

УДК 633.16

DOI: 10.33284/2658-3135-104-1-138

Возможности маркер-ориентированной селекции для создания сортов ячменя, устойчивых к биотическим и абиотическим факторам (обзор)

А.А. Новикова, О.В. Богданова

Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук (г. Оренбург)

Аннотация. Необходимым условием успешного использования нового сорта в современном сельском хозяйстве является устойчивость растений к болезням и вредителям. Внедрение современных методов оценки селекционных линий на основе анализа генотипа может повысить эффективность селекционного процесса. Появление ДНК-технологий позволяет проанализировать гены, которые придают устойчивость к комплексу факторов на генетическом уровне.

На основании анализа литературных источников изучена и структурирована информация о возможности маркер-ориентированной селекции (МОС) в рамках селекции ячменя на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам. В статье рассмотрены гены устойчивости ячменя к наиболее часто встречающимся заболеваниям, таким как сетчатая пятнистость, каменная головня, ринхоспориоз, мучнистая роса, септориоз, а также возможности включения в селекционные программы генетического контроля засухоустойчивости, солеустойчивости и регуляции вегетационного периода.

Ключевые слова: генетика, ячмень, фитопатогены, биотические факторы, абиотические факторы, устойчивость, засухоустойчивость, вегетационный период, ген, ДНК-маркеры.

UDC 633.16

Marker-oriented selection capabilities for creating barley varieties resistant to biotic and abiotic factors (review)

Antonina A Novikova, Olga V Bogdanova

Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Orenburg, Russia)

Summary. A necessary condition for the successful use of a new variety in modern agriculture is the resistance of plants to diseases and pests. The introduction of modern methods for evaluating breeding lines based on genotype analysis can improve the efficiency of the breeding process. The emergence of DNA technologies allows us to analyze the genes that give resistance to a complex of factors at the genetic level.

The purpose of the review is to study and structure information on the possibility of marker-oriented selection (MOS) in the framework of barley breeding for resistance to biotic and abiotic factors based on the analysis of literature sources. The article considers the genes of barley resistance to the most common diseases, such as reticular spotting, stone smut, rhinchosporiosis, powdery mildew, septoria, as well as the possibility of including in the breeding programs of genetic control of drought resistance, salt resistance and regulation of the growing season.

Key words: genetics, barley, phytopathogens, biotic factors, abiotic factors, resistance, drought resistance, growing season, gene, DNA markers.

Введение.

Постоянно увеличивающаяся необходимость в кормах, сырье для пищевой и пивоваренной индустрии ставит задачи по созданию адаптивных, толерантных к абиотическим и биотическим факторам сортов ячменя, которые формируют высокую продуктивность высококачественного зерна.

В последние годы в России увеличиваются площади посевов, занятые сортами иностранной селекции, что является признаком будущего роста доли импортных семян на этом рынке. При этом показатель самообеспеченности семенами для продовольственной безопасности страны должен быть не ниже 75 % (Королькова А.П. и др., 2020).

Повысить эффективность создания новых сортов зерновых культур и обеспечить стабильность выхода на рынок качественного посевного материала возможно внедрением новых технологий.

В части селекции реализация поставленных задач возможна с помощью внедрения в селекционный процесс молекулярно-генетических подходов.

Использование молекулярно-генетических методов в селекции способствует сокращению времени и объёма работы по выведению новых сортов ячменя, т. к. образцы для анализа можно отбирать на всех стадиях развития, изымая из селекционного процесса большое количество неперспективного материала.

Впервые молекулярные маркеры стали использоваться в селекции растений в 1983 году. Настоящий способ, который в дальнейшем получил название marker-assisted selection, MAS (маркер-ориентированная селекция, МОС), не являлся заменой традиционным методам селекции, основанным на скрещивании и отборе растений, а предлагал эффективное добавление к существующим традиционным подходам. МОС растений на устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям среды широко используется в Европе, США, Австралии, Канаде. Главный принцип МОС состоит в нахождении тесной связи между геном, отвечающим за признак, и маркером, а также применение ассоциаций «маркер-признак» в практических целях для разработки новых сортов. С появлением метода анализа ДНК-полимеразной цепной реакции (ПЦР), который отличался от других своей экономичностью и простотой, был разработан широкий спектр подходов для анализа полиморфизма ДНК. Именно поэтому началось широкое использование молекулярных маркеров в селекционных программах. Маркеры, тесно сцепленные с целевым геном, – это надёжный инструмент для предсказания фенотипа. Поиск необходимого аллеля целевого гена проводится на основе тесно сцепленного с ним аллеля ближайшего маркерного локуса. С использованием пары маркеров, расположенных близко с геном по разные стороны от него, достигается большая точность отбора (Горобец С.А. и др., 2018).

Селекция ячменя на устойчивость к фитопатогенам.

Благодаря ряду биологических особенностей ячменя (относительно короткий жизненный цикл, самоопыление, диплоидный геном) современные молекулярно-генетические и геномные исследования этой культуры продвигаются динамичнее, чем других представителей семейства злаковых.

Первоначально молекулярные маркеры оценили и стали успешно использоваться при целенаправленной селекции сортов, устойчивых к фитопатогенам и вредителям.

Одним из более известных и вредоносных болезней ячменя является сетчатая пятнистость, возбудитель – гриб *Pyrenophora teres* (Died.) Drechs. Болезнь начинает развиваться в период кущения и протекает до цветения и налива зерна. Признаки заболевания проявляются на стеблях, листьях и колосковых чешуях в виде коричневых полосок и круглых некротических пятен. Сокращение урожайности при интенсивном развитии сетчатой пятнистости может достигать до 45 % (Mir RR et al., 2013).

К настоящему времени идентифицировано 5 главных генов устойчивости и более 40 QTL, контролирующих различный уровень устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости. Технология контроля передачи генов резистентности в гибридный материал с применением молекулярных маркеров обеспечивает применение ряда генов для разработки сортов с довольно длительной устойчивостью к патогенам (Gupta S et al., 2010).

Во Всероссийском институте защиты растений предложили три гена – Rpt 1b, Rpt 5, Rpt 6, которые контролируют устойчивость к сетчатой пятнистости, для применения в селекции. Ген Rpt

5 – один из самых эффективных, так как детерминирует устойчивость к восьми изолятам гриба *Puccinia teres* разного происхождения (Афанасенко О.С., 2019).

Группой австралийских учёных в 2011 году были определены ещё 10 сцепленных маркеров (Bmag0807, Bmag0173, HVM74, Bmag0870, HVM65, Bmag0496, Bmag 0344a, EBmac0853, EBmac0806 и EBmac0874), которые можно применять в селекционных программах на толерантность к возбудителю сетчатой пятнистости (Luckert D et al., 2012).

Серьёзную опасность для урожая ячменя представляют возбудители карликовой ржавчины – *Puccinia hordei* Otth. В литературе описаны 16 главных генов устойчивости к этому заболеванию (обозначены символами Rph1-Rph16) (Franckowiak JD et al., 1997). Все эти гены, кроме Rph7 и Rph16, преодолены в Европе вирулентными патогенами *P. Hordei* (Fetch TDJr et al., 1998). На территории России из этой группы как эффективные определены гены устойчивости к карликовой ржавчине Rph3, Rph7 и Rph9 (Кривченко В.И. и др., 1988; Хохлова А.П., 1982).

В настоящее время в России идентифицированы ещё девять новых генов ювенильной устойчивости, которым присвоены временные символы РаБ₁, раД₆, раД₇, раДа₈, раДа₉ (Мисриева Б.У., 2000; Тырышкин Л.Г., 2009).

Кроме того, у ячменя идентифицированы QTL, которые могут контролировать довольно высокий уровень толерантности к грибу (Sandhu KS et al., 2012).

С помощью методов молекулярной селекции можно контролировать устойчивость ячменя к стеблевой ржавчине, возбудитель – базидиальный гриб *Puccinia graminis* Pers. Стеблевая ржавчина проявляется в основном на стеблях, иногда на листьях и колосках, появляются красно-бурые продолговатые подушечки, которые содержат споры гриба. На протяжении всего вегетационного периода они могут соединяться в длинные полосы. Слишком длинные пустулы способны рвать эпидермис. В конце вегетации образуются телии с массой телиоспор. Они сливаются и образуют полосы длиной до 22 мм.

Благодаря внедрению сортов с геном Rpg1 потери урожая из-за этого патогена в последние 70 лет были минимальны. Всего у ячменя идентифицировано 8 генов устойчивости к этому заболеванию (Metcalf DR, 1962).

В 2017 году был картирован количественный ген устойчивости к листовой ржавчине ячменя (Данилова А.В. и Волкова Г.В., 2019). Молекулярные маркеры, тесно связанные с Rph26, позволяют комбинировать этот ген с другими источниками количественной устойчивости, чтобы максимизировать эффективность и долговечность при селекции ячменя (Yu X et al., 2018)

Ринхоспориоз ячменя вызывается гембиотрофным грибом *Rhynchosporium secalis*, который распространён во многих основных районах выращивания ячменя. Заболевание проявляется в виде пятен овальной или линейной формы с обеих сторон листа. Ген устойчивости Rrs9 сохраняет эффективность против популяций возбудителя болезни в России (Коновалова Г.С., 2017).

Широкое распространение этого заболевания привело к активному поиску новых источников резистентности и генов, способных обеспечить генетический контроль устойчивости. Длительную устойчивость к патогену могут обуславливать дикие формы ячменя. Исследования Schweizer G с соавторами (2004) показали, что интрогрессия таких генов, как Rrs12, Rrs14, Rrs13, Rrs15 и Rrs16 от дикого ячменя способствует созданию более устойчивых селекционных форм (Habgood RM and Hayes JD, 1971).

В 2018 году группа учёных из Великобритании и Сирии разработала SSR-маркеры для генетической идентификации гена устойчивости к *Rhynchosporium secalis* Rrs1. Они могут использоваться для маркерного отбора в селекционных программах по созданию сортов для регионов с недостаточным увлажнением.

Известны свыше 100 генов, контролирующих устойчивость ячменя к мучнистой росе (возбудитель – *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *Hordei Marchal*), из которых большая часть является аллелями (Abdullaev RA et al., 2019). Так, известно 34 аллеля гена Mla и свыше 30 – гена Mlo. Однако исследования культурного ячменя из Мировой коллекции ВИР по эффективной

устойчивости к мучнистой росе указывают на крайнюю узкость генетического разнообразия этой культуры (Reinstadler A et al., 2010).

На практике для идентификации устойчивости к этому возбудителю используют ген, обуславливающий длительную устойчивость к патогену во всем мире – mlo11 (Терещенко Н.А., 2001).

С помощью маркерной селекции можно контролировать устойчивость ячменя к пыльной головне. Группу генов, обеспечивающих резистентность к данному патогену, обозначают символами Run. Эффективность контроля признака устойчивости у всех идентифицированных Run-генов, выражена неодинаково (Гаркавый П.Ф. и Кирдогло Е.К., 1980). Одним из высокоэффективных и известных генов в селекции на устойчивость к пыльной головне является ген Run6. В нашей стране Run6 в значительной мере проявляет высокую устойчивость к грибу. Виды ячменя с геном Run6, по данным многих авторов, сохраняют высокую устойчивость к возбудителю пыльной головни в течение длительного времени.

В 2001 году было установлено, что ген устойчивости ячменя к пыльной головне Run8 наследуется сцеплено с геном В/Ь, контролирующим чёрную/жёлтую окраску цветковой чешуи и перикарпа.

Были идентифицированы некоторые источники устойчивости к септориозу (*Septoria passerinii*). Выявлению уникальных источников устойчивости способствует наблюдение, что существует сильная корреляция между устойчивостью взрослых особей в полевых условиях и устойчивостью проростков в теплице или шкафу для выращивания (Trevaskis B et al., 2003).

Учёными разработаны маркеры полиморфизма длины рестрикционного фрагмента, простого повторения последовательности (SSR), полиморфизма длины амплифицированного фрагмента (AFLP), связанные с Rsp1, Rsp2 и Rsp3 генами устойчивости. Они могут с успехом использоваться в МОС.

Менее изучен генетический контроль каменной головни ячменя (*Ustilago hordei*) и тёмно-бурой листовой пятнистости (*Cochliobolus sativus* (Ito et Kurib.)).

Информация о наследовании устойчивости ячменя к возбудителю каменной головни достаточно скудна. Wells SA (1958) в своих исследованиях показал, что сорта Titan, OAC 21, Anoidium и Ogalitsu имеют идентичный доминантный ген Uh, который контролирует устойчивость к каменной головне. Кроме того, линия 21 Anoidium содержит ещё один доминантный ген – uh2, Ogalitsu и Titan – по одному рецессивному гену uh3. Один рецессивный фактор uh4 имеет сорт Jet. Metcalfе DR (1962) определил у сорта Jet один доминантный ген устойчивости. При этом он показал, что этот же ген контролирует невосприимчивость сорта и к *U. nigra* (возбудителю чёрной головни ячменя).

Далее гены устойчивости ячменя к каменной головне обозначили символом Ruh. Установлена локализация гена Ruh1, который находится в коротком плече хромосомы 1 (7Н).

Тёмно-бурая листовая пятнистость имеет широкий ареал обитания, после заражения на листьях ячменя образуются тёмные пятна с бурым или серым налётом. При этом нарушается фотосинтез, рост и развитие замедляются. Лишь 2 гена характеризуются высокой экспрессией признака устойчивости к возбудителю тёмно-бурой пятнистости: Rcs5 и локус QRcs1 в хромосоме 1Н. Идентифицировано также много QTL во всех хромосомах ячменя, исключая 4Н и 6Н. Зачастую эти QTL локализованы в различных хромосомах (Steffanson BJ, 2000).

Селекция ячменя на скороспелость.

Важным направлением селекции любой культуры в нашем регионе является создание скороспелых сортов, у которых налив зерна проходит в более комфортных условиях по сравнению со средне- и позднеспелыми сортами.

Присутствие корреляции между длительностью вегетационного периода и урожайностью усложняет селекцию на скороспелость. Скороспелые сорта при оптимальном периоде вегетации, как правило, менее урожайны. Но при этом в северных районах европейской части России с коротким вегетационным периодом такие сорта не имеют конкуренции по сравнению с наиболее эффективными (Донцова А.А. и Поточкина Е.К., 2015).

Длительность вегетационного периода зерновых культур зависит от длины отдельных межфазных периодов: всходы-колошение и колошение-созревание. У ячменя длительность периода всходы-колошение в основном контролируют гены Vrn (vernalization response) и Ppd (photoperiod response) (Takahashi R and Yasuda S, 1971).

Гены Ppd определяют реакцию растений ячменя на длину дня и, следовательно, сроки зацветания и колошения растений в разных условиях выращивания (Злотина М.М. и др., 2013)

Гены Vrn определяют необходимость растений в яровизации для перехода к колошению, тем самым также регулируют скорость развития и выраженности структуры урожая ячменя. На сегодняшний день для ячменя разработаны молекулярные маркеры, позволяющие идентифицировать аллели Vrn и Ppd на больших выборках сортов и селекционных линий с помощью ПЦР и рестрикционного анализа (Zitzewitz J et al., 2005).

Использование аллель-специфичных молекулярных маркеров генов, контролирующих длину периода всходы-колошение, позволит вести селекцию на скороспелость более быстро и целенаправленно.

Селекция ячменя на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам.

Одним из абиотических факторов является ионная токсичность почвы. Ионная токсичность вызывает нарушение физиологических процессов, происходящих в растениях, что в итоге является причиной падения урожайности и снижения качества продукции.

Маркерами резистентности к ионам алюминия являются маркеры 1kb-insertion и HvMATE21indel, которые сцеплены с геном HvAACT1. Известные QTLs пока требуют проверки, но в перспективе могут служить основой для пирамидирования нескольких локусов устойчивости к ионам алюминия в одном генотипе (Амосова Н.В. и др., 2007).

Разработаны молекулярные маркеры, специфичные к генам толерантности ячменя к бору (HvBot1, HvNIP2;1 и HvBot2), идентифицирован QTL устойчивости ячменя к ионам марганца QSur.yf.3, определены QTLs, гены и маркеры, связанные с низким накоплением кадмия в ячмене (Bian M et al., 2013). Во множестве исследований большое внимание уделено идентификации и разработке маркеров, сцепленных с ионоустойчивостью, чем их практическому использованию в селекции новых сортов. Однако в селекционных программах уже применяются маркеры, связанные с толерантностью ячменя к высоким концентрациям ионов алюминия и бора (Weibull J et al., 2003).

Важным направлением селекционных программ является создание сортов, устойчивых к засолению. Известно три типа засоления: сульфатное, карбонатное и хлоридное. Наиболее токсичным из них для ячменя является хлоридное, оно вызывает сильный упадок роста и развития, а также может привести к гибели растения.

Благодаря применению дигиплоидных популяций Steptoe/Morex и Harrington/TR306 были определены локусы количественных признаков, контролирующих солеустойчивость при прорастании, в хромосомах 4 (4H), 6(6H), 7(5H) (линии Steptoe/Morex), а также 5(1H) и 7(5H) (линии Harrington/TR306). В фазе всходов устойчивость контролируют QTL в хромосомах 2(2H), 5(1H), 6(6H), 7(5H) (Steptoe/Morex) и 7(5H) – у линий Harrington/TR 306.

При помощи SNP-маркеров идентифицировали связанные с солеустойчивостью локусы количественных признаков. Кроме большого количества QTL выявлены 2 локуса с выраженным фенотипическим эффектом в хромосомах 4H и 6H (Winicov I, 1998).

Важным открытием последних лет стала идентификация гена устойчивости ячменя к засухе. В отчёте «Положение дел в области продовольственной безопасности и питания в мире – 2018», подготовленном Продовольственной и сельскохозяйственной организацией ООН, Всемирной организацией здравоохранения и другими международными организациями, сообщается, что на долю засух приходится более 80 % всего ущерба и потерь в сельском хозяйстве, особенно в животноводческом и растениеводческом секторах.

Открытие в ячмене гена HvMYB1, ответственного за устойчивость растения к засухе, может повысить урожайность зерновых культур, которые испытывают на себе негативное воздействие изменения климата (Карманенко Н.М., 2014).

Таким образом, методы маркер-ориентированной селекции представляют собой модифицированный вариант классического подхода – комбинационной селекции, расширяя его потенциал, благодаря применению методов точной ДНК-диагностики. Они широко используются в мировом растениеводстве, в том числе в возделывании зерновых культур, особенно в селекции на устойчивость к фитопатогенам и вредителям.

Анализ литературных источников свидетельствует о большом разнообразии генетических ресурсов ячменя по ряду адаптивно важных признаков, которые кратко рассмотрены в статье. Идентифицированные гены и ассоциированные с ними маркеры позволяют вести целенаправленный отбор по ряду селекционно-важных признаков.

Литература

1. Амосова Н.В., Николаева О.Н., Сынзыныс Б.И. Механизмы алюмотолерантности у культурных растений (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2007. Т. 42. № 1. С. 36-42. [Amosova NV, Nikolaeva ON, Synzynys BI. Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review). Sel'skokhozyaistvennaya Biologia [Agricultural Biology]. 2007;42(1):36-42. (In Russ)].
2. Афанасенко О.С. Эффективные комбинации генов устойчивости для создания сортов ячменя с длительной устойчивостью к *Pyrenophora teres F.teres* // VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвящ. 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы: сб. тез. Междунар. Конгресса. СПб: ООО «Издательство ВВМ», 2019. 437 с. [Afanasenko OS. Effektivnye kombinatsii genov ustoichivosti dlya sozdaniya sortov yachmenya s dlitel'noi ustoichivost'yu k *Pyrenophora teres F.teres*. VII S"ezd Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov, posvyashchennyi 100-letiyu kafedry genetiki SPBGU, i assotsiirovannye simpoziumy. Sb. tezisov Mezhdunarodnogo Kongressa. SPb: ООО «Izdatel'stvo VVM»; 2019:437 p. (In Russ)].
3. Гаркавый П.Ф., Кирдогло Е.К. Методические указания по изучению иммунитета ячменя к пыльной головне и селекции устойчивых сортов. Одесса: ВСГИ, 1980. 28 с. [Garkavyi PF, Kirdoglo EK. Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu immuniteta yachmenya k pyl'noi glavne i selektsii ustoichivyykh sortov. Odessa: VSGI; 1980:28 p. (In Russ)].
4. Генетическое разнообразие образцов ячменя из эфиопии по устойчивости к мучнистой росе / Р.А. Абдуллаев, Т.В. Лебедева, Н.В. Алпатьева и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. № 2. С. 7-10. doi: 10.31857/S2500-2627201927-10 [Abdullaev RA, Lebedeva TV, Alpatieva NV, et al. Genetic diversity of barley accessions from Ethiopia for the powdery mildew resistance. Russian Agricultural Sciences. 2019;45:232-235. (In Russ)]. doi: 10.3103/S1068367419030029
5. Горобец С.А., Хлесткина Е.К., Кочнев Н.Н. Маркер-ориентированная селекция ячменя // Проблемы биологии, зоотехнии и биотехнологии: сб. тр. науч.-практ. конф. науч. общества студентов и аспирантов биолого-технологического факультета Новосибирского ГАУ, (г. Новосибирск, 18 декабря 2017 г.). Новосибирск: Издат. центр НГАУ «Золотой колос», 2018. С. 89-91. [Gorobets SA, Khlestkina EK, Kochnev NN. Marker-orientirovannaya selektsiya yachmenya. (Conference proceedings) Problemy biologii, zootekhnii i biotekhnologii: sb. tr. nauch-prakt. konf. nauch. obshchestva studentov i aspirantov biologo-tekhnologicheskogo fakul'teta Novosibirskogo GAU, (g. Novosibirsk, 18 dekabrya 2017 g.). Novosibirsk: Izdat. tsentr NGAU «Zolotoi kolos»; 2018:89-91. (In Russ)].
6. Данилова А.В., Волкова Г. В. Устойчивость носителей rph-генов против северокавказской популяции возбудителя карликовой ржавчины ячменя // 125 лет прикладной ботаники в России: сб. тез. конф. (г. Санкт-Петербург, 25-28 ноября 2019 г.). СПб.: Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова. 2019. С. 132. [Danilova AV, Volkova GV. Resistanse of rph-gene carriers to the north caucasus population of the barley leaf rust pathogen. (Conference proceedings) 125 Years of Applied Botany in Russia: book of

abstracts, (St. Petersburg, 25 - 28 November 2019). Sankt-Petersburg: Federal Research Center the Vavilov NI. All-Russian Institute of Plant Genetic Resources; 2019:132. (*In Russ*). doi: 10.30901/978-5-907145-39-9

7. Донцова А.А., Потокина Е.К. Использование молекулярных маркеров гена Ppd-H1 в селекции ячменя на скороспелость // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию Южного федерального университета (г. Ростов-на-Дону, 27-30 мая 2015 г.). Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет, 2015. С. 375-378. [Dontsova AA, Potokina EK. Ispol'zovanie molekulyarnykh markerov gena Ppd-H1 v seleksii yachmenya na skorospelost'. (Conference proceedings) Rol' botanicheskikh sadov v sokhranении i monitoringe bioraznoobraziya: Materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashchenoi 100-letiyu Yuzhnogo federal'nogo universiteta (g. Rostov-na-Donu, 27-30 maya 2015 g.). Rostov-na-Donu: Yuzhnyi federal'nyi universitet; 2015:375-378. (*In Russ*)].

8. Использование аллель-специфичных маркеров генов Ppd и Vrn для прогнозирования продолжительности вегетационного периода сортов ячменя / М.М. Злотина, О.Н. Ковалёва, И.Г. Лоскутов, Е.К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 1. С. 50-62. [Zlotina MM, Kovaleva ON, Loskutov IG, Potokina EK. Use of allele-specific markers of the Ppd and Vrn genes for predicting growing season duration in barley cultivars. Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(1):50-62. (*In Russ*)].

9. Карманенко Н. М. Сортная реакция зерновых культур на низкие температуры, условия закисления и ионы алюминия // Сельскохозяйственная биология. 2014. Т. 49. № 5. С. 66-77. doi: 10.15389/agrobiology.2014.5.66rus [Karmanenko NM. Response to low temperature, soil acidification and aluminium in the varieties of cereal crops. Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]. 2014; 49(5):66-77. (*In Russ*)]. doi: 10.15389/agrobiology.2014.5.66eng

10. Коновалова Г.С. Генетический контроль устойчивости образцов местного ячменя к ринхоспориозу // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: сб. тез. в междунар. науч. конф. (г. Санкт-Петербург, 20-24 ноября 2017 г.). СПб.: ФГБНУ ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова. 2017. С. 83. [Konovalova GS. Genetic control of scald resistance in barley landraces. (Conference proceedings) Idei Vavilova NI. v sovremennom mire: sb. tezisev mezhdunar. nauch. konf., (g. Sankt-Peterburg, 20-24 noyabrya 2017 g.). Sankt-Peterburg: FGBNU FITs Vserossiiskii institut geneticheskikh resursov rastenii im. Vavilova NI; 2017:83. (*In Russ*)].

11. Мисриева Б.У. Устойчивость ячменя (*Hordeum vulgare* L.) к карликовой ржавчине (*Puccinia hordei* Otth.) в условиях Северного Кавказа: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб.: Изд. ВИР, 2000. 15 с. [Misrieva BU. Ustoichivost' yachmenya (*Hordeum vulgare* L.) k karlikovoi rzhavchine (*Puccinia hordei* Otth.) v usloviyakh Severnogo Kavkaza: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk. Sankt-Peterburg: Izd. VIR; 2000:15 p. (*In Russ*)].

12. Сорта зерновых культур с известными генами устойчивости к грибным болезням / В.И. Кривченко, И.Г. Одинцова, Н.А. Макарова и др. // Каталог мировой коллекции ВИР. Л.: ВИР, 1988. Вып. 453. 79 с. [Krivchenko VI, Odintsova IG, Makarova NA et al. Sorta zernovykh kul'tur s izvestnymi genami ustoichivosti k gribnym bolezniam. Katalog mirovoi kolleksii VIR. Leningrad: VIR; 1988;453:79 p. (*In Russ*)].

13. Стимулирование развития селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур: отечественный и зарубежный опыт: аналит. обзор / А.П. Королькова, В.Н. Кузьмин, Т.Е. Маринченко А.В. Горячева. М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2020. 124 с. [Korolkova AP, Kuzmin VN, Marinchenko TE, Goryacheva AV. Stimulirovanie razvitiya seleksii i semenovodstva sel'skokhozyaistvennykh kul'tur: otechestvennyi i zarubezhnyi опыт: analit. obzor: Moscow: Rosinformagrotekh; 2020:124 p. (*In Russ*)].

14. Терещенко Н.А. Хромосомная локализация генов устойчивости к пыльной головне ячменя: дис. ...канд. биол. наук. М., 2001. 109 с. [Tereshchenko NA. Khromosomnaya lokalizatsiya genov ustoichivosti k pyl'noi golovne yachmenya [dissertation] Moscow; 2001:109 p. (*In Russ*)].

15. Тырышкин Л.Г. Генетический контроль эффективной устойчивости коллекционных образцов ячменя *hordeum vulgare* L. к карликовой ржавчине // Генетика. 2009. Т. 45. № 3. С. 427-429.

[Tyryshkin LG. Genetic control of effective leaf rust resistance in collection accessions of barley *Hordeum vulgare* L. Russian Journal of Genetics. 2009;45(3):376-378. (In Russ)]. doi: 10.1134/S1022795409030181

16. Хохлова А.П. Гены устойчивости против карликовой ржавчины ячменя // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1982. Т. 71. Вып. 3. С. 63-68. [Khokhlova AP. Geny ustoichivosti protiv karlikovoi rzhavchiny yachmenya. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. 1982;71(3):63-68. (In Russ)].

17. Bian M, Waters I, Broughton S, Zhang X, Zhou M, Lance R, Sun D, Li C. Development of gene-specific markers for acid soil/aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Molecular breeding. 2013;32(1):155-164. doi: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9859-3>

18. Fetch TGJr, Steffenson BJ, Jin Y. Worldwide virulence of *Puccinia hordei* on barley (Abstr). Phytopathology. 1998;88(S):S28.

19. Franckowiak JD, Jin Y, Steffenson BJ. Recommended allele symbols for leaf rust resistance genes in barley. Barley Genet. Newsl. 1997;27:36-44.

20. Gupta S et al. Quantitative trait loci and epistatic interactions in barley conferring resistance to net type net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) isolates. Plant Breed. 2010;129(4):362-368. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2009.01716.x>

21. Habgood RM, Hayes JD. The inheritance of resistance to *Rhynchosporium secalis* in barley. Heredity. 1971;27:25-37. doi: <https://doi.org/10.1038/hdy.1971.68>

22. Luckert D, Toubia-Rahme H, Steffenson BJ, Choo T, Molnar SJ. Novel *Septoria* speckled leaf blotch resistance loci in a barley doubled-haploid population. Phytopathology. 2012;102(7):683-691.

23. Metcalfe DR. Inheritance of resistance to loose smut, covered smut and false loose smut in the barley variety Jet. Can. J. Plant. Sci. 1962;42(1):176-189. doi: <https://doi.org/10.4141/cjps62-022>

24. Mir RR, Hiremath PJ, Riera-Lizarazu O, Varshney RK. Evolving molecular marker technologies in plants: from RFLPs to GBS. In: Lübberstedt T, Varshney R, editos. Diagnostics in Plant Breeding. Dordrecht:Springer; 2013. p. 229-247. doi: https://doi.org/10.1007/978-94-007-5687-8_11

25. Reinstädler A, Müller J, Czembor JH, Piffanelli P, Panstruga R. Novel induced mlo mutant alleles in combination with site-directed mutagenesis reveal functionally important domains in the heptahelical barley Mlo protein. BMC Plant Biology. 2010;10:31. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-31>

26. Sandhu KS, Forrest KL, Kong S, Bansal UK, Singh D, Hayden MJ, Park RF. Inheritance and molecular mapping of a gene conferring seedling resistance against *Puccinia hordei* in the barley cultivar Ricardo. Theor. Appl. Genet. 2012;125(7):1403-1411. doi: 10.1007/s00122-012-1921-8

27. Schweizer G, Herz M, Mikolajewski S, Brenner M, Hartl L, Baumer M. Genetic mapping of a novel scald resistance gene *Rrs15_{C18288}* in barley. In: Spunar Jaroslav, Janikova Jarmila, editors. 9th International Barley Genetics Symposium; 2004 June 20-26; Brno, Czech Republic: Agricultural Research Institute Kromeriz; 2004;Part 1 Oral presentation:258-265.

28. Steffenson BJ. Durable resistance to spot blotch and stem rust in barley. Barley Genet. 2000;8:39-44.

30. Takahashi R, Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley. In: Nilan RA, editor Barley Genetics II. Proc 2nd International Barley Genetics Symposium. Pullman, WA: Washington State University; 1971:388-408.

31. Trevaskis B, Bagnall DJ, Ellis MH et al. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. Proc Natl Acad Sci. USA. 2003;100(22):13099-13104. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1635053100>

32. Weibull J, Walther U, Sato K, Habekuß A., Kopahnke D, Proeseler G. Diversity in resistance to biotic stresses. In: Bothmer von R, Hintum van Th, Knüpffer H, Sato K, editors. Diversity in barley (*Hordeum vulgare*). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science B.V.; 2003;7:143-178. doi: [https://doi.org/10.1016/S0168-7972\(03\)80010-5](https://doi.org/10.1016/S0168-7972(03)80010-5)

33. Winicov I. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. Ann Bot. 1998;82(6):703-710. doi: <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0731>

34. Yu X, Kong HY, Meiyalaghan V, Casonato S, Chng S, Eirian Jones E, Butler RC, Pickering R, Johnston PA. Genetic mapping of a barley leaf rust resistance gene Rph26 introgressed from *Hordeum bulbosum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131:2567-2580. doi: <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3173-8>

35. Zitzewitz J, Szucs P, Dubcovsky J et al. Molecular and structural characterization of barley vernalization genes. *Plant Molecular Biology*. 2005;59:449-467. doi: <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0351-2>

References

1. Amosova NV, Nikolaeva ON, Synzynyns BI. Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*. 2007;42(1):36-42.

2. Afanassenko OS. Effective combinations of resistance genes to create barley varieties with long-term resistance to *Pyrenophora teres* F.teres. VII Congress of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders, dedicated to the 100th anniversary of the Department of Genetics SPbSU, and associated symposia: St. abstracts of the International Congress. Sankt-Petersburg: OOO "Publishing house VVM"; 2019:437 p.

3. Garkavyi PF, Kirdoglo EK. Guidelines for the study of barley immunity to head smut and selection of resistant varieties. Odessa: VSIG; 1980:28 p.

4. Abdullaev RA, Lebedeva TV, Alpatieva NV et al. Genetic diversity of barley accessions from Ethiopia for the powdery mildew resistance. *Russian Agricultural Sciences*. 2019;45:232-235. doi: [10.3103/S1068367419030029](https://doi.org/10.3103/S1068367419030029)

5. Gorobets SA, Khlestkina EK, Kochnev NN. Marker-oriented selection of barley (Conference proceedings) Problems of biology, animal husbandry and biotechnology: collection of works of scientific-practical conf.. Society of Students and Postgraduates of the Faculty of Biology and Technology of the Novosibirsk State Agrarian University, (Novosibirsk, December 18, 2017). Novosibirsk: Publishing house. centre of NSAU "Golden Ear"; 2018:89-91.

6. Danilova AV, Volkova GV. Resistance of rph-gene carriers to the north caucasus population of the barley leaf rust pathogen. (Conference proceedings) 125 Years of Applied Botany in Russia: book of abstracts, (St. Petersburg, 25-28 November, 2019). Sankt-Petersburg: Federal Research Center the Vavilov NI. All-Russian Institute of Plant Genetic Resources; 2019:132. doi: [10.30901/978-5-907145-39-9](https://doi.org/10.30901/978-5-907145-39-9)

7. Dontsova AA, Potokina EK. The use of molecular markers of the Ppd-H1 gene in barley breeding for early maturity (Conference proceedings) The role of botanical gardens in the conservation and monitoring of biodiversity: materials of the Intern. scientific. conf., dedicated. 100th anniversary of the Southern Federal University (Rostov-on-Don, May 27-30, 2015). Rostov-on-Don: Southern Federal University; 2015:375-378.

8. Zlotina MM, Kovaleva ON, Loskutov IG, Potokina EK. Use of allele-specific markers of the Ppd and Vrn genes for predicting growing season duration in barley cultivars. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(1):50-62.

9. Karmanenko NM. Response to low temperature, soil acidification and aluminium in the varieties of cereal crops. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*. 2014;49(5):66-77. doi: [10.15389/agrobiology.2014.5.66eng](https://doi.org/10.15389/agrobiology.2014.5.66eng)

10. Konovalova GS. Genetic control of scald resistance in barley landraces. (Conference proceedings) Ideas of NI Vavilov in the modern world: collection of articles. thesis. in int. scientific. conf. (St. Petersburg, November 20-24, 2017). Sankt-Peterburg: FGBNU FRC All-Russian Institute of Plant Genetic Resources named after Vavilov NI; 2017:83.

11. Misrieva BU. Resistance of barley (*Hordeum vulgare* L.) to dwarf rust (*Pucciniahordei* Otth.) In the North Caucasus: avtoref. dis. ... Cand. Agr. sciences. Sankt-Petersburg: Publishing house VIR; 2000:15 p.

12. Krivchenko VI, Odintsova IG, Makarova NA et al. Varieties of grain crops with known genes for resistance to fungal diseases. Catalog of the VIR world collection. Leningrad: VIR; 1988:453:79 p.

13. Korolkova AP, Kuzmin VN, Marinchenko TE, Goryacheva AV. Stimulation of the development of breeding and seed production of agricultural crops: domestic and foreign experience: analytical overview. Moscow: Rosinformagrotekh; 2020:124 p.
14. Tereshchenko N.A. Chromosomal localization of genes for barley head smut resistance [dissertation] Moscow; 2001:109 p.
15. Tyryshkin LG. Genetic control of effective leaf rust resistance in collection accessions of barley *hordeum vulgare* L. Russian Journal of Genetics. 2009;45(3):376-378. doi: 10.1134/S1022795409030181
16. Khokhlova AP. Resistance genes against barley dwarf rust. Works on applied botany, genetics and breeding. 1982;71(3):63-68.
17. Bian M, Waters I, Broughton S, Zhang X, Zhou M, Lance R, Sun D, Li C. Development of gene-specific markers for acid soil/aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Molecular breeding. 2013;32(1):155-164. doi: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9859-3>
18. Fetch TGJr, Steffenson BJ, Jin Y. Worldwide virulence of *Puccinia hordei* on barley (Abstr). Phytopathology. 1998;88(S):S28.
19. Franckowiak JD, Jin Y, Steffenson BJ. Recommended allele symbols for leaf rust resistance genes in barley. Barley Genet. Newsl. 1997;27:36-44.
20. Gupta S et al. Quantitative trait loci and epistatic interactions in barley conferring resistance to net type net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) isolates. Plant Breed. 2010;129(4):362-368. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2009.01716.x>
21. Habgood RM, Hayes JD. The inheritance of resistance to *Rhynchosporium secalis* in barley. Heredity. 1971;27:25-37. doi: <https://doi.org/10.1038/hdy.1971.68>
22. Luckert D, Toubia-Rahme H, Steffenson BJ, Choo T, Molnar SJ. Novel *Septoria* speckled leaf blotch resistance loci in a barley doubled-haploid population. Phytopathology. 2012;102(7):683-691.
23. Metcalfe DR. Inheritance of resistance to loose smut, covered smut and false loose smut in the barley variety Jet. Can. J. Plant. Sci. 1962;42(1):176-189. doi: <https://doi.org/10.4141/cjps62-022>
24. Mir RR, Hiremath PJ, Riera-Lizarazu O, Varshney RK. Evolving molecular marker technologies in plants: from RFLPs to GBS. In: Lübberstedt T, Varshney R, editos. Diagnostics in Plant Breeding. Dordrecht:Springer; 2013:229-247. doi: https://doi.org/10.1007/978-94-007-5687-8_11
25. Reinstädler A, Müller J, Czembor JH, Piffanelli P, Panstruga R. Novel induced mlo mutant alleles in combination with site-directed mutagenesis reveal functionally important domains in the heptahelical barley Mlo protein. BMC Plant Biology. 2010;10:31. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-31>
26. Sandhu KS, Forrest KL, Kong S, Bansal UK, Singh D, Hayden MJ, Park RF. Inheritance and molecular mapping of a gene conferring seedling resistance against *Puccinia hordei* in the barley cultivar Ricardo. Theor. Appl. Genet. 2012;125(7):1403-1411. doi: 10.1007/s00122-012-1921-8
27. Schweizer G, Herz M, Mikolajewski S, Brenner M, Hartl L, Baumer M. Genetic mapping of a novel scald resistance gene *Rrs15_{C18288}* in barley. In: Spunar Jaroslav, Janikova Jarmila, editors. 9th International Barley Genetics Symposium; 2004 June 20-26; Brno, Czech Republic: Agricultural Research Institute Kromeriz; 2004;Part 1 Oral presentation:258-265.
28. Steffenson BJ. Durable resistance to spot blotch and stem rust in barley. Barley Genet. 2000;8:39-44.
30. Takahashi R, Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley. In: Nilan RA, editor Barley Genetics II. Proc 2nd International Barley Genetics Symposium. Pullman, WA: Washington State University; 1971:388-408.
31. Trevaskis B, Bagnall DJ, Ellis MH et al. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. Proc Natl Acad Sci. USA. 2003;100(22):13099-13104. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1635053100>

32. Weibull J, Walther U, Sato K, Habekuß A., Kopahnke D, Proeseler G. Diversity in resistance to biotic stresses. In: Bothmer von R, Hintum van Th, Knüpfner H, Sato K, editors. Diversity in barley (*Hordeum vulgare*). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science B.V.; 2003;7:143-178. doi: [https://doi.org/10.1016/S0168-7972\(03\)80010-5](https://doi.org/10.1016/S0168-7972(03)80010-5)
33. Winicov I. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Ann Bot.* 1998;82(6):703-710. doi: <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0731>
34. Yu X, Kong HY, Meiyalaghan V, Casonato S, Chng S, Eirian Jones E, Butler RC, Pickering R, Johnston PA. Genetic mapping of a barley leaf rust resistance gene Rph26 introgressed from *Hordeum bulbosum*. *Theoretical and Applied Genetics.* 2018;131:2567-2580. doi: <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3173-8>
35. Zitzewitz J, Szucs P, Dubcovsky J et al. Molecular and structural characterization of barley vernalization genes. *Plant Molecular Biology.* 2005;59:449-467. doi: <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0351-2>

Новикова Антонина Александровна, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией молекулярной генетики, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89228884481, e-mail: tony-novikova@yandex.ru

Богданова Ольга Викторовна, аспирант, лаборант-исследователь, лаборатория молекулярной генетики, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460051, г. Оренбург, пр. Гагарина, 27/1, тел.: 89878716655, e-mail: olga_bogdanova_1995@mail.ru

Поступила в редакцию 2 февраля 2021 г.; принята после решения редколлегии 15 марта 2021 г.; опубликована 31 марта 2021 г. / Received: 2 February 2021; Accepted: 15 March 2021; Published: 31 March 2021