



Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе

О.Н. Шуплецова^{1, 2}✉, И.Н. Щенникова¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого», Киров, Россия

² Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Вятский государственный университет», Киров, Россия

Представлены результаты изучения хозяйственно ценных свойств регенерантных линий ячменя, полученных методом клеточной селекции на селективных средах *in vitro* с ионами алюминия, водорода и полиэтиленгликолем. Созданы генотипы, превышающие исходный и стандартный сорта: по уровню индекса длины корневой (регенеранты 0,9–1,2 %, стандарт 0,8 %) и засухоустойчивости (регенеранты 17,8–45,2 %, стандарт 8,5 %) – в лабораторных исследованиях, по продуктивным показателям – в вегетационном испытании (повышение всхожести на 12 %, продуктивной кустистости – на 21 %, озерненности колоса – в 2,3 раза, массы зерна с растения – в 1,5 раза). Показатель массы зерна с одного растения коррелировал с уровнем подщелачивания в зоне ризосферы исследуемых растений в стрессовых условиях вегетационного опыта ($r = 0,908$). В результате иммунологической оценки на инфекционном фоне выявлены регенерантные линии, характеризующиеся низкой степенью поражения фитопатогенными грибами. Преимущество по урожайности генотипов регенерантного происхождения перед исходными сортами и стандартами особенно проявилось в 2010 г. в провокационных условиях кислых почв и недостатка влаги, когда в полевых испытаниях регенерантные генотипы стабильно обеспечивали на 10,0–43,2 % более высокую урожайность, чем стандартный сорт. Доля регенерантных линий на этапе конкурсного сортоиспытания возросла с 8,3 (2006 г.) до 32,4 % (2014 г.). Регенеранты, обладающие высокой комбинационной способностью, используются в качестве родительских форм при скрещивании. Получены новые сорта ячменя Форвард и Бионик на основе регенерантных линий 917-01 и 496-07. В условиях эдафического стресса (pH 3,8–4,5; Al^{3+} 0,5–9,6 мг/100 г почвы) урожайность сортов достигала: Форвард – 5,5 т/га, Бионик – 6,6 т/га, превышение над стандартом составляло 113–128 %.

Ключевые слова: ячмень; алюминий; засуха; клеточная селекция; регенерант; оценка; алюмоустойчивость; засухоустойчивость; урожайность; сорт.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

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

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Shupletsova O.N., Shchennikova I.N. Results of using cell technologies for creation of new barley varieties resistant against aluminum toxicity and drought. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):623–628. DOI 10.18699/VJ16.183

ORIGINAL ARTICLE

Received 04.12.2015

Accepted for publication 15.03.2016

© AUTHORS, 2016

Results of using cell technologies for creation of new barley varieties resistant against aluminum toxicity and drought

O.N. Shupletsova^{1, 2}✉, I.N. Shchennikova¹

¹ North-East Agricultural Research Institute, Kirov, Russia

² Vyatka State University, Kirov, Russia

Results of a study of economically valuable parameters of barley regenerative lines obtained by cell selection on selective media with aluminum, hydrogen ions and polyethylene glycol are presented. Genotypes superior to the initial variety and standard variety have been identified under laboratory conditions: root length index (regenerants: 0.9–1.2 %; standard: 0.8 %) and drought resistance (regenerants: 17.8–45.2 %; standard: 8.5 %); productive parameters under growth chamber conditions (12 % increase in germination ability, 21 % increase in productive plant stand, 2.3-fold increase in grain number per ear, 1.5-fold increase in weight of grains per plant). The parameter "weight of grains per plant" correlates with the level of alkalization of the rhizosphere zone of the investigated plants under stressful conditions in growth chamber experiments ($r = 0.908$). Regenerant plants are typically much less affected by phytopathogenic fungi.

The genotypes screened in selective systems *in vitro* had advantages over the initial varieties and standard varieties in productivity, especially under provocative conditions of acid soils and moisture deficit in 2010. As a result of field tests, the genotypes of regenerative origin were identified that had consistently shown a 10.0–43.2 % higher productivity than the standard variety over several years. The proportion of varieties regenerated at the stage of competitive variety trials increased from 8.3 % (2006) to 32.4 % (2014). The varieties regenerated with high combining ability are used as the parental forms in crosses. New barley varieties Forward and Bionik have been developed on the basis of regenerative lines 917-01 and 496-07. Under edaphic stress (pH 3.8–4.5; Al^{3+} 0.5–9.6 mg/100 g soil), Forward has productivity up to 5.5 t/ha and Bionik, 6.6 t/ha; which is 113–128 % higher than the standard.

Key words: barley; aluminum; drought; cell selection; regenerative; estimation; aluminum resistance; drought resistance; productivity; variety.

В почвах северо-востока Нечерноземной зоны России основными факторами, негативно влияющими на продуктивность ячменя, являются повышенная кислотность и токсичность алюминия, стрессовое давление которых усугубляется в условиях нестабильности выпадения осадков и повышения среднемесячных температур в период вегетации растений. Получение сортов с комплексной устойчивостью к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям возделывания актуально в селекции зерновых культур и альтернативно к химической мелиорации для преодоления алюмотоксичности кислых почв (Неттевич, 2008; Lisitsyn et al., 2011). Физиолого-биохимические механизмы устойчивости, проявляющиеся на клеточном уровне, позволяют повышать эффективность селекции внедрением клеточных технологий. При создании новых форм растений с высоким потенциалом устойчивости к абиотическим стрессорам перспективно использовать соматоклональную изменчивость, лежащую в основе клеточного отбора *in vitro*. Мутации, возникающие в процессе культивирования изолированных клеток и ткани в результате генетической и эпигенетической изменчивости, делают возможным получение алюмоустойчивых генотипов культурных растений методом клеточной селекции. Использование селективных сред *in vitro* позволяет имитировать естественные стрессовые условия, что обеспечивает экспрессию генов устойчивости и дает возможность отбирать нужные варианты (Larkin, Scowcroft, 1981; Бутенко, 1999; Muysan et al., 2003).

К настоящему времени разработаны эффективные схемы отбора устойчивых каллусных линий ячменя на селективных питательных средах с ионами H^+ , Al^{3+} и полиэтиленгликолем в качестве осмотика. Селективные агенты вносят на этапах пролиферации и морфогенеза каллусной ткани отдельно и в различных комбинациях для создания форм с комплексной устойчивостью. В каллусной культуре получают соматоклоны, устойчивые к ионной токсичности алюминия и осмотическому стрессу, в том числе и к комплексному воздействию этих факторов (Широких и др., 2009; Шуплецова и др., 2015). Семенное потомство регенерированных из каллусной ткани растений – перспективный материал для адаптивной селекции. Тем не менее возникающая *in vitro* изменчивость не всегда адаптивна: отдельные признаки могут изменяться в сторону как повышения, так и понижения значений по сравнению с исходным сортом (Шахматов, 1999; Сельскохозяйственная биотехнология, 2003). Существует мнение, что регенеранты часто обладают более низкой продуктивностью относительно стандарта при отсутствии стресса (Жученко, 2001), что, возможно, вызвано пролонгированным негативным влиянием селективных условий *in vitro*. Однако селекция ориентирована на создание сортов, способных давать стабильно высокий урожай на богатом агрофоне и не снижать его при наличии стрессовых факторов. Поэтому дополнительный отбор полученных регенерантных линий на всех этапах селекционного процесса уже в условиях *in vivo*, а также оценка их хозяйственной ценности – важный этап успешного создания стрессоустойчивых сортов с использованием клеточных технологий.

На протяжении ряда лет (2000–2012 гг.) в лаборатории биотехнологии растений и микроорганизмов НИИСХ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого методом клеточной селекции в условиях *in vitro* с алюмокислым и осмотическим стрессом получали растения-регенеранты ячменя, семенное потомство которых передавалось селекционерам. В настоящее время имеется достаточное количество семенного материала ячменя регенерантного происхождения для получения адаптивных генотипов.

Цель работы заключалась в подтверждении перспективности метода клеточной селекции ячменя для создания высокоурожайных сортов, толерантных к комплексному воздействию ионной токсичности водорода, алюминия и осмотическому стрессу.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования служили генотипы ячменя (*Hordeum vulgare* L.) регенерантного происхождения, полученные по ранее описанным методикам путем клеточного отбора на селективных средах *in vitro* (Широких и др., 2009; Шуплецова и др., 2015), и их исходные сорта.

Лабораторный скрининг

Устойчивость сорта к действию алюминия оценивали в водной культуре на основании расчета индекса длины корней (ИДК) – соотношения средней длины корней в стрессовых и контрольных условиях. Семена (всхожесть не менее 90 %) предварительно проращивали на влажной фильтровальной бумаге, трехдневные проростки помещали в водный раствор с ионами алюминия (30 мг/л) и водорода (рН 4,0). Контролем служили растения, помещенные в воду без алюминия при рН 6,0. После семи-дневного культивирования по результатам биометрических показателей корневой системы рассчитывали ИДК (Родина, Солодянкина, 1999).

Для определения уровня устойчивости растений к осмотическому стрессу оценивали способность зерновок к прорастанию в дистиллированной воде с добавлением сахарозы (15,8 %), обеспечивающей осмотическое давление раствора 14 атм (Климашевский, 1988). Повторность опыта – четырехкратная.

Почвенная культура в вегетационном опыте

Семена высевали в вегетационные сосуды с кислой дерново-подзолистой почвой, содержащей 12,78 мг/100 г подвижного (в ионной форме) Al при рН 4,1. Для контроля использовали почву с 0,45 Al мг/100 г при рН 5,5. Растения культивировали до получения семенного потомства. По окончании вегетации проводили анализ структуры продуктивности и измеряли уровень рН как в области ризосферы корней, так и в свободной от корневой системы. В каждом варианте анализировали по 21 растению.

Полевые испытания

Семенное потомство от полученных *in vitro* растений-регенерантов в поколениях R_3 – R_7 оценивали по методике Государственной комиссии по сортоиспытанию (1985) в 2006–2014 гг. в условиях конкурсного испытания на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве со слабокис-

лой ($\text{pH}_{\text{сол}} 5,1\text{--}5,5$; следы алюминия) и кислой ($\text{pH}_{\text{сол}} 4,0$; Al^{3+} 0,5–9,6 мг/100 г почвы) реакцией среды; повторность – четырехкратная, учетная площадь делянки – 10 м².

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили методом дисперсионного анализа с использованием встроенного статистического пакета EXCEL (MS Office 2007) и AGROS (версия 2.07).

Результаты и обсуждение

Генотипы ячменя, созданные путем клеточной селекции, и их исходные сорта оценивали на провокационных фонах в условиях лабораторных (с алюминием/водородом и осмотиком), вегетационных и полевых (с алюминием/водородом) опытов. В сравнительный анализ вовлекали стандартные сорта, считавшиеся эталоном урожайности на почвах с богатым агрофоном.

Исследования алюмоустойчивости трех исходных сортов и шести их регенерантных форм, проведенные в условиях водной культуры, показали повышение показателя ИДК (до 0,9–1,17) у регенерантных линий 917-01, 781-04, 780-04 и 530-98, полученных в результате отбора *in vitro* каллусных культур на селективных средах с ионами Al^{3+} и H^+ , по сравнению с исходными сортами и стандартом (ИДК 0,7–0,8). Однако положительный эффект наблюдался только при вовлечении в клеточную селекцию генотипов с исходно низким уровнем стрессоустойчивости (ИДК $\leq 0,8$). Отбор на клеточном уровне генотипов, обладавших изначально высоким ИДК ($> 1,0$), не приводил к его повышению (табл. 1). По-видимому, генетический потенциал роста корневой системы в стрессовых условиях таких сортов, как Новичок, исчерпан и поэтому здесь возможно только негативное проявление соматоклональной изменчивости по данному признаку.

Регенерантные генотипы, полученные на средах с ионами алюминия и осмотиком, оценивали в лабораторных исследованиях на комплексную устойчивость к заданным стрессорам. Выявлены генотипы, превышающие стандартный и исходный сорта не только по показателям ИДК (регенеранты 0,9–1,2 %, стандарт 0,8 %), но и по устойчивости к осмотическому стрессу (регенеранты 17,8–45,2 %, стандарт 8,5 %) – 496-07, 514-07, 515-08, 482-09. Отмечена устойчивость к комплексному стрессу токсичности алюминия и засухи у генотипа 917-01, несмотря на получение этой регенерантной линии на средах с алюминием, но без внесения осмотика.

В условиях вегетационного опыта изучали структурные и физиологические показатели двух регенерантных линий и исходного сорта. Сравнительный анализ показателей проводили относительно сортов, контрастных по устойчивости к токсичности алюминия в полевых испытаниях: Новичок – устойчивый, Белгородский 100 – неустойчивый (табл. 2). Регенеранты в стрессовых условиях вегетационного опыта имели более высокие показатели по сравнению с устойчивым Новичком и исходным сортом 999-93: всхожести (в среднем на 12 %), продуктивной кустистости (на 21 %), озерненности колоса (в 2,3 раза), массы зерна с растения (в 1,5 раза). Вместе с тем отмечена тенденция к снижению (до 30 %) высоты растений обеих регенерантных линий по сравнению с исходным сортом и сортами сравнения.

Известно, что всхожесть растений и средообразующая активность корневой системы в условиях почвенного стресса – значимые показатели в устойчивости сортов (Климашевский, 1991). Полевая всхожесть семян регенерантных генотипов на провокационном фоне была на уровне устойчивого сорта Новичок (56,3 % у линии 917-01) или превышала его (75,0 % у линии 496-07). Также у регенерантных растений обнаружена повышенная физиологически обусловленная способность корневой системы изменять уровень pH в зоне ризосферы, что проявлялось в оптимизации кислотности (сдвиг в щелочную сторону на 1,0–1,5 ед. pH) на кислом фоне (рисунки). Показатель подщелачивания в зоне ризосферы растений исследуемых растений в стрессовых условиях вегетационного опыта коррелировал с наиболее значимым продуктивным показателем – массой зерна с одного растения ($r = 0,908$ при $p > 0,95$). На контрольном фоне значительных генотипических различий не наблюдали.

Данные факты указывают на проявление возможных механизмов устойчивости к почвенному стрессу токсичности алюминия, активированных у генотипов в процессе клеточной селекции.

Регенерантные линии наряду с устойчивостью к абиотическим стрессам обладали толерантностью и к поражению фитопатогенными грибами (фузариозно-гельминтоспориозные корневые гнили, полосатая и сетчатая пятнистость). В результате иммунологической оценки на естественном и инфекционном фонах выделены генотипы 917-04, 530-98, 496-07, 781-04, у которых степень поражения болезнями была достоверно ниже в сравнении со стандартными сортами Нур и Биос 1 (корневые гнили в полтора–два раза, полосатая пятнистость в восемь раз, сетчатая пятнистость в два–три раза) (Щенникова и др., 2013б). Очевидно, наблюдаемые кросс-адаптации становятся возможными, благодаря активации на клеточном и молекулярном уровнях ряда механизмов, участвующих в формировании общей ответной реакции растения на стрессовые воздействия.

В настоящее время подтверждена эффективность использования регенерантов ячменя в практической селекции (Щенникова и др., 2013а). Доля регенерантных генотипов на заключительном этапе селекции (конкурсное сортоиспытание) возросла с 8,3 % (2006 г.) до 32,4 % (2014 г.), достигая в отдельные годы 50,0 % от всего количества изученных генотипов. Регенеранты, обладающие высокой комбинационной способностью, активно используются в качестве родительских форм при скрещивании.

Формы (генотипы), прошедшие скрининг в селективных системах *in vitro*, имели преимущество перед исходными сортами по урожайности, особенно в провокационных условиях кислых почв и недостатка влаги в 2010 г. (табл. 3). В результате полевых испытаний выявлены генотипы регенерантного происхождения, на протяжении ряда лет стабильно обеспечивающие на 10,0–43,2 % более высокую урожайность, чем стандартный сорт.

Полученные путем клеточной селекции 11 регенерантных линий ячменя включены в коллекцию Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ФГБНУ ВНИИР) в качестве генетических источников толерант-

Table 1. Estimation of stress resistance in the seed progeny of regenerated plants and parental varieties grown in a water culture

Genotype	Parentage	Root length index
Bios 1 standard		0.84±0.01
999-93	Parental genotype	0.76±0.10
917-01	Regenerant from 999-93	0.94±0.04*
781-04	Regenerant from 999-93	0.91±0.05
780-04	Regenerant from 999-93	1.11±0.09*
Abava × Icarus	Parental genotype	0.80±0.11
530-98	Regenerant from Abava × Icarus	1.17±0.11*
Novichok	Parental genotype	1.20±0.13
440-05	Regenerant from Novichok	0.82±0.13*
441-05	Regenerant from Novichok	0.83±0.13*

Note: Regenerating plants were obtained on selective nutrient media with 40 mg/L Al³⁺ and pH 4.0

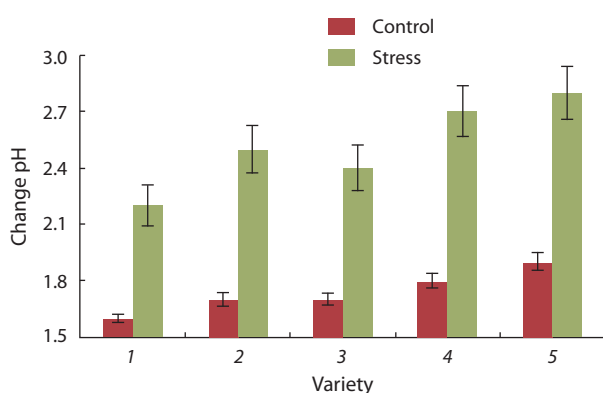
* The difference from the original variety significant at $p > 0.95$.

Table 2. Structural indices of varieties and regenerants of barley in a growth chamber experiment

Genotype	Productive tillering, pcs.		Grains per ear		Grain weight per plant, g	
	1	2	1	2	1	2
Belgorod-100 sensitive	8.7 ± 1.2	2.7 ± 0.7	27.0 ± 0.9	9.0 ± 0.9	25.5 ± 1.3	3.8 ± 0.1
Novichok tolerant	10.0 ± 1.5	4.0 ± 1.0	23.0 ± 1.2	23.0 ± 1.2	25.1 ± 1.5	5.2 ± 0.1
999-93 initial variety	10.3 ± 0.9	3.3 ± 0.9	19.0 ± 1.1	12.0 ± 0.8	20.8 ± 2.2	4.5 ± 0.1
917-01 regenerant	10.0 ± 0.8	4.0 ± 0.6	18.0 ± 1.5	27.0 ± 1.4*	20.6 ± 2.0	6.0 ± 0.1*
496-07 regenerant	21.0 ± 2.2*	7.3 ± 0.4*	22.0 ± 1.3*	21.0 ± 0.8*	46.0 ± 3.5*	6.5 ± 0.1*

Note: 1, control: 0.45 mg Al/100 g of soil at pH 5.5; 2, stress: 12.78 Al mg/100 g soil at pH 4.1.

*The difference between the regenerant and the original variety significant at $p > 0.95$.



Amplitude of pH change in the rhizosphere zone of barley plants under control and stress conditions of the growth chamber experiment.

Varieties: Belgorodsky 100 (1); Novichok (2); 999-9 (3); 917-01 (4); 496-07 (5).

ности к засухе и повышенному содержанию в почве ионов водорода и алюминия (табл. 4).

На основе регенерантных линий, созданных путем клеточной селекции и последующего отбора в полевых испытаниях, получены новые сорта ячменя Форвард и Бионик.

Сорт Форвард (заявка на патент № 65195/8558125, дата приоритета 18.11.2014 г.) создан на основе регенерантной линии 917-01 путем отбора в каллусной культуре *in vitro* на селективных питательных средах с ионной токсичностью Al³⁺ и H⁺. Главное достоинство генотипа – толерантность к кислым почвам наряду с устойчивостью к полеганию. Сорт Форвард рекомендован к использованию на кислых дерново-подзолистых почвах Волго-Вятского региона. В условиях эдафического стресса (pH 3,8–4,5; Al³⁺ 0,5–9,6 мг/100 г почвы) его урожайность достигала 5,5 т/га, в обычных условиях в среднем за три года – 3,7 т/га (табл. 5). Отмечена устойчивость к засухе в период налива зерна. Высокая урожайность сорта сочетается с устойчивостью (поражение менее 1,0 %) к пыльной головне, сетчатой и темно-бурой пятнистостям листьев и средней устойчивостью к полосатой пятнистости (поражение 5–6 %), поражению шведской мухой. Экономический эффект нового сорта при выращивании элиты – 21,4 тыс. руб./га при выращивании на благоприятном фоне и 33,7 тыс. руб./га при выращивании на почвах с повышенной кислотностью. В 2014 г. сорт Форвард передан на Государственное сортоиспытание.

Сорт Бионик (заявка на патент № 65197/8558123, дата приоритета 18.11.2014 г.) создан на основе регенерантной линии 496-07 путем отбора в каллусной культуре *in vitro*

Table 3. Comparison of regenerant lines and their parental varieties
(a provocative background: pH 3.8 to 4.5; Al^{3+} 0.5 to 9.6 mg/100 g soil), 2010

Genotype	Parentage	Productivity, t/ha	Percentage of the parental genotype
552-98	Parental variety	5.2	–
496-07	Regenerant lines from 552-98	7.5	144.2
507-07		7.5	144.2
510-07		7.3	140.3
503-07		6.6	126.9
495-07		6.0	111.5
999-93	Parental variety	4.7	–
917-01	Regenerant lines from 993-99	5.3	112.8
780-04		5.1	108.5
781-04		5.1	108.5
Novichok	Parental variety	4.9	–
441-05	Regenerant line from Новичок	5.1	104.1

Table 4. Characteristics of the conditions for obtaining barley somaclones in a callus culture,
included in the catalog of the VIR* collection

Regeneration line	Selective background at different callus development stages		Stress tolerance
	proliferation	organogenesis	
530-98	Al^{3+} 40 mg/L pH 4.0	Al^{3+} 20 mg/L pH 4.0	Aluminum toxicity
917-01			
774-04			
775-04			
780-04	15 % polyethylene glycol	10 % polyethylene glycol	Water deficiency
781-04			
494-07	Al^{3+} 30 mg/L pH 4.0	10 % polyethylene glycol	Aluminum toxicity Water deficiency
496-07			
507-07			
514-07			
515-07			

Table 5. Results of the competitive trial of cv. Forward

Accession	Productivity, t/ha			
	2012	2013	2014	average
control background (pH 5.1 to 5.5, Al^{3+} 0 mg/100 g soil)				
Forward	3.60	2.27	5.31	3.73
Nur - standard	4.28	1.82	4.28	3.46
LSD ₀₅	0.81	0.39	0.63	
stressing background (pH 3.8 to 4.5, Al^{3+} 0.5 to 9.6 mg/100 g of soil)				
	2009	2010	2011	
Forward	6.17	5.30	5.04	5.50
Nur - standard	6.14	4.10	4.44	4.89
LSD ₀₅	no difference	0.29	0.47	

Table 6. Results of the competitive trial of cv. Bionic

Accession	Productivity, t/ha			
	2012	2013	2014	Среднее
control background (pH 5.1 to 5.5, Al^{3+} 0 mg/100 g soil)				
Bionic	6.15	2.18	5.12	4.48
Nur - standard	4.30	2.35	4.28	3.64
LSD ₀₅	0.71	0.30	0.63	
stressing background (pH 3.8 to 4.5, Al^{3+} 0.5 to 9.6 mg/100 g of soil)				
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	
Bionic	6.65	7.50	5.77	6.64
Nur - standard	5.60	4.30	5.65	5.19
LSD ₀₅	0.57	0.89	0.23	

на селективных средах с ионами H^+ , Al^{3+} и полиэтиленгликолем в качестве осмотика. Главное достоинство генотипа – толерантность к кислым почвам наряду с высокой устойчивостью к полеганию и формированию зерна с высокими технологическими свойствами. В лабораторных испытаниях отмечено его превышение над стандартом и исходным сортом в 1,5 и 2,3 раза по уровню ИДК. В конкурсных сортоиспытаниях НИИСХ Северо-Востока Бионик формировал урожайность до 7,5 т/га, превышая стандарт Нур на благоприятном фоне на 0,9 т/га, на фоне повышенного содержания в почвенном растворе ионов водорода и алюминия – 1,5 т/га (табл. 6). Преимущество Бионика проявилось особенно наглядно на провокационном по кислотности фоне (рН 4,2) в условиях аномально жаркого и засушливого 2010 г.: урожайность на фоне эдафического стресса составляла 7,5 т/га, что на 3,2 т/га больше, чем у стандарта. Наряду с высокой урожайностью сорт характеризуется устойчивостью к пыльной головне на естественном и искусственном инфекционных фонах.

Полученные результаты свидетельствуют об эффективности использования клеточных технологий в селекционных программах устойчивости к стрессовым воздействиям различной природы. Высокие урожайность и комбинационная способность сортов регенерантного происхождения существенно расширяют перечень хозяйственно ценных генотипов, адаптированных к комплексу стрессовых факторов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

Butenko R.G. Biologiya kletok vysshikh rasteniy in vitro i biotekhnologii na ikh osnove [Cell biology of higher plants in vitro and biotechnology based on them]. Moscow, FBK-Press Publ., 1999. (in Russian)

Klimashevskiy E.L. Otsenka kislotoustoychivosti rasteniy [Estimation of acid resistance of plants]. Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam [Diagnosis of tolerance of stress factors in plants]. Leningrad, 1988;97-100. (in Russian)

Klimashevskiy E.L. Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy [Genetic Aspects of Mineral Nutrition of Plants]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1991. (in Russian)

Larkin P.J., Scowcroft W.R. Somaclonal variation – a novel source of variability from cell culture for plant improvement. Theor. Appl. Genet. 1981;60:197-214.

Lisitsyn E.M., Shchennikova I.N., Shupletsova O.N. Cultivation of barley on acid sod-podzolic soils of north-east of Europe. Barley: Production, Cultivation and Uses. Ed. S.B. Elfson. New York: Nova Publ. 2011;49-92.

Metodika Goskomissii po ispytaniyu selskokhozyaystvennykh kultur [The methodology of the State Committee for the Testing of New Varieties of Agricultural Plants]. Moscow, Kalininskaya oblastnaya tipografiya Publ., 1985. (in Russian)

Muyuan Y.Z., Jianwei P., Lilin W., Qing G., Chunyuan H. Mutation induced enhancement of Al tolerance in barley cell lines. Plant Sci. 2003; 164:17-23.

Nettevich E.D. Izbrannye trudy. Seleksiya i semenovodstvo yarovykh zernovykh kultur [Selected works: Breeding and seed production of spring grain crops]. Moscow; Nemchinovka, NIISKh TsRNZ Publ., 2008. (in Russian)

Rodina N.A. Solodyankina M.M. The screening of barley genotypes tolerant of Al^{3+} in a water culture. Nauchnye osnovy strategii adaptivnogo rastenievodstva Severo-Vostoka evropeyskoy chasti Rossii: Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii 9-10 oktyabrya 1996 g. [Proceedings of the research and practice conference "Scientific Bases of Adaptive Strategies of Plant Industry in Northeastern European Russia", Oct. 9-10, 1996]. Kirov, 1999;2;31-39. (in Russian)

Shayakhmetov I.F. Somaticheskii embriogenezi i seleksiya zlakovykh kultur [Somatic Embryogenesis and Breeding of Cereals]. Ufa, BashSU Publ., 1999. (in Russian)

Shchennikova I.N., Shupletsova O.N., Kunilova A.V. Barley regenerants as a parental material for breeding in a changing climate. Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = An Agrarian Science of Euro-North-East. 2013a;3(34):9-11. (in Russian)

Shchennikova I.N., Shupletsova O.N., Sheshegova T.K. Barley regenerants with complex resistance to stress factors. Innovatsionnye tekhnologii vozdeystviya selskokhozyaystvennykh kultur v Nechernozem'e. Sbornik dokladov Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 75-letiyu Vladimirovskogo NIISKh (Suzdal, 2-4 iyulya 2013 goda) [Innovative technologies of cultivation of agricultural crops in the Non-Chernozem Zone. Proc. Sci. Conf. Dedicated to the 75th anniversary of Vladimir Agricultural Research Institute (Suzdal, July 2-4, 2013)]. Ivanovo, PresSTO Publ., 2013b;2:33-36. (in Russian)

Shevelukha V.S. (Ed.) Selskokhozyaystvennaya biotekhnologiya [Agricultural Biotechnology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 2003. (in Russian)

Shirokikh I.G., Shupletsova O.N., Shchennikova I.N. In vitro development of barley varieties tolerant of Al in acidic soil. Biotekhnologiya = Biotechnology. 2009;3:40-48. (in Russian)

Shupletsova O.N., Shchennikova I.N., Shirokikh I.G. Creation of barley genotypes with complex resistance to edaphic stresses by methods of cell culture. Rossiyskaya selskokhozyaystvennaya nauka = Russian Agricultural Sciences. 2015;2:3:16-20. (in Russian)

Zhuchenko A.A. Adaptivnaya sistema seleksii rasteniy (ekologo-geneticheskie osnovy) [Adaptive Plant Breeding (Environmental and Genetic Basis)]. Moscow, RUDN Publ., 2001;1. (in Russian)