/@19.826969,-1.433500,2z> - (accessed 17.02.2022).
29. Gouesnard B et al. MSTRAT: An algorithm for building germ plasm core collections by maximizing allelic or phenotypic richness. *Journal of Heredity*. 2001;92(1):93-94. doi: 10.1093/jhered/92.1.93
30. Heubl G. DNA-based authentication of TCM-plants: current progress and future perspectives. In: Wagner H, Ulrich-Merzenich G, editors. *Evidence and rational based research on Chinese drugs*. Vienna: Springer; 2013:27-85. doi: 10.1007/978-3-7091-0442-2_2
31. Knüpfper H. Triticeae genetic resources in ex situ genebank collections. Muehlbauer G, Feuillet C, editors. *Genetics and Genomics of the Triticeae*. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. New York, NY: Springer; 2009;7:31-79. doi: 10.1007/978-0-387-77489-3_2
32. Kolmer JA. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998. *Plant disease*. 2001;85(2):155-158. doi: 10.1094/PDIS.2001.85.2.155
33. Komatsuda T, Salomon B, von Bothmer R. Evolutionary process of *Hordeum brachyantherum* 6x and related tetraploid species revealed by nuclear DNA sequences. *Breeding Science*. 2009;59(5):611-616. doi: 10.1270/jsbbs.59.611
34. Kurth J et al. A high-resolution genetic map and a diagnostic RFLP marker for the Mlg resistance locus to powdery mildew in barley. *Theoretical and Applied Genetics*. 2001;102(1):53-60. doi: 10.1007/s001220051617
35. Latif S et al. Effect of *Bacillus subtilis* on some physiological and biochemical processes in barley (*Hordeum vulgare* L.) Plant grown under salt stress. *Egyptian Journal of Botany*. 2021;61(1):141-153. doi: 10.21608/EJBO.2020.41931.1555
36. Lei X et al. RNA-seq analysis of oil palm under cold stress reveals a different C-repeat binding factor (CBF) mediated gene expression pattern in *Elaeis guineensis* compared to other species. *PLoS ONE*. 2014;(12):e114482. doi: 10.1371/journal.pone.0114482
37. Li L, Zhang Q, Huang D. A review of imaging techniques for plant phenotyping. *Sensors*. 2014;14(11):20078-20111. doi: 10.3390/s141120078
38. Matese A et al. Intercomparison of UAV, aircraft and satellite remote sensing platforms for precision viticulture. *Remote Sensing*. 2015;7(3):2971-2990. doi: 10.3390/rs70302971
39. Mifflin B. Crop improvement in the 21st century. *Journal of Experimental Botany*. 2000;51(342):1-8. doi: 10.1093/jexbot/51.342.1
40. Nevo E. Evolution of wild barley and barley improvement. In: Zhang G, Li C, Liu X, editors. *Advance in barley sciences*. Dordrecht: Springer; 2013:1-23. doi: 10.1007/978-94-007-4682-4_1
41. Olivera PD, Kilian A, Wenzl P, Steffenson BJ. Development of a genetic linkage map for Sharon goatgrass (*Aegilops sharonensis*) and mapping of a leaf rust resistance gene. *Genome*. 2013;56(7):367-76. doi: 10.1139/gen-2013-0065
42. Pasam RK et al. Genetic diversity and population structure in a legacy collection of spring barley landraces adapted to a wide range of climates. *PLoS ONE*. 2014;9(12):e116164. doi: 10.1371/journal.pone.0116164
43. Petersen G, Seberg O. On the origin of the tetraploid species *Hordeum capense* and *H. secalinum* (Poaceae). *Systematic Botany*. 2004;29(4):862-873. doi: 10.1600/0363644042451080
44. Russell GE. Plant breeding for pest and disease resistance: studies in the agricultural and food sciences. Butterworth -Heinemann; 2013:496 p. doi: 10.1016/C2013-0-06283-4

45. Salamini F et al. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nature Reviews Genetics*. 2002;3(6):429-441. doi: 10.1038/nrg817
46. Sang T, Pan J, Zhang D, Ferguson D, Wang C, Pan K-Y, Hong D-Y. Origins of polyploids: an example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms. *Biol J Linn Soc*. 2004;82(4):561-571. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00341.x
47. Sato K. History and future perspectives of barley genomics. *DNA Research*. 2020;27(4):dsaa023. doi: 10.1093/dnares/dsaa023
48. Small RL, Cronn RC, Wendel JF. Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. *Australian Systematic Botany*. 2004;17(2):145-170. doi: 10.1071/SB03015
49. Tabassum J, Suman L. Single nucleotide polymorphism (SNP)—methods and applications in plant genetics: a review. *Indian Journal of Biotechnology*. 2006;5(4):435-459.
50. Taketa S et al. Ancestry of American polyploid *Hordeum* species with the I genome inferred from 5S and 18S-25S rDNA. *Annals of Botany*. 2005;96(1):23-33. doi: 10.1093/aob/mci147
51. Teulat B et al. QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;108(1):181-188. doi: 10.1007/s00122-003-1417-7
52. Thabet SG et al. Genetic associations uncover candidate SNP markers and genes associated with salt tolerance during seedling developmental phase in barley. *Environmental and Experimental Botany*. 2021;188:104499. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104499
53. Ullrich SE. Significance, adaptation, production and trade of barley. In: Ullrich SE, editor. *Barley: production, improvement and uses*. USA, IA, Ames: Wiley-Blackwell; 2011:3-13. doi: 10.1002/9780470958636.ch1
54. von Bothmer R et al. The domestication of cultivated barley. In: von Bothmer R, van Hintum Th, Knüpffer H, Sato K, editors. *Diversity in barley (*Hordeum vulgare*)*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science BV; 2003:9-27. doi: 10.1016/S0168-7972(03)80004-X
55. Weiss-Schneeweiss H et al. Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants. *Cytogenetic and Genome Research*. 2013;140(2-4):137-150. doi: 10.1159/000351727
56. White JW, Andrade-Sanchez P, Gore MA, Bronson KF, Coffelt TA, Conley MM, Feldmann KA, French AN, Heun JT, Hunsaker DJ, Jenks MA, Kimball BA, Roth RL, Strand RJ, Thorp KR, Wall GW, Wang G. Field-based phenomics for plant genetics research. *Field Crops Research*. 2012;133:101-112. doi: 10.1016/j.fcr.2012.04.003
57. Wood TE et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the national academy of sciences*. 2009;106:33:13875-13879. doi: 10.1073/pnas.0811575106

References

1. Abarova EE. Techniques for increasing the yield and grain quality of fodder barley varieties in the north-eastern region of Belarus. [dissertation] Zhodino; 2009: 158 p.
2. Alabushev AV. Problems and prospects of the grain industry in Russia. Rostov n/a: CJSC "Kniga"; 2004: 288 p.
3. Zhuchenko AA. Adaptive plant breeding system (environmental and genetic foundations): monograph in 2 volumes. Moscow: RUND. 2001;2:780 p
4. Kalko GV. The DNA markers for exploring of genetic resources of spruce and pine. *Proceedings of the St. Petersburg Research Institute of Forestry*. 2015;4:19-34.
5. Loskutov IG. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. St. Petersburg: GNTs RF VIR; 2009:294 p.

6. Vislobokova LN et al. Sustainable development support of agricultural production in Central Black Earth zone in drought conditions. *Grain Economy of Russia*. 2011;1:46-51.
7. Omasheva ME, Aubakirova KP, Ryabushkina NA. Molecular markers. Causes and consequences of genotyping errors. *Biotechnology. Theory and Practice*. 2013;4:20-28.
8. Glukhovtsev VV, Tsarevsky SYu, Mukhtulova AS, Stolpivskaya EV. Creation of varieties of spring barley for the conditions of the Middle Volga region (Conference proceedings) Increasing the yield and quality of grain, fodder and industrial crops: materials of the conference, (Samara, July 26-28, 2004). Samara: Volga Research Institute of Breeding and Seed Production Konstantinov PN;2005:77-82.
9. Taranukho GI. Selection and seed production of agricultural crops: a textbook for students of higher agricultural institutions with agronomic specialties. Minsk: Information Center of the Ministry of Finance;2009:420 p.
10. Filippenko SV. Possibility of evaluating barley varieties in terms of ecological plasticity and stability in conditions of one geographical point. *Agriculture and selection in Belarus: collection of articles. scientific works*. Minsk; 2008;44:273-280.
11. Khlestkina EK. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4-2):1044-1054.
12. Shevtsov VM. Barley breeding in the North Caucasus: Ph.D. dis. ... Dr. Agr. Sciences. Nemchinovka; 1982. 35 p.
13. Akbari M et al. Diversity arrays technology (DArT) for high-throughput profiling of the hexaploid wheat genome. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;113(8):1409-1420. doi: 10.1007/s00122-006-0365-4
14. Akladios SA, Abbas SM. Inter simple sequence repeat (ISSR) markers and some physiological attributes of barley genotypes to drought and potassium nutrition. *Life Science Journal*. 2020;17(9):84-98. doi: 10.7537/marslsj170920.10
15. Arabi MIE et al. Identification of AFLP markers associated with spot blotch resistance through single marker analysis in barley (*Hordeum vulgare L.*). *Cereal Research Communications*. 2021;49(2):285-290. doi: 10.1007/s42976-020-00109-x
16. Araus JL, Cairns JE. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends in Plant Science*. 2014;19(1):52-61. doi: 10.1016/j.tplants.2013.09.008
17. Badr A, et al. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*. 2000;17(4):499-510. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330
18. Bardakci F. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Turkish Journal of Biology*. 2001;25(2):185-196.
19. Bupalova LA, et al. Photoperiod sensitivity and molecular marking of genes Ppd and Vrn in connection with breeding alternative-habit wheat varieties. *Russian Agricultural Sciences*. 2010;36(6):389-392. doi: 10.3103/S1068367410060017
20. Blake VC, et al. The *Hordeum* toolbox: the barley coordinated agricultural project genotype and phenotype resource. *The Plant Genome*. 2012;5(2):81-91. doi: 10.3835/plantgenome2012.03.0002
21. Blattner FR. Multiple intercontinental dispersals shaped the distribution area of *Hordeum* (Poaceae). *New Phytologist*. 2006;169(3):603-614. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01610.x
22. Brassac J, Jakob SS, Blattner FR. Progenitor-derivative relationships of *Hordeum polyploids* (Poaceae, Triticeae) inferred from sequences of TOPO6, a nuclear low-copy gene region. *PLoS ONE*. 2012;7(3):e33808. doi: 10.1371/journal.pone.0033808
23. Cregan PB et al. Length polymorphisms of simple sequence repeat (SSR) DNA as molecular markers in plants. In: Gresshoff PM, editor. *Plant Genome Analysis* (1st ed.). Boca Raton, Fla.: CRC Press; 1994:47-57. doi: 10.1201/9781003068907

24. Dido AA et al. Spatial and temporal genetic variation in Ethiopian barley (*Hordeum vulgare* L.) landraces as revealed by simple sequence repeat (SSR) markers. *Agriculture & Food Security*. 2021;10(1):1-14. doi: 10.1186/s40066-021-00336-3
25. FAO. The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Rome; 2010:396 p.
26. Feuillet C, Langridge P, Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends in Genetics*. 2008;24(1):24-32. doi: 10.1016/j.tig.2007.11.001
27. Fiorani F, Schurr U. Future scenarios for plant phenotyping. *Annu Rev Plant Biol*. 2013;64:267-91. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120137
28. Genesys. [Internet] Available from: <https://www.genesys-pgr.org/a/map/v2k2a7V3BxK/@19.826969,-1.433500,2z> - (accessed 17.02.2022).
29. Gouesnard B et al. MSTRAT: An algorithm for building germ plasm core collections by maximizing allelic or phenotypic richness. *Journal of Heredity*. 2001;92(1):93-94. doi: 10.1093/jhered/92.1.93
30. Heubl G. DNA-based authentication of TCM-plants: current progress and future perspectives. In: Wagner H, Ulrich-Merzenich G, editors. Evidence and rational based research on Chinese drugs. Vienna: Springer; 2013:27-85. doi: 10.1007/978-3-7091-0442-2_2
31. Knüpfner H. Triticeae genetic resources in ex situ genebank collections. Muehlbauer G, Feuillet C, editors. *Genetics and Genomics of the Triticeae*. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. New York, NY: Springer; 2009;7:31-79. doi: 10.1007/978-0-387-77489-3_2
32. Kolmer JA. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998. *Plant disease*. 2001;85(2):155-158. doi: 10.1094/PDIS.2001.85.2.155
33. Komatsuda T, Salomon B, von Bothmer R. Evolutionary process of *Hordeum brachyantherum* 6x and related tetraploid species revealed by nuclear DNA sequences. *Breeding Science*. 2009;59(5):611-616. doi: 10.1270/jsbbs.59.611
34. Kurth J et al. A high-resolution genetic map and a diagnostic RFLP marker for the Mlg resistance locus to powdery mildew in barley. *Theoretical and Applied Genetics*. 2001;102(1):53-60. doi: 10.1007/s001220051617
35. Latif S et al. Effect of *Bacillus subtilis* on some physiological and biochemical processes in barley (*Hordeum vulgare* L.) Plant grown under salt stress. *Egyptian Journal of Botany*. 2021;61(1):141-153. doi: 10.21608/EJBO.2020.41931.1555
36. Lei X et al. RNA-seq analysis of oil palm under cold stress reveals a different C-repeat binding factor (CBF) mediated gene expression pattern in *Elaeis guineensis* compared to other species. *PLoS ONE*. 2014;(12):e114482. doi: 10.1371/journal.pone.0114482
37. Li L, Zhang Q, Huang D. A review of imaging techniques for plant phenotyping. *Sensors*. 2014;14(11):20078-20111. doi: 10.3390/s141120078
38. Matese A et al. Intercomparison of UAV, aircraft and satellite remote sensing platforms for precision viticulture. *Remote Sensing*. 2015;7(3):2971-2990. doi: 10.3390/rs70302971
39. Mifflin B. Crop improvement in the 21st century. *Journal of Experimental Botany*. 2000;51(342):1-8. doi: 10.1093/jexbot/51.342.1
40. Nevo E. Evolution of wild barley and barley improvement. In: Zhang G, Li C, Liu X, editors. *Advance in barley sciences*. Dordrecht: Springer; 2013:1-23. doi: 10.1007/978-94-007-4682-4_1
41. Olivera PD, Kilian A, Wenzl P, Steffenson BJ. Development of a genetic linkage map for Sharon goatgrass (*Aegilops sharonensis*) and mapping of a leaf rust resistance gene. *Genome*. 2013;56(7):367-76. doi: 10.1139/gen-2013-0065

42. Pasam RK et al. Genetic diversity and population structure in a legacy collection of spring barley landraces adapted to a wide range of climates. PLoS ONE. 2014;9(12):e116164. doi: 10.1371/journal.pone.0116164
43. Petersen G, Seberg O. On the origin of the tetraploid species *Hordeum capense* and *H. secalinum* (Poaceae). Systematic Botany. 2004;29(4):862-873. doi: 10.1600/0363644042451080
44. Russell GE. Plant breeding for pest and disease resistance: studies in the agricultural and food sciences. Butterworth -Heinemann; 2013:496 p. doi: 10.1016/C2013-0-06283-4
45. Salamini F et al. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. Nature Reviews Genetics. 2002;3(6):429-441. doi: 10.1038/nrg817
46. Sang T, Pan J, Zhang D, Ferguson D, Wang C, Pan K-Y, Hong D-Y. Origins of polyploids: an example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms. Biol J Linn Soc. 2004;82(4):561-571. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00341.x
47. Sato K. History and future perspectives of barley genomics. DNA Research. 2020;27(4):dsaa023. doi: 10.1093/dnares/dsaa023
48. Small RL, Cronn RC, Wendel JF. Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. Australian Systematic Botany. 2004;17(2):145-170. doi: 10.1071/SB03015
49. Tabassum J, Suman L. Single nucleotide polymorphism (SNP)—methods and applications in plant genetics: a review. Indian Journal of Biotechnology. 2006;5(4):435-459.
50. Taketa S et al. Ancestry of American polyploid *Hordeum* species with the I genome inferred from 5S and 18S-25S rDNA. Annals of Botany. 2005;96(1):23-33. doi: 10.1093/aob/mci147
51. Teulat B et al. QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. Theoretical and Applied Genetics. 2003;108(1):181-188. doi: 10.1007/s00122-003-1417-7
52. Thabet SG et al. Genetic associations uncover candidate SNP markers and genes associated with salt tolerance during seedling developmental phase in barley. Environmental and Experimental Botany. 2021;188:104499. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104499
53. Ullrich SE. Significance, adaptation, production and trade of barley. In: Ullrich SE, editor. Barley: production, improvement and uses. USA, IA, Ames: Wiley-Blackwell; 2011:3-13. doi: 10.1002/9780470958636.ch1
54. von Bothmer R et al. The domestication of cultivated barley. In: von Bothmer R, van Hintum Th, Knüpfner H, Sato K, editors. Diversity in barley (*Hordeum vulgare*). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science BV; 2003:9-27. doi: 10.1016/S0168-7972(03)80004-X
55. Weiss-Schneeweiss H et al. Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants. Cytogenetic and Genome Research. 2013;140(2-4):137-150. doi: 10.1159/000351727
56. White JW, Andrade-Sanchez P, Gore MA, Bronson KF, Coffelt TA, Conley MM, Feldmann KA, French AN, Heun JT, Hunsaker DJ, Jenks MA, Kimball BA, Roth RL, Strand RJ, Thorp KR, Wall GW, Wang G. Field-based phenomics for plant genetics research. Field Crops Research. 2012;133:101-112. doi: 10.1016/j.fcr.2012.04.003
57. Wood TE et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. Proceedings of the national academy of sciences. 2009;106:33:13875-13879. doi: 10.1073/pnas.0811575106

Информация об авторах:

Ольга Викторовна Богданова, аспирант, лаборант-исследователь, лаборатория селекционно-генетических исследований в растениеводстве, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89878716655

Антонина Александровна Новикова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией селекционно-генетических исследований в растениеводстве, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89228884481

Information about authors:

Olga V Bogdanova, post-graduate student, laboratory researcher, Laboratory of Selection and Genetic Research in Crop Production, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, 460051, Orenburg, Gagarin Ave., 27/1, tel.: 89878716655

Antonina A Novikova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of the Laboratory of Selection and Genetic Research in Crop Production, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, 27/1 Gagarin Ave., Orenburg, 460051, tel.: 89228884481

Статья поступила в редакцию 11.01.2022; одобрена после рецензирования 01.03.2022; принята к публикации 21.03.2022.

The article was submitted 11.01.2022; approved after reviewing 01.03.2022; accepted for publication 21.03.2022.