

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.162:58.051
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-215-224

Генетическое разнообразие дикого ячменя (*Hordeum spontaneum* K. Koch) по устойчивости к токсичным ионам алюминия

О. В. Яковлева

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Владимировна Яковлева, oly.yakovleva@mail.ru

Актуальность. Для культивируемого вида ячменя проблема устойчивости к алюминиевой токсичности почв весьма актуальна. В нашей стране площадь кислых почв составляет около сорока процентов от общей площади пашни, поэтому токсичность алюминия является одним из основных факторов, снижающих урожайность ячменя. Изучение диких родичей основных сельскохозяйственных культур, в том числе и ячменя, представляет значительный интерес для создания стрессоустойчивых сортов. Дикий ячмень *Hordeum spontaneum* K. Koch имеет схожие биологические признаки с культурным *H. vulgare* L., произрастает в различных эколого-географических зонах, хорошо адаптирован к местным почвенно-климатическим условиям. Все это позволяет использовать его как новый источник исходного материала для селекции высокоурожайных, адаптированных к условиям внешней среды сортов. *Цель работы* – поиск высокоустойчивых генотипов *H. spontaneum* к ионной (Al^{3+}) токсичности.

Материалы и методы. Исследовали 100 образцов *H. spontaneum* из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Устойчивость образцов ячменя к токсичным ионам алюминия изучали на ранних этапах развития растений методом корневого теста (185 мкМ Al^{3+} , pH 4,0) с определением индексов длины корня и роста.

Результаты и выводы. Изученный фрагмент коллекции дикого ячменя отличается большим генетическим разнообразием по уровню устойчивости к фитотоксичным ионам алюминия. Лабораторная оценка ячменя позволила выделить генотипы, различающиеся по реакции корня и роста на ранних фазах онтогенеза. Выделенные генотипы с высоким уровнем устойчивости к ионному стрессу можно использовать как ценный источник генетического материала для улучшения уже существующих сортов и создания новых путем интрогрессии чужеродных генов устойчивости.

Ключевые слова: дикорастущий ячмень, алюминий, ионный стресс, алюмоустойчивость

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве» (№ 0481-2022-0001).

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Яковлева О.В. Генетическое разнообразие дикого ячменя (*Hordeum spontaneum* K. Koch) по устойчивости к токсичным ионам алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):215-224. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-215-224

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-215-224

Genetic diversity of wild barley (*Hordeum spontaneum* K. Koch) in the context of resistance to toxic aluminum ions**Olga V. Yakovleva***N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Olga V. Yakovleva oly.yakovleva@mail.ru

Background. The problem of resistance to aluminum toxicity of soils is very relevant for the cultivated type of barley. The area of acidic soils in Russia is about forty percent of the total area of arable land, so the toxicity of aluminum is one of the main factors that reduce the yield of barley. The study of wild relatives of the main crops, including barley, is of considerable interest for the development of stress-resistant cultivars. Wild barley *Hordeum spontaneum* K. Koch has biological characteristics similar to the cultivated *H. vulgare* L., grows in various ecogeographic zones, and is well adapted to local soil and climate conditions. All this makes it possible to use it as a new donor of source material for breeding high-yielding cultivars adapted to certain environmental conditions. The objective of this work was to search for *H. spontaneum* genotypes highly resistant to ionic (Al^{3+}) toxicity.

Materials and methods. One hundred accessions of *H. spontaneum* from the collection of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) were examined. The resistance of barley accessions to toxic aluminum ions was studied at the early stages of plant development by the root test method (185 mcM Al^{3+} , pH 4.0) with the calculation of root and sprout length indices.

Results and conclusions. The studied fragment of the wild barley collection demonstrated broad genetic diversity in terms of resistance to phytotoxic aluminum ions. Laboratory assessment allowed us to identify barley genotypes differing in the reaction of their roots and sprouts at the early phases of ontogenesis. The identified genotypes with a high level of resistance to ion stress can be used as a valuable source of genetic material to improve existing cultivars and develop new ones by introgression of foreign resistance genes.

Keywords: wild barley, aluminum, ionic stress, aluminum resistance

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the thematic plan of VIR for the project "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production" (No. 0481-2022-0001).

The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Yakovleva O.V. Genetic diversity of wild barley (*Hordeum spontaneum* K. Koch) in the context of resistance to toxic aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):215-224. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-215-224

Введение

Культивируемый ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – одна из старейших одомашненных зерновых культур. Считается, что он был отобран из дикого вида *Hordeum spontaneum* K. Koch более десяти тысяч лет назад в израильско-иорданском регионе (Nevo et al., 2012; Thormann et al., 2016).

Дикий и культурный виды ячменя имеют схожие биологические признаки: диплоидные ($2n = 14$), преимущественно самоопыляемые и интерфертильные.

Растения *H. spontaneum* однолетние, отличаются большим разнообразием форм по высоте, восковому налету, длине остей, окраске колоса, величине зерновок (Lukyanova et al., 1990). Выделяются следующие разновидности *H. spontaneum*: *bactrianum* Vav.; *ishnaterum* (Coss.) Thell.; *proskowetzii* Nabel.; *spontaneum* K. Koch; *transcaspicum* Vav.; *agrocritum* Trofim. Вид представлен озимыми, полуозимыми и яровыми формами.

Вид *H. spontaneum* происходит из Старосветского генцентра, который расположен на территории современных Передней, Средней Азии и Средиземноморья (Trofimovskaya, 1972). Дикий ячмень широко распространен и произрастает в Северной Африке, на Ближнем Востоке, в Центральной Азии, в некоторых частях Индийского полуострова и на юго-западе Китая. Предполагается, что один из центров происхождения дикого ячменя находится на территории Ирака, где наблюдается наибольшее разнообразие разновидностей *H. spontaneum* (Priazyuk, Smekalova, 2013).

Дикие виды считаются хорошо адаптированными к местным почвенно-климатическим условиям, произрастают в различных экологических зонах (Baumetov, Abdullaev, 2021). В пределах ареала дикий ячмень подвержен различным биотическим и абиотическим стрессам, включая высокие температуры, засуху, повышенную засоленность почв.

Сообщается, что природные популяции *H. spontaneum* обладают большим генетическим разнообразием, а также проявляют значительное разнообразие по устойчивости к болезням, вредителям и по количественным признакам, имеющим агрономическое значение. Вид отличается скороспелостью, засухоустойчивостью, жаровыносливостью, что важно для селекции. Отдельные его формы устойчивы к грибным болезням: мучнистой росе (Dreiseitl, 2017), ринхоспориозу (Azamparsa et al., 2018), карликовой ржавчине (Thormann et al., 2016).

В естественных популяциях преобладают устойчивые к некоторым абиотическим факторам генотипы. Так, на засоленных почвах *H. spontaneum* синтезирует больше органического вещества на единицу поглощаемых азота, фосфора и калия, чем культурный ячмень *H. vulgare* (Klimashevsky, 1991).

Отмечено, что генетическая изменчивость дикого ячменя значительно больше, чем *H. vulgare*. Ценный генотип дикого ячменя еще недостаточно используется в селекционной практике. Существуют отдельные исследования по идентификации новых генов устойчивости к болезням и абиотическим факторам среды. У *H. spontaneum* были идентифицированы гены устойчивости к засухе и соли и локусы количественных признаков (QTL) (Dawson et al., 2015). Несколько кластеров QTL, определяющих устойчивость к засухе и засолению, были определены у *H. spontaneum* на хромосомах 1Н, 2Н, 4Н, 6Н и 7Н (Gong et al., 2013). Наиболее широко изучена устойчивость дикого ячменя к засухе (Shen

et al., 2018; Wang et al., 2018; Lei et al., 2019), проведена идентификация локусов количественных признаков, влияющих на показатели урожайности и качества семян в условиях засухи.

Наименее изучена устойчивость дикого ячменя к токсическому действию ионов тяжелых металлов и алюминия. Отдельные работы посвящены исследованиям дикого ячменя из Тибета как источника высокой устойчивости к абиотическим стрессам (Wu et al., 2011; Ahmed et al., 2018; Pan et al., 2018). Однако гены, контролирующие устойчивость к ионам алюминия, изучены недостаточно. S. Cai et al. (2013) в популяции тибетского ячменя идентифицировали два локуса (*bpb-9458* и *bpb-8524*), расположенных на хромосомах 2Н и 7Н и связанных с ростом корневой системы. Также был идентифицирован общий для дикого и культурного ячменя локус *bpb-6949*, локализованный на расстоянии 0,8 см от гена *HvMATE* и контролирующей рост корневой системы. В исследовании отмечается, что дикий тибетский ячмень может являться источником генов для повышения толерантности ячменя к алюминию.

Для культивируемого вида ячменя проблема устойчивости к алюминиевой токсичности почв весьма актуальна. В нашей стране площадь кислых почв составляет около сорока процентов от общей площади пашни, поэтому токсичность алюминия является одним из основных факторов, снижающих урожайность ячменя (Yakovleva, 2018). Изучение диких родичей основных сельскохозяйственных культур, в том числе и ячменя, представляет значительный интерес для создания стрессоустойчивых сортов.

Целью нашей работы был поиск генотипов дикого ячменя *H. spontaneum* с высокой устойчивостью к ионной токсичности.

Материалы и методы

H. spontaneum был представлен 100 образцами из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Исследованные образцы относятся к Переднеазиатскому, Средиземноморскому, Среднеазиатскому и Восточноазиатскому генетическим центрам происхождения. В пределах генцентров изучались ячмени, относящиеся к различным эколого-географическим группам, которые поступили в коллекцию ВИР из Азербайджана, Армении, Афганистана, Дагестана, Сирии, Турции, Израиля, Ирана, Ирака, Казахстана, Таджикистана, Туркмении, Узбекистана, Китая (рис. 1).

Устойчивость образцов ячменя к токсичным ионам алюминия изучали на ранних этапах развития растений методом корневого теста с расчетом индексов длины корня (ИДК) и ростка (ИДР) (Yakovleva et al., 2009; Yakovleva, 2021). Семена исследуемых образцов выращивали в водном растворе с концентрацией ионов Al^{3+} 185 мкМ и pH 4,0. В качестве контроля использовали дистиллированную воду с pH 6,5 без ионов Al^{3+} . В каждую растительную дополнительно закладывали сорта-тестеры 'Московский 121' (к-19417, ИДК 0,63) и 'Полярный 14' (к-15619, ИДК 0,76). На седьмые сутки после воздействия ионов алюминия на растения одновременно измеряли два показателя: длину зародышевых корней и ростка. После этого для каждого образца определяли индекс длины корня и индекс длины ростка. Изученные образцы дикого ячменя распределяли на пять групп устойчивости (Yakovleva, 2021).

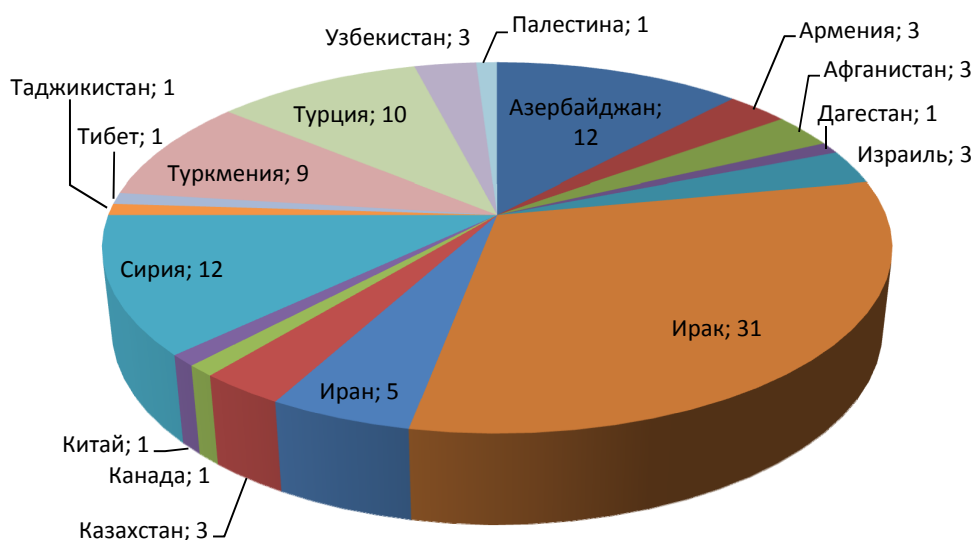


Рис. 1. Происхождение исследуемых образцов *Hordeum spontaneum* K. Koch

Fig. 1. Origin of the studied accessions of *Hordeum spontaneum* K. Koch

Результаты и обсуждение

Среди 100 образцов дикого ячменя *H. spontaneum* выделены образцы с различной устойчивостью к фитотоксичным ионам алюминия. Определен широкий диапазон наследственной изменчивости признака как по индексу длины корня (0,31–0,97), так и по индексу длины ростка (0,32–0,99).

При распределении изученных образцов на группы устойчивости формы, которые могли быть отнесены к пятой группе (неустойчивые к стрессу, ИД < 0,30), не выделены.

По индексу длины корня выделено 32 высокоустойчивых (ИДК > 0,81) образца, что составляет более 30 процентов от всех изученных (табл. 1). Более 60% диких ячменей в исследуемой выборке относятся ко второй и третьей группам устойчивости, устойчивые и среднеустойчивые, соответственно. Семь образцов *H. spontaneum*, такие как w-34, w-65, w-294, w-318, w-455, w-473, w-770 отнесены к группе среднечувствительных (ИДК 0,31–0,40).

При концентрации 185 мкМ Al^{3+} изучалось варьирование длины ростка у всех представленных образцов. Они распределены на четыре группы устойчивости. К первой группе высокоустойчивых относится около 80% образцов. Самый высокий индекс длины ростка (0,99) имеют образцы w-336 и w-404, развитие ростка которых в условиях стресса почти не отличалось от развития ростка в контрольном варианте. Всего один образец

(w-65) по индексу длины ростка отнесен к группе среднечувствительных.

В целом изученный вид ячменя *H. spontaneum* характеризуется достаточно высокой устойчивостью к фитотоксичным ионам алюминия (табл. 2), среди образцов отмечаются существенные наследственные различия по устойчивости. Около 30% образцов показали высокую устойчивость по индексам длины корня и ростка. К ним относятся такие образцы, как w-330 (Сирия), w-334 (Турция), w-449, w-455, w-459, w-460, w-463, w-464 (Ирак).

Наиболее многочисленной была группа ячменей *H. spontaneum* из Ирака, относящаяся к Среднеазиатскому генцентру. У нее отмечено наибольшее генетическое разнообразие по уровню устойчивости к токсичным ионам Al^{3+} (рис. 2). Индекс длины корня этих ячменей находился в пределах от 0,31 до 0,97, а индекс длины ростка – от 0,72 до 0,98. Высокая устойчивость по показателям длины корня и ростка была выявлена у образцов w-325, w-328, w-449, w-455, w-457, w-459, w-472 (см. табл. 2). Два образца (w-318 и w-473) оказались средне чувствительными по индексу длины корня, что составляет шесть процентов от образцов, изученных в группе.

Проведенное исследование позволило охарактеризовать дикий вид *H. spontaneum* по устойчивости к действию токсичных ионов алюминия. Нами выделен новый исходный материал, который может быть важным источником улучшения культурного ячменя в условиях эдафического стресса.

Таблица 1. Распределение образцов *Hordeum spontaneum* K. Koch по группам устойчивости

Table 1. Distribution of *Hordeum spontaneum* K. Koch accessions according to tolerance groups

Район происхождения / Area of origin	Изучено образцов / Accessions studied	Группа устойчивости по индексу длины корня* Tolerance group according to the root length index				
		1	2	3	4	5
Азербайджан	12	1	8	3	–	–
Армения	3	–	1	2	–	–
Афганистан	3	–	–	2	1	–
Дагестан	1	1	–	–	–	–

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Район происхождения / Area of origin	Изучено образцов / Accessions studied	Группа устойчивости по индексу длины корня* Tolerance group according to the root length index				
		1	2	3	4	5
Израиль	3	–	3	–	–	–
Ирак	31	19	9	1	2	–
Иран	5	2	–	3	–	–
Казахстан	3	–	–	3	–	–
Канада	1	–	–	–	1	–
Китай	1	–	–	1	–	–
Палестина	1	–	–	–	1	–
Сирия	12	3	5	3	1	–
Таджикистан	1	–	1	–	–	–
Тибет	1	–	1	–	–	–
Туркмения	9	1	–	8	–	–
Турция	10	5	3	2	–	–
Узбекистан	3	–	1	1	1	–
Всего:	100	32	32	29	7	–

Примечание: * – Группы устойчивости: 1 – высокоустойчивые (ИД > 0,81); 2 – устойчивые (ИД 0,61–0,80); 3 – среднеустойчивые (ИД 0,41–0,60); 4 – среднечувствительные (ИД 0,31–0,40); 5 – неустойчивые (ИД < 0,30)

Note: * – Tolerance groups: 1 – highly resistant (IL > 0.81); 2 – resistant (IL 0.61–0.80); 3 – medium-resistant (IL 0.41–0.60); 4 – medium-sensitive (IL 0.31–0.40); 5 – non-resistant (IL < 0.30)

Таблица 2. Устойчивость *Hordeum spontaneum* K. Koch к токсичным ионам алюминия (Al³⁺)Table 2. Resistance of *Hordeum spontaneum* K. Koch to toxic aluminum ions (Al³⁺)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение / Origin	Индекс длины / Length index	
		ростка /sprout	корня /root
w-33	Азербайджан	0,87	0,73
w-34	Палестина	0,79	0,31
w-39	Азербайджан	0,93	0,59
w-46	Туркмения	0,80	0,55
w-50	— « —	0,85	0,53
w-51	Казахстан	0,89	0,54
w-52	— « —	0,95	0,53
w-53	Туркмения	0,75	0,43
w-54	— « —	0,89	0,60
w-55	Узбекистан	0,96	0,76
w-65	Канада	0,32	0,31
w-90	Туркмения	0,86	0,44

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение / Origin	Индекс длины / Length index	
		ростка /sprout	корня /root
w-127	Азербайджан	0,97	0,60
w-128	— « —	0,90	0,52
w-129	— « —	0,97	0,67
w-150	— « —	0,99	0,87
w-157	Израиль	0,76	0,77
w-186	Туркмения	0,93	0,57
w-188	— « —	0,94	0,60
w-209	Узбекистан	0,95	0,54
w-251	Азербайджан	0,82	0,70
w-255	Афганистан	0,81	0,54
w-256	— « —	0,98	0,55
w-263	Азербайджан	0,84	0,68
w-264	— « —	0,97	0,56
w-265	— « —	0,98	0,73
w-270	— « —	0,92	0,67
w-294	Афганистан	0,93	0,39
w-317	Ирак	0,90	0,76
w-318	— « —	0,72	0,40
w-324	— « —	0,85	0,65
w-325	— « —	0,97	0,90
w-326	— « —	0,86	0,89
w-328	— « —	0,98	0,88
w-330	Сирия	0,92	0,97
w-331	— « —	0,86	0,60
w-332	— « —	0,97	0,87
w-333	— « —	0,80	0,68
w-334	Турция	0,98	0,92
w-335	— « —	0,79	0,58
w-336	— « —	0,99	0,98
w-337	— « —	0,98	0,89
w-338	— « —	0,95	0,84
w-339	— « —	0,89	0,77
w-387	Азербайджан	0,68	0,73
w-393	Сирия	0,87	0,79
w-394	Ирак	0,83	0,82
w-398	Иран	–	–
w-404	Туркмения	0,99	0,81
w-407	Казахстан	0,81	0,59

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение / Origin	Индекс длины / Length index	
		ростка /sprout	корня /root
w-408	Турция	0,69	0,49
w-409	— « —	0,85	0,78
w-410	— « —	0,89	0,99
w-449	Ирак	0,98	0,97
w-450	Иран	0,88	0,95
w-451	Ирак	0,86	0,69
w-452	— « —	0,89	0,86
w-453	— « —	0,59	0,69
w-454	— « —	0,76	0,74
w-455	— « —	0,98	0,94
w-456	— « —	0,81	0,95
w-457	— « —	0,90	0,91
w-458	— « —	0,89	0,79
w-459	— « —	0,96	0,91
w-460	— « —	0,97	0,93
w-461	— « —	0,93	0,73
w-462	Турция	0,95	0,78
w-463	Ирак	0,96	0,97
w-464	— « —	0,95	0,97
w-465	— « —	0,90	0,73
w-466	— « —	0,82	0,89
w-467	— « —	0,96	0,81
w-468	— « —	0,94	0,84
w-469	— « —	0,96	0,71
w-470	— « —	0,87	0,60
w-471	— « —	0,96	0,83
w-472	— « —	0,98	0,84
w-473	— « —	0,72	0,31
w-477	— « —	0,80	0,93
w-485	Китай	0,76	0,59
w-495	Туркмения	0,92	0,51
w-498	Таджикистан	0,98	0,74
w-539	Иран	0,92	0,87
w-541	— « —	0,86	0,47
w-610	Дагестан	0,84	0,82
w-668	Армения	0,76	0,65
w-669	— « —	0,59	0,60
w-670	— « —	0,91	0,54

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение / Origin	Индекс длины / Length index	
		ростка /sprout	корня /root
w-699	Тибет	0,85	0,76
w-712	Израиль	0,86	0,58
w-728	Сирия	0,43	0,48
w-729	— « —	0,95	0,68
w-734	— « —	0,98	0,68
w-735	— « —	0,98	0,84
w-749	— « —	0,71	0,49
w-755	— « —	0,78	0,55
w-758	— « —	0,90	0,68
w-770	Узбекистан	0,74	0,38
w-771	Израиль	0,87	0,70
w-772	— « —	—	—
w-819	Иран	0,83	0,41
w-820	— « —	0,90	0,41

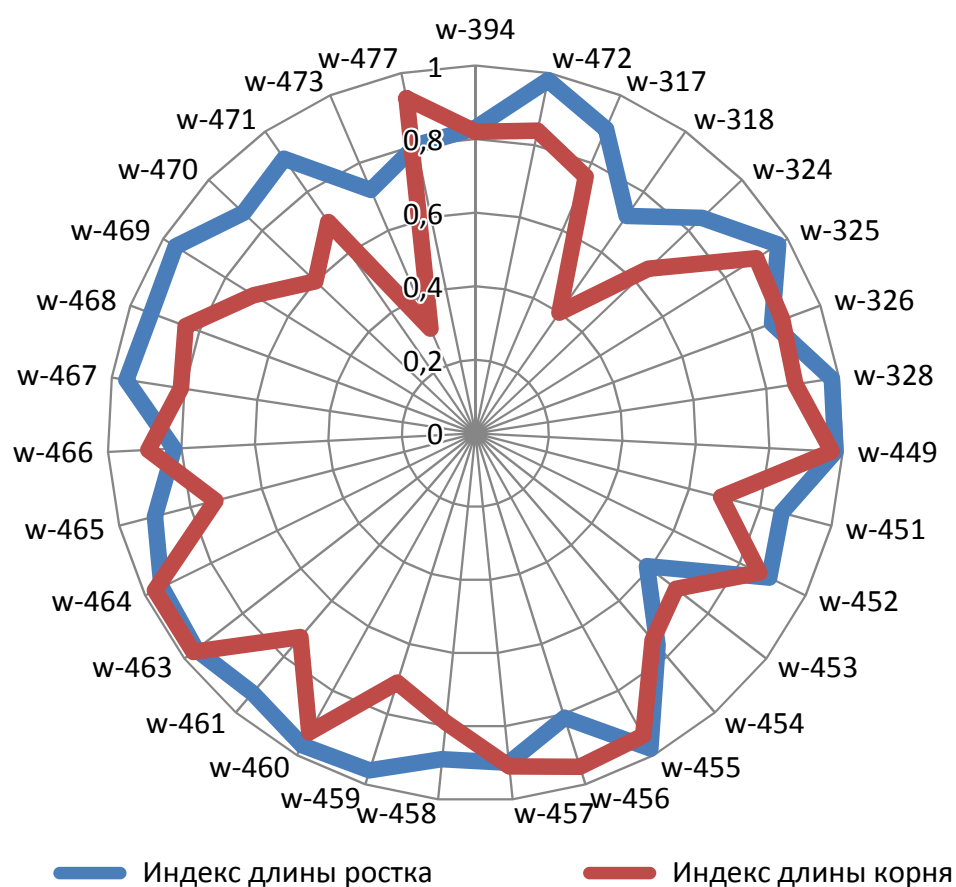


Рис. 2. Распределение образцов дикого ячменя из Ирака по алюмоустойчивости

Fig. 2. Distribution of wild barley accessions from Iraq according to aluminum resistance

Заключение

Изученный нами фрагмент коллекции дикого ячменя *H. spontaneum* отличается большим разнообразием по устойчивости к токсичным ионам алюминия. Лабораторная оценка ячменя методом корневого теста (185 мкМ Al^{3+} , pH 4,0) позволила выделить генотипы, различающиеся по реакции корней и роста на ранних фазах онтогенеза. Наиболее высокая устойчивость по показателям длины корня и роста выявлена у образцов: w-150 (Азербайджан), w-325, w-410, w-449, w-455, w-457, w-460, w-463, w-464, w-477 (Ирак), w-330 (Сирия), w-450 (Иран), w-610 (Дагестан), w-334, w-336 (Турция). Выделенные генотипы с высоким уровнем устойчивости к ионному стрессу можно использовать как ценный источник генетического материала для улучшения уже существующих сортов, и создания новых, устойчивых сортов путем интрогрессии чужеродных генов.

References / Литература

- Ahmed I.M., Nadira U.A., Qiu C.W., Cao F., Zhang G., Holford P. et al. Tolerance to drought, low pH and Al combined stress in Tibetan wild barley is associated with improvement of ATPase and modulation of antioxidant defense system. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(11):3553. DOI: 10.3390/ijms19113553
- Azamparsa M.R., Karakaya A., Ergün N., Sayim I., Murat Duran R., Özbek K. Identification of barley landraces and wild barley (*Hordeum spontaneum*) genotypes resistant to *Rhynchosporium commune*. *Tarım Bilimleri Dergisi = Journal of Agricultural Sciences*. 2018;25(4):530-535. DOI: 10.15832/ankutbd.441916
- Baymetov K.I., Abdullaev F.H. Status of wild relatives of barley (*Hordeum* L.) in Uzbekistan. *Academic Research in Educational Sciences*. 2021;2(12):1085-1095. [in Russian] (Байметов К.И., Абдуллаев Ф.Х. Состояние дикорастущих сорочидей ячменя (*Hordeum* L.) в Узбекистане. *Academic Research in Educational Sciences*. 2021;2(12):1085-1095). DOI: 10.24412/2181-1385-2021-12-1085-1095
- Cai S., Wu D., Jabeen Z., Huang Y., Huang Y., Zhang G. Genome-wide association analysis of aluminum tolerance in cultivated and Tibetan wild barley. *PLoS One*. 2013;8(7):e69776. DOI: 10.1371/journal.pone.0069776
- Dawson I.K., Russell J., Powell W., Steffenson B., William T.B. Thomas W.T.B. et al. Barley: a translational model for adaptation to climate change. *New Phytologist*. 2015;206(3):913-931. DOI: 10.1111/nph.13266
- Dreiseitl A. Heterogeneity of powdery mildew resistance revealed in accessions of the ICARDA wild barley collection. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:202. DOI: 10.3389/fpls.2017.00202
- Gong X., Li C., Zhang G., Yan G., Lance R., Sun D. Novel genes from wild barley *Hordeum spontaneum* for barley improvement. In: G. Zhang, C. Li, X. Lui (eds). *Advance in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*. Dordrecht: Springer; 2013. p.69-86. DOI: 10.1007/978-94-007-4682-4_6
- Klimashevsky E.L. Genetic aspect of plant mineral nutrition (Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1991. [in Russian] (Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. Москва: Агропромиздат; 1991).
- Lei L., Poets A.M., Liu C., Wyant S.R., Hoffman P.J., Carter C.K. et al. Environmental association identifies candidates for tolerance to low temperature and drought. *G3 (Bethesda, MD)*. 2019;9(10):3423-3438. DOI: 10.1534/g3.119.400401
- Lukyanova M.V., Trofimovskaya A.Y., Gudkova G.N., Terenteva I.A., Jarosh N.P. Cultivated Flora of the USSR. Vol. 2, Pt 2. Barley (Yachmen). V.D. Kobylansky, M.V. Lukyanova (eds). Leningrad: Agropromizdat; 1990. [in Russian] (Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н., Терентьева И.А., Ярош Н.П. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 2. Ячмень / под ред. В.Д. Кобылянского, М.В. Лукьяновой. Ленинград: Агропромиздат; 1990).
- Nevo E., Fu Y.B., Pavlicek T., Khalifa S., Tavasi M., Beiles A. Evolution of wild cereals during 28 years of global warming in Israel. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(9):3412-3415. DOI: 10.1073/pnas.1121411109
- Pan W., Shen J., Zheng Z., Yan X., Shou J., Wang W. et al. Overexpression of the Tibetan plateau annual wild barley (*Hordeum spontaneum*) HsCIPKs enhances rice tolerance to heavy metal toxicities and other abiotic stresses. *Rice (New York, NY)*. 2018;11(1):51. DOI: 10.1186/s12284-018-0242-1
- Prikazyuk E.G., Smekalova T.N. Features of the distribution of wild barley varieties (*Hordeum spontaneum* C. Koch) in connection with the problem of the origin of the species (Osobennosti rasprostraneniya raznovidnostey dikogo yachmenya (*Hordeum spontaneum* C. Koch) v svyazi s problemoy proiskhozhdeniya vida). *Advances in Current Natural Sciences*. 2013; (8):27. [in Russian] (Приказюк Е.Г., Смекалова Т.Н. Особенности распространения разновидностей дикого ячменя (*Hordeum spontaneum* C. Koch) в связи с проблемой происхождения вида. *Успехи современного естествознания*. 2013; (8):27).
- Shen Q., Yu J., Fu L., Wu L., Dai F., Jiang L. et al. Ionomic, metabolomic and proteomic analyses reveal molecular mechanisms of root adaption to salt stress in Tibetan wild barley. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;123:319-330. DOI: 10.1016/j.plaphy.2017.12.032
- Thormann I., Reeves P., Reilley A., Engels J.M.M., Lohwasser U., Börner A. et al. Geography of genetic structure in barley wild relative *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* in Jordan. *PLoS One*. 2016;11(8):e0160745. DOI: 10.1371/journal.pone.0160745
- Trofimovskaya A.Ya. Barley (Yachmen). Leningrad: Kolos; 1972. [in Russian] (Трофимовская А.Я. Ячмень. Ленинград: Колос; 1972).
- Wang X., Chen Z.H., Yang C., Zhang X., Jin G., Chen G. et al. Genomic adaption to drought in wild barley is driven by edaphic natural selection at the Tabigha Evolution Slope. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2018;115(20):5223-5228. DOI: 10.1073/pnas.1721749115
- Wu D., Qiu L., Xu L., Ye L., Chen M., Sun D. et al. Genetic variation of *HvCBF* genes and their association with salinity tolerance in Tibetan annual wild barley. *PLoS One*. 2011;6(7):e22938. DOI: 10.1371/journal.pone.0022938
- Yakovleva O.V. Aluminum resistance of malting barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(4):126-131. [in Russian] (Яковлева О.В. Алюмоустойчивость пивоваренного ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(4):126-131). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-126-131
- Yakovleva O.V. Phytotoxicity of aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):315-331. [in Russian] (Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):315-331). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-315-331

Yakovleva O.V., Kapeshinsky A.M., Kovaleva O.N. Aluminium toxic ions tolerance in cultivated and wild barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;165:51-54. [in Russian] (Яковлева О.В., Капешинский А.М., Ковалева О.Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:51-54).

шинский А.М., Ковалева О.Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:51-54).

Информация об авторе

Ольга Владимировна Яковлева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, oly.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Information about the author

Olga V. Yakovleva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, oly.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Статья поступила в редакцию 06.09.2022; одобрена после рецензирования 19.12.2022; принята к публикации 02.03.2023. The article was submitted on 06.09.2022; approved after reviewing on 19.12.2022; accepted for publication on 02.03.2023.