

Евгения Владимировна Товстик^{1✉}, Ольга Наумовна Шуплецова²

^{1,2}Вятский государственный университет, Киров, Россия

²Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

¹tovstik2006@inbox.ru

²olga.shuplecova@mail.ru

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ СТРЕССОРОВ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИСТЬЕВ РЕГЕНЕРАНТОВ ЯЧМЕНЯ

Цель исследований – сравнительная оценка реакции на почвенные стрессоры регенерантных и исходного генотипов ячменя по изменению морфометрических и биохимических параметров листьев. Работу проводили в 2024 г. на базе ФАНЦ Северо-Востока (г. Киров, Кировская область, Россия). Объект исследования – яровой ячмень (*Hordeum vulgare* L.) сорта 'Боярин' и его регенерантные линии во втором поколении. Для опыта использовали дерново-подзолистую суглинистую почву. Моделировали четыре почвенных фона: контрольный, с избыточным кадмием, кислый, засуха. Растения выращивали в естественных условиях. Отбор листьев для исследования проводили на стадии колошения. Длина листа положительно коррелировала с продуктивностью ($r = 0,49$) на кислом фоне; отрицательно – на почвенном фоне с кадмием и при засухе ($r = -0,48$ и $r = -0,75$). Изменение длины и площади листьев было тесно связано с продуктивностью у исходного сорта ($r = 0,77...0,75$) и регенеранта РА-ПЭГ ($r = 0,99...0,82$). Независимо от почвенных условий, исходный сорт характеризовался на 45...73 % более низким, чем регенеранты, содержанием хлорофилла а; на 67–110 % – хлорофилла b; на 40–80 % – каротиноидов; на 12–15 % – общим содержанием фенольных соединений (ФС). По сравнению с исходной формой регенеранты обладали более высоким антиоксидантным потенциалом, диагностируемым по содержанию фотосинтетических пигментов и ФС в листьях. Наибольшую неоднородность генотипов по общему содержанию ФС в листьях ($C_v = 10,7$ %) отмечали при засухе. Содержание хлорофилла а и каротиноидов в листьях на различных почвенных фонах статистически не различалось; хлорофилла b увеличилось на 50 % по сравнению с контролем при загрязнении почвы кадмием. Сделано заключение об эффективности применяемых методов отбора *in vitro* в получении регенерантных генотипов, способных поддерживать продуктивность при действии почвенных стрессоров.

Ключевые слова: ячмень, длина, площадь, хлорофилл, фенольные соединения, подфлаговый лист, кислотность, засуха, кадмий

Для цитирования: Товстик Е.В., Шуплецова О.Н. Влияние почвенных стрессоров на морфологические и биохимические параметры листьев регенерантов ячменя // Вестник КрасГАУ. 2026. № 1. С. 13–23. DOI: 10.36718/1819-4036-2026-1-13-23.

Финансирование: работа выполнена в рамках темы Госзадания ФГБНУ «ФАНЦ Северо-Востока» FNMW-2025-0008.

Evgeniya Vladimirovna Tovstik^{1✉}, Olga Naumovna Shupletsova²

^{1,2}Vyatka State University, Kirov, Russia

²Federal Agrarian Research Center of the North-East named after. N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia

¹tovstik2006@inbox.ru

²olga.shuplecova@mail.ru

SOIL STRESSORS INFLUENCE ON REGENERATED BARLEY LEAVES MORPHOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS

The aim of the study is to comparatively evaluate the response of regenerated and original barley genotypes to soil stressors in terms of changes in morphometric and biochemical parameters of leaves. The work was carried out in 2024 at the Federal Scientific Center of the North-East (Kirov, Kirov Region, Russia). The object of the study was spring barley (*Hordeum vulgare* L.) variety 'Boyarin' and its second-generation regenerated lines. Sod-podzolic loamy soil was used for the experiment. Four soil backgrounds were simulated: control, with excess cadmium, acidic, and drought. Plants were grown under natural conditions. Leaves for the study were selected at the heading stage. Leaf length positively correlated with productivity ($r = 0.49$) against an acidic background; negatively – against a soil background containing cadmium and under drought ($r = -0.48$ and $r = -0.75$). Changes in leaf length and area were closely related to productivity in the original variety ($r = 0.77...0.75$) and the RA-PEG regenerant ($r = 0.99...0.82$). Regardless of soil conditions, the original variety was characterized by 45–73 % lower chlorophyll a content than the regenerants; 67–110 % lower chlorophyll b content; 40–80 % lower carotenoids; and 12–15 % lower total phenolic compound (PC) content. Compared with the original form, the regenerants had a higher antioxidant potential, diagnosed by the content of photosynthetic pigments and PC in the leaves. The greatest heterogeneity of genotypes in the total PC content in the leaves ($CV = 10.7$ %) was observed under drought. The content of chlorophyll a and carotenoids in the leaves did not differ statistically on different soil backgrounds; chlorophyll b increased by 50 % compared to the control under cadmium soil contamination. A conclusion was made about the effectiveness of the applied *in vitro* selection methods in obtaining regenerative genotypes capable of maintaining productivity under the influence of soil stressors.

Keywords: barley, length, area, chlorophyll, phenolic compounds, subflag leaf, acidity, drought, cadmium

For citation: Tovstik EV, Shupletsova ON. Soil stressors influence on regenerated barley leaves morphological and biochemical parameters. *Bulletin of KSAU*. 2026;(1):13-23. (In Russ.). DOI: 10.36718/1819-4036-2026-1-13-23.

Funding: the work was carried out within the framework of the State Assignment of the Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Agrarian Resesrch Center North-East FNMW-2025-0008.

Введение. Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) является одной из ключевых сельскохозяйственных культур, выращиваемых в различных регионах мира на площади 55 млн га. Около 74 % мирового объема производства ячменя обеспечивается десятью странами, в числе которых Российская Федерация (РФ) [1].

Высокий потенциал урожайности ячменя в нашей стране достигается систематической селекционной работой. Несмотря на усилия, экстремальные колебания факторов окружающей среды оказывают заметное влияние на ее результаты. В частности неблагоприятные погодные условия в сочетании с сокращением посевных площадей привели к снижению валового сбора ячменя в РФ с 21,1 млн т в 2023 г. до 16,67 млн т в 2024 г. [2].

Повышение устойчивости растений к абиотическим стрессам представляет собой сложную задачу. В отличие от устойчивости растений к биотическим стрессам, имеющей моногенную природу, генетически сложные ответы на абиотические стрессы являются мультигенными.

Устойчивость к абиотическим стрессам является комплексным признаком, формирующимся в результате взаимодействия стрессора с различными молекулярными, биохимическими и физиологическими процессами [3]. В связи с этим ответные реакции растений на абиотические стрессы сложно контролировать и тем более управлять ими.

Эффективным способом повышения генетического разнообразия растений и получения стрессоустойчивых форм является направленная селекция *in vitro* клеточных (каллусных) культур на селективных питательных средах с последующей регенерацией растений. Использование каллусов в качестве модельных систем для получения устойчивых форм оправдано сходством морфогенетических процессов в растениях в естественных условиях (*in planta*) и в культивируемых каллусах *in vitro* [4]. В исследованиях, посвященных оценке регенерантов ячменя, было показано, что технологии *in vitro* позволяют получать линии, превосходящие исходные сорта по урожайности [5–7]. Однако проб-

лемой остается сохранение стабильности приобретенных хозяйственно-полезных признаков регенерантных генотипов.

Листья верхнего яруса выступают ключевым элементом, определяющим продуктивность сельскохозяйственных культур. Однако данные по зерновым зачастую отличаются. С одной стороны, на примере овса (*Avena sativa* L.) показано, что генотипы с большими подфлаговыми листьями имеют более крупную метелку с большим числом колосков, зерен и массой зерна, это свидетельствует о положительной связи между морфометрией листьев и урожайностью [8]; с другой стороны, для ячменя установлено, что при оптимальных гидротермических условиях генотипы, обладающие большей площадью флаговых и подфлаговых листьев, затевают друг друга и конкурируют, это снижает их урожайность [9].

Изменения физиологических, морфологических и анатомических признаков листьев также являются частью общей стратегии адаптации растений к экстремальным факторам окружающей среды. В частности, уменьшение площади

листьев при действии различных стрессоров (засуха, повышенные температуры, тяжелые металлы) позволяет снизить потери воды, уменьшить токсическое воздействие ионов металлов и таким образом сохранить жизненно важные функции [10, 11].

Цель исследования – оценка изменений морфометрических и биохимических параметров листьев регенерантных и исходного генотипов ячменя при действии почвенных стрессоров.

Объекты и методы. Исследования проводили в 2024 г. на базе ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого» (ФАНЦ Северо-Востока) (Киров, Россия). Объектом исследования служили исходный сорт ярового ячменя Боярин селекции ФАНЦ Северо-Востока (включен в Госреестр по Волго-Вятскому региону, среднеранний, устойчивый к полеганию и засухе) и его регенерантные формы во втором поколении, индуцированные в каллусной культуре на среде Мурасиге–Скуга (МС) с селективными агентами (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика генотипов ячменя
Characteristics of barley genotypes

Сорт, генотип	Форма генотипа	Условия получения	
Боярин	Исходный сорт	Внутривидовая ступенчатая гибридизация	
RA-Cd	Регенерантная линия	Регенерация в каллусной культуре <i>in vitro</i> на селективной среде МС	15 мг/дм ³ Cd ²⁺ , pH = 4,5
RA-Al			40 мг/дм ³ Al ³⁺ , pH = 4,0
RA-ПЭГ			15 % ПЭГ, pH = 5,6

Семена каждого генотипа в количестве 35 шт. засевали рядками в вегетационные емкости размером 1,5 × 1,3 × 0,3 м. Площадь питания растений составляла 4 × 15 см. Для опыта использовали типичную для Кировской области почву (дерново-подзолистая суглинистая,

содержание гумуса – 1,2–2,0 % (ГОСТ 26213-2021), подвижного фосфора – 51,6–82,2 мг/кг, нитратного азота – 2,3–2,8 мг/г по (ГОСТ Р 54650-2011). Моделировали четыре почвенных фона (табл. 2).

Таблица 2

Схема опытов
Scheme of experiments

Стрессор	Почвенный фон			
	Контрольный	С кадмием	Кислый	Засуха
Cd (подвижная форма), мг/кг	0,036±0,004	19,2±0,5	0,706±0,018	0,036±0,004
pH солевой вытяжки из почв	6,8±0,1	4,6±0,1	4,6±0,1	6,8±0,1
Атмосферные осадки	Без изоляции			Изоляция

В качестве модельного токсиканта при загрязнении почвы кадмием использовали дигидрат ацетата кадмия(II) $\text{Cd}(\text{CH}_3\text{COO})_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. Уровень содержания подвижных соединений кадмия, внесенных искусственным образом, в почве кадмиевого фона составил 19 ОДК (Сан-Пин 1.2.3685-21). Исходное содержание кадмия в почве кислого фона составляло 0,706 мг/кг, что значительно превышало (в 20 раз) показатели контрольной почвы и почвы, испытывающей засуху, но не достигало значений ОДК согласно действующим санитарным нормам. Разный уровень содержания кадмия в почвах этих вариантов был обусловлен разным уровнем кислотности (рН 4,6 и 6,8), что влияло на подвижность соединений кадмия в этих условиях. Кратковременная засуха обеспечивалась пленочным покрытием вегетационной емкости в межфазный период развития растений «выход в трубку – начало колошения».

Выращивание растений осуществляли в естественных условиях. В период длительного отсутствия атмосферных осадков осуществляли полив растений водопроводной водой. Исключение составлял засушливый фон в сроки моделирования засухи.

На стадии колошения с 20 случайных растений ячменя срезали подфлаговый лист для исследования параметров роста (длина, площадь), определения содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды) и фенольных соединений (ФС).

Измерение длины и площади листьев проводили автоматизированным способом по фотоснимкам с помощью программы Image J. Определение содержания антиоксидантов осуществляли спектрофотометрическим методом. Для извлечения пигментов из листьев использовали 100 %-й ацетон [12]. Свободные ФС экстрагировали 70 %-м этиловым спиртом при температуре 5 °С в течение 16 ч, общие (сумма) ФС, в том числе связанные с клеточной стенкой, – раствором гидроксида натрия (2 н.) при температуре 80 °С в течение 2 ч. Содержание ФС было стандартизовано по галловой кислоте [13].

Реакции различных генотипов на почвенные условия были проанализированы с помощью дисперсионного анализа. Данные представляли в виде средних значений \pm стандартное отклонение. Разные буквы в таблице 3 указывают на значительную разницу при $p < 0,05$ по критерию LSD (наименьшее значимое различие). Взаимосвязи между признаками выявляли с помощью

корреляционного анализа, доступного в MS Excel.

Результаты и их обсуждение. В ходе исследования было установлено, что генотип (F-Ratio 7,3–7,8) оказывал наибольшее по сравнению с почвенным фоном (F-Ratio 2,8) влияние на морфометрические характеристики подфлагового листа (см. табл. 3).

Среди исследованных стрессоров засуха в большей степени ограничивала рост листьев. Снижение длины листа при засухе составило 8 % по сравнению с кислым фоном, длины и площади – 8 и 16 % по сравнению с кадмиевым фоном. Однако различия с контролем не были статистически достоверными, что указывало на отсутствие выраженного угнетающего действия заявленных абиотических факторов, в том числе кадмия, на рост листьев. Аналогичные результаты были описаны в работе Vassilev et al. [14], которые исследовали физиологическую реакцию ячменя на загрязнение почвы кадмием в концентрации 45 мг/кг. Визуальные признаки фитотоксичности в этом случае наблюдали только на уровне корневой системы, они связаны с большим (в 10 раз), чем в надземной массе, накоплением токсиканта в растительной ткани.

В наших исследованиях, независимо от почвенного фона, наибольшей длиной листа характеризовался исходный сорт. Регенеранты по данному показателю уступали исходному сорту. По площади от исходного сорта отличался только один регенерант – RA-ПЭГ. Для него фиксировали самые низкие значения исследуемого параметра, в том числе за счет наличия скрученности листьев. Следует отметить, что скрученность листьев у ячменя чаще всего рассматривается как симптом нехватки воды и ассоциируется с адаптацией к дефициту влаги [15]. В представленной работе скрученность листьев у RA-ПЭГ наблюдали на всех почвенных фонах, что свидетельствовало о стабильности данного признака в процессе целенаправленного отбора *in vitro* на селективной среде с осмотиком (ПЭГ 6000). В литературе аналогичные признаки были описаны при отборе перспективных генотипов риса (*Oryza sativa* L.) [16].

Площадь листьев характеризовалась более высоким коэффициентом вариации (C_v) – 27,8–42,2 %, чем длина (16,9–24,1 %). При этом максимальная ее вариабельность зафиксирована на почвенном фоне с кадмием ($C_v = 42,2$ %). Наибольшая изменчивость данного показателя была присуща регенеранту RA-ПЭГ ($C_v = 36,6$ %).

Таблица 3

Изменчивость параметров подфлагового листа ячменя в зависимости от почвенного фона и генотипа
Variability of barley subflag leaf parameters depending on soil light and genotype

Градации фактора	Морфометрические				Биохимические									
	Длина		Площадь		Пигменты						Фенольные соединения			
					Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>		Каротиноиды		Свободные		Сумма	
	\bar{X} , см	C_v , %	\bar{X} , см ²	C_v , %	\bar{X} , мг/г	C_v , %	\bar{X} , мг/г	C_v , %	\bar{X} , мг/г	C_v , %	\bar{X} , мг/г	C_v , %	\bar{X} , мг/г	C_v , %
Фактор А (почвенный фон)														
Контроль	10,6 ^{ab}	19,1	4,8 ^{ab}	31,7	2,9 ^a	30,7	1,2 ^a	36,5	0,8 ^a	26,6	4,9 ^b	9,2	14,9 ^b	9,9
С кадмием	11,3 ^b	24,1	5,2 ^b	42,2	2,9 ^a	42,3	1,8 ^b	43,3	0,7 ^a	28,9	4,5 ^a	7,7	14,9 ^b	8,1
Кислый	11,3 ^b	20,1	4,8 ^{ab}	31,2	3,7 ^a	30,9	1,5 ^{ab}	32,1	0,7 ^a	25,7	4,5 ^a	9,5	14,0 ^{ab}	7,7
Засуха	10,5 ^a	16,9	4,5 ^a	27,8	3,3 ^a	31,3	1,3 ^{ab}	36,0	0,8 ^a	27,4	4,4 ^a	10,5	13,1 ^a	10,7
<i>F-Ratio</i>	2,8*		нз		22,6*		43,9*		6,1*		3,9*		6,9*	
Фактор Б (генотип)														
Исходный сорт	11,9 ^b	19,8	5,2 ^b	32,2	2,2 ^a	15,2	0,9 ^a	15,9	0,5 ^a	21,7	4,5 ^a	9,7	12,9 ^a	9,8
RA-Cd	10,6 ^a	19,8	4,9 ^b	32,5	3,2 ^b	42,4	1,9 ^c	32,6	0,7 ^b	28,7	4,4 ^a	8,0	14,4 ^b	9,6
RA-AI	10,8 ^a	19,8	5,1 ^b	31,3	3,7 ^b	27,2	1,5 ^b	32,2	0,8 ^{bc}	10,4	4,3 ^a	8,7	14,7 ^b	9,2
RA-ПЭГ	10,3 ^a	19,7	4,0 ^a	36,6	3,8 ^b	20,1	1,5 ^b	21,1	0,9 ^c	9,6	4,9 ^b	9,3	14,8 ^b	8,1
<i>F-Ratio</i>	7,3*		7,84*		81,9*		157,6*		95,4*		6,2*		6,9*	
Взаимосвязь факторов (А×Б)														
<i>F-Ratio</i>	нз		нз		47,4*		41,5*		17,3*		нз		нз	

Примечание: * – средние значения статистически различаются при $P = 0,05$; нз – средние значения статистически не различаются при $P = 0,05$.

Согласно данным литературы, сокращение площади листа при засухе часто связано с уменьшением удлинения размера его эпидермальных клеток [17]. При низком давлении тургора осмотически обусловленное расширение клеток становится ограниченным, что в итоге приводит к снижению урожайности [15]. Уменьшение листовой площади более характерно для засухоустойчивых сортов [18]. В представленной работе в условиях засухи ячмень не развивал значительно большую площадь подфлаго-

вого листа, что, возможно, также связано со снижением эвапотранспирации [11], но в дальнейшем позволило сохранить продуктивность.

В наших исследованиях длина подфлагового листа положительно коррелировала с продуктивностью ($r = 0,49$) только на кислом фоне, в то время как на почвенном фоне с кадмием и при засухе наблюдалась отрицательная корреляция между продуктивностью и площадью листа ($r = -0,48$ и $r = -0,75$ соответственно) (табл. 4).

Таблица 4

**Корреляционные связи продуктивности
с морфометрическими параметрами оценки подфлагового листа**
Correlation links between productivity and morphometric parameters of subflag leaf assessment

Параметр листа	Почвенный фон			
	Контрольный	С кадмием	Кислый	Засуха
Длина	-0,26	0,03	0,49	-0,17
Площадь	-0,03	-0,48	0,12	-0,75
	Генотип			
	Исходный сорт	RA-Cd	RA-AI	RA-ПЭГ
Длина	0,77	0,16	-0,39	0,99
Площадь	0,75	0,19	-0,87	0,82

У исходного сорта ($r 0,77-0,75$) и регенеранта RA-ПЭГ ($r 0,99-0,82$) изменение длины и площади листьев было более мобильным параметром, тесно связанным с продуктивностью. При изменении условий роста продуктивность регенерантов RA-Cd в меньшей степени определялась морфометрическими характеристиками. RA-AI демонстрировал обратную связь площади листа и продуктивности.

Следующим этапом работы явилась оценка содержания пигментов в листьях. Использование данного показателя в качестве критерия отбора стрессоустойчивых сортов было связано с тем, что фотосинтетические пигменты, наряду с участием в процессе фотосинтеза, выполняют роль антиоксидантов [19, 20]. Результаты исследования выявили значительное влияние на данный параметр оценки как генотипа (F-Ratio 6,2–157,6), так и почвенного фона (F-Ratio 6,2–43,9). В отличие от длины и площади листа, влияние генотипа на содержание фотосинтетических пигментов, существенно определялось условиями его роста (F-Ratio 17,3...47,4). Однако не все пигменты были чувствительны к абиотическим стрессорам. Так, содержание хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях на различ-

ных почвенных фонах статистически не различалось, что согласовывалось с результатами сохранения продуктивности генотипов при засухе: снижение длины и площади листьев компенсировалось накоплением пигментов на уровне значений, характерных для нестрессированных растений. Одним из объяснений выявленного эффекта может быть увеличение удельной эффективности фотосинтеза в листьях при засухе [21].

Содержание хлорофилла *b* изменялось в зависимости от условий почвенной среды. Так, загрязнение почвы кадмием сопровождалось увеличением данного показателя на 50 % по сравнению с контролем. Для этого же почвенного фона регистрировали самую высокую среди исследованных абиотических стрессов вариабельность содержания пигментов ($C_v 28,9-43,3 \%$). Согласно данным научной литературы, растения ячменя могут справляться с низкоуровневым стрессом, вызванным кадмием [22]. Кадмий, как показано на примере различных растений, может оказывать неоднозначное влияние на фотосинтез в зависимости от его концентрации [23]. В низких (5–20 мг/кг) он может стимулировать фотосинтетические процес-

сы, тогда как при высоких концентрациях (50–100 мг/кг) его воздействие становится ингибирующим [24]. Различия в ответных реакциях также можно связать с разной чувствительностью фотосинтетических пигментов к кадмию. Например, в гидропонной культуре декоративных растений показано, что уровень хлорофилла *a* достоверно снижается только при уровне кадмия в среде 100 мг, в то время как содержание хлорофилла *b* статистически не отличается от контроля при уровне 10–100 мг [25].

Независимо от почвенных условий, исходный сорт имел более низкое по сравнению с регенерантами содержание фотосинтетических пигментов в подфлаговом листе. Различие между этими генотипами в содержании хлорофилла *a* составило 45–73 %; хлорофилла *b* – 67–110 %; каротиноидов – 40–80 %. Среди исследованных генотипов наибольшая изменчивость в содержании пигментов в подфлаговом листе отмечена у RA-Cd, что, вероятно, указывает на наличие у данного генотипа адаптационных механизмов, связанных с фотосинтезом.

Важное значение в повышении адаптационного потенциала растений имеет фенольный синтез. Помимо различных физиологических функций в растениях, ФС способны удалять избыток активных форм кислорода, что позволяет растениям справляться со стрессорами [26]. Ответная реакция на стресс может обеспечиваться как связанными с гликозидами ФС, потенциально участвующими в процессах лигнификации, так и их свободной фракцией [27]. Общее содержание ФС, в отличие от фотосинтетических пигментов, в равной степени определялось как генотипом, так и почвенными условиями, что подтверждалось равными значениями F-Ratio (6,9). К числу стрессоров, в наибольшей степени ограничивающих накопление ФС в подфлаговом листе, относилась засуха. Разница с контролем составила 14 %. Также при засухе отмечали наибольшую неоднородность генотипов по общему содержанию ФС в листьях ($C_v = 10,7$ %). Учитывая, что ФС клеточной стенки делают ее менее эластичной, более плотной и жесткой [28], снижение общего содержания ФС в подфлаговом листе при засухе указывало на большую предрасположенность генотипов к

скручиванию листьев как одному из способов выживания растений в данных условиях.

Наименьшим суммарным содержанием ФС в листьях характеризовался исходный сорт. Его разница с регенерантами по данному параметру составила от 12 до 15 %. Согласно данным литературы, более высокий уровень накопления ФС является признаком большей адаптированности генотипов к стрессовым условиям [29]. В связи с этим регенеранты по сравнению с исходным генотипом следует считать более устойчивыми к стрессовым факторам.

В отличие от суммы, содержание свободной фракции ФС в листьях ячменя в большей степени определялось генотипом. Наибольшим содержанием ФС характеризовался RA-ПЭГ. Разница с исходным генотипом и прочими регенерантами по свободной фракции ФС составила 12–19 %. Усредненные значения содержания свободных ФС в листьях на контрольном фоне были выше, чем в условиях абиотических стрессов, на 9–10 % и противопоставлялись данным по общему содержанию ФС, что частично затруднило их интерпретацию. Одна из причин ее возникновения обусловлена неуточненностью химической структуры ФС при их определении [30].

Заключение. Таким образом, установлено сложное взаимодействие генотипических и средовых факторов, которые оказывают влияние на морфологические и биохимические показатели листьев ячменя. Исходный сорт в большинстве случаев превосходил регенеранты по длине и площади листа, независимо от почвенного фона, однако при отрицательной корреляции с продуктивностью. На почвенных стрессовых фонах регенеранты обладали более высоким антиоксидантным потенциалом, диагностируемым по содержанию фотосинтетических пигментов и ФС в листьях, что привело к повышению продуктивности регенерантных генотипов в этих условиях по сравнению с исходной формой. Среди исследуемых генотипов выделялся регенерант RA-ПЭГ, характеризующийся в условиях засухи большим преимуществом по исследуемым параметрам. Снижение площади листа у RA-ПЭГ расценивали как проявление адаптационного механизма.

Список источников

1. Akar T., Avci M., Dusunceli F. Barley: Post Harvest Operations. Turkey: The Central Research Institute for Field Crops. 64 p.
2. Галицкая Ю.Н., Ткач Д.Г. Современное состояние и перспективы зерновой отрасли России // Экономика и бизнес: теория и практика. 2025. № 3. С. 61–65. DOI: 10.24412/2411-0450-2025-3-61-65. EDN: R MUUFU.
3. Yadav S., Sharma K.D. Molecular and morphophysiological analysis of drought stress in plants. In: Plant Growth. London: Intech Open, 2016. Vol. 10. DOI: 10.5772/65246.
4. Круглова Н.Н., Сельдиминова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138, № 3. С. 283–293. DOI: 10.7868/S0042132418030067. EDN: XUKMZF.
5. Луговцова С.Ю., Ступко В.Ю. Оценка стабильности линий регенерантов ячменя в рамках текущего селекционного процесса // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 5. С. 26–32. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-82-5-26-32. EDN: FPQVDN.
6. Товстик Е.В., Шуплецова О.Н., Щенникова И.Н. Генотипическая реакция ячменя на повышенное содержание кадмия в почве // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2023. Т. 53, № 7. С. 13–21. DOI: 10.26898/0370-8799-2023-7-2. EDN: NHUPCP.
7. Щенникова И.Н., Шуплецова О.Н., Кокина Л.П. Биотехнология в создании сортов ярового ячменя // Российская сельскохозяйственная наука. 2022. № 3. С. 28–32. DOI: 10.31857/S2500262722030061. EDN: GCEZKP.
8. Batalova G.A., Lisitsyn E.M. Correlation analysis of the parameters of oats assimilation apparatus and productivity elements // Nexo Scientific Journal. 2021. Vol. 34 (01). P. 379–389. DOI: 10.5377/nexo.v34i01.11315.
9. Nowak R., Szczepanek M., Błaszczyk K., et al. Response of photosynthetic efficiency parameters and leaf area index of alternative barley genotypes to increasing sowing density // Scientific Reports. 2024. Vol. 14. Art. 29779. DOI: 10.1038/s41598-024-81783-3. EDN: DYPJBM.
10. Rucińska-Sobkowiak R. Water relations in plants subjected to heavy metal stresses // Acta Physiologiae Plantarum. 2016. Vol. 38. P. 1–13. DOI: 10.1007/s11738-016-2277-5. EDN: XTULBZ.
11. Jia Q., Wang Y.P. Relationships between Leaf Area Index and Evapotranspiration and Crop Coefficient of Hilly Apple Orchard in the Loess Plateau // Water. 2021. Vol. 13 (14). Art. 1957. DOI: 10.3390/w13141957. EDN: MEVVBB.
12. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. P. F4.3.1–F4.3.8. DOI: 10.1002/0471142913.faf0403s01.
13. Шеромов А.М., Товстик Е.В., Шуплецова О.Н. Валидация методики определения свободных и связанных полифенолов в растениях ячменя методом спектрофотометрии // Экобиотех. 2024. Т. 7, № 2. С. 80–85. DOI: 10.31163/2618-964X-2024-7-2-80-85. EDN: ABQUAL.
14. Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare*) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // Environmental Pollution. 1998. Vol. 103, is. 2-3. P. 287–293. DOI: 10.1016/S0269-7491(98)00110-9. EDN: ABYFAJ.
15. Elakhdar A., Solanki S., Kubo T., et al. Barley with improved drought tolerance: Challenges and perspectives // Environmental and Experimental Botany. 2022. Vol. 201. Art. 104965. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2022.104965. EDN: JMJWGM.
16. Ahmad M.S.A., Javed F., Ashraf M. Iso-osmotic effect of NaCl and PEG on growth, cations and free proline accumulation in callus tissue of two indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes // Plant Growth Regul. 2007. Vol. 53. P. 53–63. DOI: 10.1007/s10725-007-9204-0. EDN: AXHODI.
17. Shellakkutti N., Thangamani P.D., Suresh K., et al. Cuticular transpiration is not affected by enhanced wax and cutin amounts in response to osmotic stress in barley // Physiologia Plantarum. 2022. Vol. 174, is. 4. Art. e13735. DOI: 10.1111/ppl.13735. EDN: KGVGXB.

18. Toulotte J.M., Pantazopoulou C.K., Sanclemente M.A., et al. Water stress resilient cereal crops: Lessons from wild relatives // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2022. Vol. 64, is. 2. P. 412–430. DOI: 10.1111/jipb.13222. EDN: FWXLFL.
19. Федорова Д.Г., Галактионова Л.В. Анализ изменчивости морфометрических и физиологических показателей зерновых культур при использовании биоудобрения // *Зерновое хозяйство России*. 2024. Т. 16, № 1. С. 89–96. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-90-1-89-96. EDN: CIZPPF.
20. Федорова Д.Г., Назарова Н.М., Укенов Б.С. Активность фотосинтетических пигментов и антиоксидантной системы у подсолнечника в условиях стресса от засухи // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024. Т. 185, № 3. С. 71–77. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77. EDN: SUBRYZ.
21. Szczepanek M., Nowak R., Błaszczyk K. Physiological and Agronomic Characteristics of Alternative Black Barley Genotypes (*Hordeum vulgare* var. *nigricans* and *H. v.* var. *rimpaiu*) under Different Hydrothermal Conditions of the Growing Seasons // *Agriculture*. 2023. Vol. 13. Art. 2033. DOI: 10.3390/agriculture13102033. EDN: HJLKIK.
22. Özyiğit İ.İ., Abakirova A., Hocaoglu-özyiğit A., et al. Cadmium stress in barley seedlings: Accumulation, growth, anatomy and physiology // *International Journal of Life Sciences and Biotechnology*. 2021. Vol. 4 (2). P. 204–223. DOI: 10.38001/ijlsb.833611. EDN: LCUNOF.
23. Burton K.W., King J.B., Morgan E. Chlorophyll as an indicator of the upper critical tissue concentration of cadmium in plants // *Water, Air, and Soil Pollution*. 1986. Vol. 27, is. 1-2. P. 147–154. DOI: 10.1007/bf00464777. EDN: KEMYYJ.
24. Hongyi Z., Juelan G., Qing L., et al. Effects of cadmium stress on growth and physiological characteristics of sassafras seedlings // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, N 1. Art. 9913. DOI: 10.1038/s41598-021-89322-0. EDN: NWCWFC.
25. Muhammad L., Salahuddin K.A., Zhou Y., et al. Physiological and Ultrastructural Changes in *Dendranthema morifolium* Cultivars Exposed to Different Cadmium Stress Conditions // *Agriculture*. 2023. Vol. 13. Art. 317. DOI: 10.3390/agriculture13020317. EDN: SIEWYK.
26. Tuladhar P., Sasidharan S., Saudagar P. Role of phenols and polyphenols in plant defense response to biotic and abiotic stresses // *Biocontrol Agents and Secondary Metabolites. Applications and Immunization for Plant Growth and Protection*. 2021. P. 419–441. DOI: 10.1016/B978-0-12-822919-4.00017-X.
27. Elguera J.C.T., Barrientos E.Y., Wrobel K., et al. Effect of cadmium (Cd(II)), selenium (Se(IV)) and their mixtures on phenolic compounds and antioxidant capacity in *Lepidium sativum* // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2013. Vol. 35. P. 431–441. DOI: 10.1007/s11738-012-1086-8. EDN: HQFHXC.
28. Hura T., Hura K., Ostrowska A., et al. Non-rolling flag leaves use an effective mechanism to reduce water loss and light-induced damage under drought stress // *Annals of Botany*. 2022. Vol. 130, is. 3. P. 393–408. DOI: 10.1093/aob/mcac035. EDN: ATMVPF.
29. Janczak-Pieniazek M., Cichonski J., Michalik P., et al. Effect of heavy metal stress on phenolic compounds accumulation in winter wheat plants // *Molecules*. 2023. Vol. 28 (1). Art. 241. DOI: 10.3390/molecules28010241. EDN: IUDTMX.
30. Šamec D., Karalija E., Šola I., et al. The Role of Polyphenols in Abiotic Stress Response: The Influence of Molecular Structure // *Plants*. 2021. Vol. 10. Art. 118. DOI: 10.3390/plants10010118. EDN: UYGTDI.

References

1. Akar T, Avci M, Dusunceli F. Barley: Post Harvest Operations. Turkey: The Central Research Institute for Field Crops. 64 p.
2. Galickaya YuN, Tkach DG. The current state and prospects of the russian grain industry. *Economy and Business: Theory and Practice*. 2025;3(121):61-65. (In Russ.). DOI: 10.24412/2411-0450-2025-3-61-65. EDN: RMUUFU.
3. Yadav S, Sharma KD. Molecular and morphophysiological analysis of drought stress in plants. In: *Plant Growth*. London: Intech Open; 2016. Vol. 10. DOI: 10.5772/65246.

4. Kruglova NN, Seldimirova OA, Zinatullina AE. Callus as a model system for studying plant stress resistance to abiotic factors (using cereals as an example). *Advances Current Biology*. 2018. 138(3):283-293. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0042132418030067. EDN: XUKMZF.
5. Lugovtsova SYu, Stupko VYu. Estimation of the stability of barley regenerated lines within the current breeding process. *Grain Economy of Russia*. 2022;5:26-32. (In Russ.). DOI: 10.31367/2079-8725-2022-82-5-26-32. EDN: FPQVDN.
6. Tovstik EV, Shupletsova ON, Shchennikova IN. Genotypical response of barley to increased cadmium content in soil. *Siberian herald of agricultural science*. 2023;53(7):13-21. (In Russ.). DOI: 10.26898/0370-8799-2023-7-2. EDN: NHUPCP.
7. Shchennikova IN, Shupletsova ON, Kokina LP. Biotechnology in the creation of spring barley varieties. *Russian agricultural science*. 2022;3:28-32. (In Russ.). DOI: 10.31857/S2500262722030061. EDN: GCEZKP.
8. Batalova GA, Lisitsyn EM. Correlation analysis of parameters of the assimilation apparatus of oats and productivity elements. *Nexo Scientific Journal*. 2021;34(01):379-389. DOI: 10.5377/nexo.v34i01.11315.
9. Nowak R, Szczepanek M, Błaszczyk K, et al. Response of photosynthetic efficiency parameters and leaf area index of alternative barley genotypes to increasing sowing density. *Scientific Reports*. 2024;14:29779. DOI: 10.1038/s41598-024-81783-3. EDN: DYPJBM.
10. Rucińska-Sobkowiak R. Water relations in plants subjected to heavy metal stresses. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38:1-13. DOI: 10.1007/s11738-016-2277-5. EDN: XTULBZ.
11. Jia Q, Wang YP. Relationships between Leaf Area Index and Evapotranspiration and Crop Coefficient of Hilly Apple Orchard in the Loess Plateau. *Water*. 2021;13(14):1957. DOI: 10.3390/w13141957. EDN: MEVVBB.
12. Lichtenthaler HK, Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001: F4.3.1–F4.3.8. DOI: 10.1002/0471142913.faf0403s01.
13. Sheromov AM, Tovstik EV, Shupletsova ON. Validation of a method for determining free and bound polyphenols in barley plants by spectrophotometry. *Ekobiotehkh*. 2024;7(2):80-85. (In Russ.). DOI: 10.31163/2618-964X-2024-7-2-80-85. EDN: ABQUAL.
14. Vassilev A, Tsonev T, Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare*) to cadmium contamination in soil during ontogenesis. *Environmental Pollution*. 1998;103(2-3):287-293. DOI: 10.1016/S0269-7491(98)00110-9. EDN: ABYFAJ.
15. Elakhdar A, Solanki S, Kubo T, et al. Barley with improved drought tolerance: Challenges and perspectives. *Environmental and Experimental Botany*. 2022;201:104965. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2022.104965. EDN: JMJWGM.
16. Ahmad MSA, Javed F, Ashraf M. Iso-osmotic effect of NaCl and PEG on growth, cations and free proline accumulation in callus tissue of two indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Plant Growth Regul.* 2007;53:53-63. DOI: 10.1007/s10725-007-9204-0. EDN: AXHODI.
17. Shellakkutti N, Thangamani PD, Suresh K, et al. Cuticular transpiration is not affected by enhanced wax and cutin amounts in response to osmotic stress in barley. *Physiologia Plantarum*. 2022;174(4):e13735. DOI: 10.1111/ppl.13735. EDN: KGVGXB.
18. Toulotte JM, Pantazopoulou CK, Sanclemente MA, et al. Water stress resilient cereal crops: Lessons from wild relatives. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2022;64(2):412-430. DOI: 10.1111/jipb.13222. EDN: FWXLFL.
19. Fedorova DG, Galaktionova LV. Analysis of the variability of morphometric and physiological parameters of grain crops when using biofertilizers. *Grain Economy of Russia*. 2024;16(1):89-96. (In Russ.). DOI: 10.31367/2079-8725-2024-90-1-89-9624. EDN: CIZPPF.
20. Fedorova DG, Nazarova NM, Ukenov BS. Activity of photosynthetic pigments and the antioxidant system in sunflower under drought stress. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2024;185(3):71-77. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77. EDN: SUBRYZ.
21. Szczepanek M, Nowak R, Błaszczyk K. Physiological and Agronomic Characteristics of Alternative Black Barley Genotypes (*Hordeum vulgare* var. *nigricans* and *H. v. var. rimpai*) under Different Hy-

- drothermal Conditions of the Growing Seasons. *Agriculture*. 2023;13:2033. DOI: 10.3390/agriculture13102033. EDN: HJLKIK.
22. Özyiğit İİ, Abakirova A, Hocaoglu-özyiğit A, et al. Cadmium stress in barley seedlings: Accumulation, growth, anatomy and physiology. *International Journal of Life Sciences and Biotechnology*. 2021;4(2):204-223. DOI: 10.38001/ijlsb.833611. EDN: LCUNOF.
23. Burton KW, King JB, Morgan E. Chlorophyll as an indicator of the upper critical tissue concentration of cadmium in plants. *Water, Air, and Soil Pollution*. 1986;27(1-2):147-154. DOI: 10.1007/bf00464777. EDN: KEMYYJ.
24. Hongyi Z, Juelan G, Qing L, et al. Effects of cadmium stress on growth and physiological characteristics of sassafras seedlings. *Scientific reports*. 2021;11(1):9913-11:9913. DOI: 0.1038/s41598-021-89322-0. EDN: NWCWFC.
25. Muhammad L, Salahuddin KA, Zhou Y, et al. Physiological and Ultrastructural Changes in *Dendranthema morifolium* Cultivars Exposed to Different Cadmium Stress Conditions. *Agriculture*. 2023;13:317. DOI: 10.3390/agriculture13020317. EDN: SIEWYK.
26. Tuladhar P, Sasidharan S, Saudagar P. Role of phenols and polyphenols in plant defense response to biotic and abiotic stresses. Biocontrol Agents and Secondary Metabolites. *Applications and Immunization for Plant Growth and Protection*. 2021:419-441. DOI: 10.1016/B978-0-12-822919-4.00017-X.
27. Elguera JCT, Barrientos EY, Wrobel K, et al. Effect of cadmium (Cd(II)), selenium (Se(IV)) and their mixtures on phenolic compounds and antioxidant capacity in *Lepidium sativum*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2013;35:431-441. DOI: 10.1007/s11738-012-1086-8. EDN: HQFHXC.
28. Hura T, Hura K, Ostrowska A, et al. Non-rolling flag leaves use an effective mechanism to reduce water loss and light-induced damage under drought stress. *Annals of Botany*. 2022;130(3):393-408. DOI: 10.1093/aob/mcac035. EDN: ATMVPF.
29. Janczak-Pieniazek M, Cichonski J, Michalik P, et al. Effect of heavy metal stress on phenolic compounds accumulation in winter wheat plants. *Molecules*. 2023;28(1):241. DOI: 10.3390/molecules28010241. EDN: IUDTMX.
30. Šamec D, Karalija E, Šola I, et al. The Role of Polyphenols in Abiotic Stress Response: The Influence of Molecular Structure. *Plants*. 2021;10:118. DOI: 10.3390/plants10010118. EDN: UYGTDI.

Статья принята к публикации 14.10.2025 / The article accepted for publication 14.10.2025.

Информация об авторах:

Евгения Владимировна Товстик, доцент кафедры фундаментальной химии и методики обучения химии; научный сотрудник лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, кандидат биологических наук, доцент

Ольга Наумовна Шуплецова, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологических методов селекции сельскохозяйственных растений, доктор биологических наук, доцент

Information about the authors:

Evgeniya Vladimirovna Tovstik, Associate Professor at the Department of Fundamental Chemistry and Chemistry Teaching Methods; Researcher at the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor

Olga Naumovna Shupletsova, Leading Researcher at the Laboratory of Biotechnological Methods of Agricultural Plant Breeding, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor

