

ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ (ОБЗОРНАЯ)

© 2018 Н.В. Гулаева¹, Ю.В. Чесноков², С.Н. Шевченко¹, А.А. Зуева¹, А.И. Менибаев¹

¹ ФГБНУ Самарский НИИСХ, п. Безенчук, Самарская обл.

² ФГБНУ Агрофизический НИИ, Санкт-Петербург

Статья поступила в редакцию 15.11.2018

В последнее время в практической работе селекционера все более широкое применение находит маркер-ассоциированный отбор (marker assisted selection - MAS) – использование ДНК-маркеров, тесно сцепленных с локусами, детерминирующими агрономически важные признаки, что позволяет достоверно вести отбор по генотипу, исключая фактор влияния окружающей среды. С их помощью составлены подробные молекулярные карты генома человека и десятков видов растений и животных, на которые нанесены важнейшие гены, определяющие рост и развитие организмов, морфологические признаки, устойчивость к заболеваниям и другие свойства. Молекулярные маркеры широко используются в эволюционной, сравнительной, классической и многих других сферах генетики и геномики. Они позволяют устанавливать генетическую основу фенотипической изменчивости и разрабатывать стратегии по идентификации локусов хромосом, определяющих проявление количественных генов, так называемых QTL (анг. quantitative trait loci). в филогенетических исследованиях, появляются новые более точные методы паспортизации пород животных и сортов растений. Использование молекулярных маркеров позволяет значительно ускорять процесс селекции (Алтухов и др., 2002; Банникова, 2004; Сулимова, 2004; Смарагдов, 2009; Матвеева и др., 2011; Хлесткина, 2013). Использование молекулярных маркеров расширило пределы возможностей получения результата в биологии и сельскохозяйственном производстве с конца второй половины XX в. В области эволюционной генетики применение молекулярных маркеров при сравнительном картировании позволяет локализовать геномные структурные изменения, которые произошли в процессе диверсификации родов и семейств растений. В классической генетике с помощью молекулярных маркеров стало возможным систематически анализировать факторы, влияющие на частоту и спектр генетической рекомбинации, а в популяционной генетике не только определять генетическое разнообразие, но и измерять существующий дрейф генов. Молекулярные и иные генетические маркеры нашли свое применение и в количественной генетике. Они позволяют устанавливать генетическую основу фенотипической изменчивости и разрабатывать стратегии по идентификации локусов хромосом, определяющих проявление количественных генов, так называемых QTL. Кроме того, генетические маркеры дали толчок развитию такого практического направления, как маркерная помощь селекции, которая уже сегодня стала действенным орудием по улучшению хозяйственно ценных качеств возделываемых растений и сельскохозяйственных животных (Чесноков, 2013).

Ключевые слова: молекулярные маркеры, селекция, пшеница.

DOI: 10.24411/1990-5378-2018-00087

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярные маркеры – это небольшие сегменты ДНК, которые расположены в непосредственной близости от гена (или нескольких генов), придающего растению желаемое свойство – например, большую засухоустойчивость, – которое селекционер хочет сформировать у

нового сорта сельскохозяйственной культуры.

Анализ небольшого фрагмента ткани растения, например, взятого из посева нового его генотипа, в отношении которой проводится отбор, при использовании маркеров в качестве индикаторов («флагов») позволяет селекционеру понять, имеется ли желаемый ген в новом растении. Если такой ген отсутствует, селекционер может сразу же перейти к анализу следующего растения. (<http://mrmarker.ru/p/page.php>).

MAS - Использование ДНК-маркеров, тесно сцепленных с локусами, детерминирующими агрономически важные признаки, в качестве замены этих локусов в процессе отбора определённых генотипов

Основано на предположении: Маркеры могут достоверно предсказать фенотип.

С. Тэнксли был первым и среди тех, кто оценил потенциальные преимущества отбора по генотипу и в 1983 г. одновременно с Жаком Бек-

Гулаева Надежда Васильевна, научный сотрудник.
E-mail: gulaewanw@mail.ru

Чесноков Юрий Валентинович, доктор биологических наук, директор. E-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Шевченко Сергей Николаевич, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, директор. E-mail: samniish@mail.ru

Зуева Анастасия Александровна, младший научный сотрудник лаборатории генетики и селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: samniish@mail.ru

Менибаев Асхат Исмаилович, младший научный сотрудник лаборатории генетики и селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: samniish@mail.ru

маном предложил использовать ДНК-маркеры в селекции (Beckmann, Soller, 1983; Burr et al., 1983; Tanksley 1983; Хлесткина 2013).

В настоящее время селекция с использованием молекулярных маркеров активно проводится во многих развитых странах. Так во Франции с использованием молекулярных маркеров Lr-генов были созданы линии пшеницы с генами Lr1, Lr24 и Lr17 (Nocente et al., 2007); линии с генами Lr24, Lr25, Lr28, Lr29, Lr35 и Lr37 – в Венгрии (Vida et al., 2009); линии с генами Lr24 и Lr19 в – Чехии (Slikova et al., 2004).

ОБЛАСТИ ПРИМЕНЕНИЯ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ

Преимущества использования ДНК-маркеров и применение в селекции растений.

Анализ ДНК, который напрямую характеризует геном, а не его фенотипическое проявление, может дать устойчивые характеристики растения, нейтральные по отношению к среде обитания и практически пригодные для идентификации генотипов, регистрации сортов и маркирования хозяйственно-ценных генов и признаков (<http://vir.nw.ru/test/vir.nw/2014>).

Число ДНК-маркеров во много раз превосходит потенциал изоферментов или запасных белков. Кроме того, проявление их нейтрально по отношению к фенотипу, не является тканеспецифичным и их можно обнаружить на любой стадии развития растений (Хавкин Э.Е., 1997; Конарев В.Г., 2002; Чесноков Ю.В., 2013).

Таким образом, перед традиционными методами селекции «MAS» имеет следующие преимущества:

- ускорение процесса селекции и экономия трудовых и материальных ресурсов;
- возможность работы с признаками с трудоемким скринингом, а также с количественными признаками, имеющими полигенную природу;
- получение независимого отбора (отсутствует эффект среды, независимость от этапа селекции, например при отборе на качество зерна);
- повышенная эффективность при скрещивании (возможность различать на отдельных растениях гомозиготы и гетерозиготы, контроль рецессивной аллели в гетерозиготе при беккроссировании).

Важнейшие области использования ДНК – маркеров в селекции растений:

- оценка чистоты/ идентичности сортового материала и оценка генетического разнообразия современных сортов;
- идентификация генотипов;
- хромосомная локализация и картирование генов и локусов количественных признаков (QTL);

- подбор родительских пар при скрещивании и оценка потомства;

- интрогрессия генов/ QTLs в различных схемах MAS;

- пирамидирование генов, т.е. объединение в одном генотипе нескольких генов, контролирующих один и тот же признак; использование молекулярных маркеров позволяет идентифицировать растения, имеющие более одного гена устойчивости, а также выявлять генотипы, содержащие комбинации генов, на ранних стадиях, например в популяциях F_2 (Давоян, Беспалова, 2014);

- селекция признаков с количественным наследованием (Сюков, Чесноков, 2013; Хавкин, 1997).

Среди различных сфер применения ДНК – маркеров первыми получили признание и широкое распространение методы идентификации генотипов (метод отпечатков пальцев – fingerprinting) (Хавкин Э.Е., 1997).

На сегодняшний день, молекулярные маркеры успешно применяются, во-первых, для классификации генетических коллекций, эколого-физиологической группировки сортов и форм сельскохозяйственных культур и поиска благоприятных аллелей среди стародавних сортов культурных растений и их дикорастущих сородичей при создании новых селекционно-ценных форм; во-вторых, для генетической паспортизации и сертификации качества элитного семенного материала и идентификации сортов, установления степени родства между генотипами, построения родословных и подбора родительских пар при скрещивании (Чесноков Ю.В., 2013; Хавкин Э.Е., 1997).

Примером, иллюстрирующим первое направление исследований, служит определение генетических расстояний между 16 представителями трибы Triticeae с помощью RFLP – маркеров, полученных на основе 21 клонированной последовательности. Применение RAPD – маркеров для изучения 88 форм из 20 популяций *H. spontaneum* Ирана, Турции, Израиля позволило выявить значительное генетическое разнообразие дикорастущего ячменя (Чесноков Ю.В., 2013).

Вторым направлением исследований является применение RFLP – маркеров для идентификации линий и сортов кукурузы (Хавкин Э.Е., 1997).

Появление молекулярных маркеров оказало огромное воздействие на картирование генов и QTLs (quantitative trait loci). Менее чем за десятилетия были созданы молекулярные карты геномов нескольких десятков важнейших сельскохозяйственных культур, таких как, пшеница, кукуруза, рис, ячмень, рожь, сорго, овес, томаты (Хавкин Э.Е., 1997; Потокина, Чесноков, 2005; Чесноков Ю.В., 2013). Важнейшим направлени-

ем в картировании генов с помощью молекулярных маркеров стало сравнение молекулярных карт растений, принадлежащих к одной крупной систематической группе (например, злаков, пасленовых или крестоцветных), что позволяет проследить эволюцию хромосом и отдельных генов у важнейших сельскохозяйственных культур (Хавкин Э.Е., 1997).

На сегодняшний день известен целый ряд работ, посвященных практическому использованию QTL-анализа как для установления месторасположения на карте идентифицированных QTL, так и для их клонирования и переноса в селекционно значимые линии и сорта (Потокина, Чесноков, 2005; Чесноков Ю.В., 2013).

Наибольшие успехи в исследовании QTLs были достигнуты благодаря RFLP-маркерам: во многих лабораториях ведется картирование локусов таких важнейших агрономических признаков, как особенности строения растения, скорость развития (раннеспелость), величина, структура и качество урожая, а также устойчивость к абиотическим и биотическим факторам стресса. Однако, в последние годы для картирования QTLs используют в первую очередь STS-PCR-маркеры (Хавкин Э.Е., 1997).

Особенно значительные усилия прилагаются для картирования и мониторинга генов устойчивости к болезням и вредителям растений. ДНК-зонды позволяют установить природу устойчивости и, в частности, различить моногенную и полигенную устойчивость. За короткое время с помощью RFLP – маркеров удалось картировать многие моногенные признаки устойчивости, и выявить тонкую структуру соответствующих локусов (Хавкин Э.Е., 1997). В практическом отношении выявление молекулярных маркеров, непосредственно фланкирующих гены устойчивости к патогенам (расположенные на расстоянии менее 5сМ), существенно ускоряет и облегчает перенос генов с помощью близкородственных и отдаленных скрещиваний или трансгеноза и делает его более эффективным (Хавкин Э.Е., 1997).

Работы по пирамидированию 5 генов и 2 локусов количественных признаков устойчивости к болезням (Lr19, Lr34, Sr2, Sr26, YrSp, QYr, sgi-7D QYr.sgi-2B) в одном генотипе пшеницы изложены у S.L. Sydenham (2007). D.G. Bonnett с соавт. (2005) провели работу по сочетанию в одном генотипе генов устойчивости к болезням (Sr2, Lr37, Yr17, Sr38) и вредителям (Cre1), генов карликовости (Rht-B1b, Rht8) и генов, определяющих качество зерна (Glu-B1, Glu-D1, Glu-A3) (Давоян, Беспалова, 2014).

Применение молекулярных маркеров значительно расширило возможности оценки генов устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды.

С появлением высокоразрешающих методов гибридизации фрагментов ДНК, стало возможным определение физического положения генов на хромосоме по отношению к традиционным цитогенетическим и молекулярным маркерам (Хавкин Э.Е., 1997).

Менее многочисленны примеры успешного использования RFLP-зондов для картирования локусов устойчивости к абиотическим стрессам. Так «сильный» QTL устойчивости мягкой пшеницы к алюминию (85% фенотипической изменчивости) удалось картировать на хромосоме 4 DL. (Хавкин Э.Е., 1997)

Значительными практическими результатами зарекомендовала себя также сфера применения молекулярных маркеров в интрогрессии новых генов. Примером может служить использование RFLP-зондов для определения хромосомного состава форм тритикале или применение RFLP-, RAPD- и STS-маркеров для контроля за интрогрессией локусов устойчивости к патогенам либо локусов качества зерна в геном пшеницы от дикорастущих сородичей (Хавкин Э.Е., 1997).

К будущим объектам или направлениям в селекции пшеницы с применением ДНК-маркеров могут быть отнесены:

- устойчивость к *Fusarium*, *Septoria*, гессенской мухе и жёлтой пятнистости листьев путем пирамидирования эффективных крупных генов;
- обеспечение приемлемого атрибута качества, например, текстура зерна и цвет эндосперма;
- устойчивость к токсичным почвам;
- адаптивность к абиотическим стрессам по средствам управления онтогенезом (Vrn, Ppd, Eps).

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ИСПОЛЬЗОВАНИИ ДНК-МАРКЕРОВ

В настоящее время из 80 генов устойчивости к бурой ржавчине, описанных в каталоге генных символов, для 50% определены ДНК-маркеры, сцепленные с ними, и только для 15% маркеры валидированы для использования в схемах MAS (Леонова, 2013; Давоян, Беспалова, 2014).

Валидация означает тестирование способности ДНК-маркеров предсказывать фенотип на широком наборе сортов, изогенных линий, популяций в различном генетическом окружении и в различных условиях окружающей среды (Давоян, Беспалова, 2014).

Методы селекции, в которых применяются ДНК-маркеры, разделяют на две основные группы: ОПМ и геномная селекция.

Метод ОПМ предполагает использование ДНК-маркеров, тесно сцепленных с целевым геном, вместо или вместе с фенотипическим анализом. Большая точность отбора достигается при использовании пары маркеров, располо-

женных вблизи гена по разные стороны от него (т.е. маркеров, фланкирующих целевой ген). Если ген секвенирован и выявлены различия нуклеотидной последовательности разных аллелей данного гена, то можно разработать так называемый «внутригенный маркер». Использование такого маркера позволит отбирать нужные генотипы с наиболее высокой точностью. При отсутствии внутригенного или тесно сцепленного с геном ДНК-маркера можно использовать более отдаленные маркеры, однако в таких случаях целесообразно сочетать ОПМ с последующим фенотипированием. Такой комбинированный подход называется «тандемным» отбором (tandem selection), или маркер-направленным фенотипированием (marker-directed phenotyping). Метод ОПМ хорошо зарекомендовал себя при беккроссной и линейной селекции, а также при создании пирамид генов (Moose, Mumm, 2008; Хлесткина 2013).

При беккроссной селекции можно вести отбор по внутригенному маркеру (foreground selection), по маркерам, тесно сцепленным с геном (recombinant selection), по генетическому фону (background selection), а также комбинировать отбор по генетическому фону с отбором по внутригенному маркеру или по маркерам, тесно сцепленным с геном. Два первых метода позволяют вести отбор только по целевому гену, контролируя передачу нужного аллеля от донора реципиенту в череде поколений возвратных скрещиваний. Использование значительно большего числа маркеров, равномерно распределенных по геному, позволяет не только контролировать передачу целевого гена от донора реципиенту, но и ускорять восстановление генома реципиента (Хлесткина 2013).

Для использования ДНК-маркеров в селекции по тому или иному признаку требуется информация о нуклеотидных последовательностях генов, контролирующих данный признак, или, по крайней мере, о локализации их в геноме, а также о тесно сцепленных с ними маркерах. Если исходные данные отсутствуют, то необходимые подготовительные исследования могут занять не один год. С целью экономии времени и средств можно проводить молекулярно-генетический анализ и отбор одновременно. Такой подход, сочетающий метод беккроссной селекции с QTL-анализом и отбором по генотипу (advanced backcross QTL analysis), в 1996 г. предложили использовать С. Тэнксли и Дж. Нельсон (Tanksley, Nelson, 1996) (Хлесткина 2013).

Снижение стоимости секвенирования нуклеотидных последовательностей и развитие методов высокопроизводительного секвенирования открыли возможность массовой реализации программ полногеномного секвенирования. Число видов растений и животных, геном кото-

рых полностью секвенирован (как модельных, так и тех, что используются в сельском хозяйстве), стремительно возрастает. Секвенирование и сравнение генома разных представителей одного и того же вида (ресеквенирование генома) позволяют выявлять полиморфные участки генома и разрабатывать маркеры (как правило, SNP), равномерно и плотно покрывающие геном. К настоящему моменту разработаны полногеномные SNP-чипы для автоматического анализа полиморфизма ДНК некоторых видов растений и животных, имеющих сельскохозяйственное значение. Внедрение методов высокопроизводительного генотипирования сельскохозяйственных объектов открыло путь для применения нового метода селекции, основанного на анализе большого числа ДНК-маркеров, равномерно распределенных по геному, – геномной селекции (Смарагдов, 2009; Хлесткина 2013).

Помимо видов, чей геном уже секвенирован, появилась перспектива применения геномной селекции и в отношении тех видов растений и животных, геном которых еще не секвенирован или вовсе не изучен. Не так давно на примере пшеницы было продемонстрировано, что в геномной селекции может быть использован другой метод высокопроизводительного генотипирования – DArT-маркеры (Charmet, 2012; Хлесткина 2013).

DArT отличаются от SNP тем, что для их разработки не требуются данные по секвенированию генома. Геномная селекция, как и ОПМ, подразумевает использование ДНК-маркеров и отбор по генотипу. Чем же геномная селекция принципиально отличается от ОПМ? Во-первых, для геномной селекции не требуются знания о генах, влияющих на признаки, а значит не нужны многолетние генетические исследования, предшествующие селекционному процессу. Во-вторых, геномная селекция имеет преимущество при отборе по признакам, имеющим сложный полигенный контроль, тогда как метод ОПМ, как правило, эффективен лишь в случае моно- или олигогенного контроля признаков. Тем не менее, если процесс геномной селекции приведет к нежелательной коселекции признаков (например, повышенной молочной продуктивности и предрасположенности к маститу у крупного рогатого скота), избежать дополнительных генетических исследований, подобных тем, что требуются для ОПМ, не удастся (Хлесткина 2013).

ВЫВОДЫ

На сегодняшний день, очевидно, что селекция с использованием ДНК-технологий является мощным инструментом для повышения эффективности селекционного процесса. Интрогрес-

сия генов в различных схемах MAS в сравнении с методами традиционной селекции позволяет существенно сократить размер выборки, время при проведении беккроссов и контролировать длину чужеродного фрагмента (Timonova et al., 2013; Даворян, Беспалова, 2014).

Таким образом, с развитием новых технологий и методов молекулярного маркирования, ДНК – маркеры могут применяться на разных этапах селекционных программ и вносить существенный вклад в изучение природы классических генов и локусов количественных признаков, картирование генов и QTLs, а также разработку методов переноса картированных генов в другие формы растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова // Генетика. 2002. Т.38, №9. С.1173-1195.
2. Даворян Э.Р., Беспалова Л.А., Даворян Р.О. и др. Использование молекулярных маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко // Вавиловский журнал генетики и селекции. Том 18. – Санкт-Петербург: ВИР, 2014. - № 4/1. – С. 732-738.
2. Конарев А.В. Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции / А.В. Конарев // Аграрная Россия. – М.: Фолиум, 2002. – 3. – С. 4-11.
3. Конарев В.Г. Белки растений как генетические маркеры / В.Г. Конарев. – М.: Колос, 1983. – 320 с.
4. Конарев В.Г. Молекулярная биология в познании генетических и морфогенетических процессов у растений / В.Г. Конарев. – СПб.: ВИР, 2002. – 51с.
5. Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов // Вавиловский журнал генетики и селекции. Том 17. – Санкт-Петербург: ВИР, 2013. - № 2. – С. 314-325.
6. Митрофанова О.П. Биохимические признаки // Генетика зерновых культур. - Л.: Агропромиздат, 1986. С. 111-118.
7. Павловская Н.Е. Применение ПЦР - метода для маркирования сельскохозяйственных растений / Н.Е. Павловская, И.Н. Гагарина, Е.Г. Прудникова // Биоресурсы и их использование в селекции и семеноводстве. – Орел: Вестник Орел ГАУ, 2009. - № 3. – С. 32-35.
8. Потокина Е.К. Современные методы геномного анализа в исследованиях генетики количественных признаков у растений / Е.К. Потокина, Ю.В. Чесноков // Сельскохозяйственная биология. – М.: РАСХН, 2005. - № 3. – С. 3-18.
9. Пшеничникова Т.А. Молекулярное картирование локусов, связанных с показателями качества зерна мягкой пшеницы / Т.А. Пшеничникова, М.Ф. 10.Ермакова, А.К. Чистякова и др. // Сельскохозяйственная биология. – М.: РАСХН, 2005. - № 5. – С. 41-46.
10. Ригин Б.В. Идентифицированный генофонд растений и селекция / Б.В. Ригин, Е.И. Гаевская. – СПб.: ВИР, 2005. – 896с.
11. Сюков В.В. Методы подбора родительских пар для гибридизации у самоопыляющихся растений. – Самара: Изд-во «НТЦ», 2007. – 84с.
12. Сюков В.В. Модель селекционного процесса яровой мягкой пшеницы применительно к условиям Средневолжского региона / В.В. Сюков, А.А. Вьюшков, С.Н. Шевченко и др. – М.: «Достижения науки и техники АПК», 2006. – 108с.
13. Сюков В.В. Создание нового селекционного материала яровой мягкой пшеницы с комплексом хозяйственно-ценных признаков, обеспечивающих высокий экономический эффект в растениеводстве / В.В. Сюков, А.А. Вьюшков // Отчет о научно-исследовательской работе. Самара, 2013.
14. Хавкин Э.Е. Молекулярные маркеры в растениеводстве / Э.Е. Хавкин // Сельскохозяйственная биология. – М.: РАСХН, 1997. - № 5. – С. 3-20.
15. Чесноков Ю.В. Молекулярно-генетические маркеры и их использование в предселекционных исследованиях / Ю.В. Чесноков. – СПб.: АФИ, 2013. - 116 с.
16. Чесноков Ю.В. Генетические ресурсы растений и современные методы ДНК-типирования / Ю.В. Чесноков. – СПб.: ВИР, 2007. – 80 с.
17. Чесноков Ю.В. Молекулярные маркеры и управление генетическими ресурсами растений / Ю.В. Чесноков // Идентифицированный генофонд растений и селекция. Глава 2. – СПб.: ВИР, 2005. – 896 с.
18. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. Том 17. – Санкт-Петербург: ВИР, 2013. - № 4/2. – С. 1044-1053.
19. Biets J.A. Genetic and biochemical studies of nonenzymatic endosperm proteins// Wheat and wheat improvement. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1987. P. 215-241.
20. Bonnett D.G., Rebetzke G.J., Spielmeier W. Strategies for efficient implementation of molecular markers in wheat breeding // Mol. Breeding. 2005. V. 15. P. 75-78.
21. Dekkers J.C. Commercial application of marker – and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons // J. Animal Sci. 2004. 82: E313-E328.
22. Deu M., Gonzales de Leon D., Glaszmann J.C., Degremont I., Chautereau J., Lanaud C., Hamon P. RFLP diversity in cultivated sorghum in relation to racial differentiation // Theor. Appl. Gen. 1994. V. 88. P. 838-844.
23. Frary A., Nesbitt T., Grandillo S.: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. // Science. 2000. 289: 85-88.
24. Gale M.D. Sharp P.J. Genetic markers in wheat developments and prospects // Proc. of the 7 th Intern. Wheat Gen. Symp. England, 1988. V.1.P. 469-475.
25. Hart G.E. Genetic and biochemical studies of enzymes // Wheat and wheat improvement. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1987. P. 199-214.
26. Keim P., Shoemaker R.C., Palmer R.G. Restriction fragment length polymorphism diversity in soybean // Theor. Appl. Gen. 1989. V. 77. P. 786-792.
27. Morgante M., Salamini F. From plant genomics to breeding practice // Current Opinion in

- Biotechnology. 2003. 14: 214-219.
28. Nocente F., Fritz A.K., Moran J.L. et al. Identification and molecular tagging of genes Lr1, Lr9, Lr24, Lr47 and their introgression into common wheat cultivars by marker-assisted selection // *Euphytica*. 2007. V. 155. P. 329–336.
 29. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. *Glossary of Genetics: classical and molecular*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1991.
 30. Slikova S., Gregova E., Bartos P. Development of wheat genotypes possessing a combination of leaf rust resistance genes Lr19 and Lr24 // *Plant Soil Environ*. 2004. V. 50. No. 10. P. 434–438.
 31. Sydenham S.L. Pyramiding wheat rust resistance genes using marker-assisted selection. Master's theses, University of Free State, Republic of South Africa. 2007. Available at <http://etd.uovs.ac.za/ETD-db/theses/available/etd-02052009-140213/iunrestricted/Sydenham S.L.>
 32. Timonova E.M., Leonova I.N., Roder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome // *Mol. Breed*. 2013. V. 31. P. 123–136.
 33. Vida G., Gal M., Uhrin A. et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance // *Euphytica*. 2009. V. 170. P. 67–76.
 34. <http://agromage.com/stat>
 35. <http://vir.nw.ru/test/vir.nw/2014>

PRACTICAL APPLICATION OF MOLECULAR MARKERS IN WHEAT BREEDING (REVIEW)

© 2018 N.V. Gulaeva¹, Yu.V. Chesnokov², S.N. Shevchenko¹, A.A. Zueva¹, A.I. Menibaev¹

¹ Samara Research Scientific Institute of Agriculture, Bezenchuk, Samara Region

² Agrophysical Research Institute, St. Petersburg

Recently, in the practical work of the breeder selection using markers (MAS) is becoming more widely used (selection using markers - MAS) - the use of DNA markers that are closely related to the loci that define the agronomically important features that makes it possible to reliably choose by genotype, excluding environmental influences. With their help, detailed molecular maps of the human genome and dozens of plant and animal species were compiled, on which the most important genes are used, determining the growth and development of organisms, morphological features, resistance to diseases and other properties. Molecular markers are widely used in evolutionary, comparative, classical and many other areas of genetics and genomics. They make it possible to establish the genetic basis of phenotypic variability and to develop strategies for identifying chromosome loci that determine the manifestation of quantitative genes, the so-called QTL (Quantitative trait locs). The use of molecular markers significantly speeds up the selection process (Altukhov et al., 2002; Bannikova, 2004; Sulimova, 2004; Smaragdov, 2009; Matveeva et al., 2011; Khlestkina, 2011; Khlestkina, 2013). The use of molecular markers has expanded the limits of possibilities for obtaining results in the field of biology and agricultural production since the end of the second half of the 20th century. In the field of evolutionary genetics, the use of molecular markers in comparative mapping allows you to localize the structural changes in the genome that occurred in the process of diversification of the genera and plant families. In classical genetics with the use of molecular markers, it became possible to systematically analyze factors affecting the frequency and spectrum of genetic recombination, and in population genetics not only to determine genetic diversity, but also to measure existing gene drift. Molecular and other genetic markers have been used in quantitative genetics. They make it possible to establish the genetic basis of phenotypic variability and develop strategies for identifying chromosome loci that determine the manifestation of quantitative genes, the so-called QTLs. In addition, genetic markers gave impetus to the development of such practical areas as assistance in the selection of markers, which has already become an effective tool for enhancing the economically valuable qualities of cultivated plants and farm animals (Chesnokov, 2013).

Keywords: molecular markers, selection, wheat.

DOI: 10.24411/1990-5378-2018-00087

Nadezhda Gulaeva, Research Fellow.

Yury Chesnokov, Doctor of Biology, Director.

E-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Sergey Shevchenko, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biological Sciences, Professor, Director. E-mail: samniish@mail.ru

Anastasiya Zueva, Associate Research Fellow of Laboratory of Genetics and Breeding of Spring Bread Wheat.

Askhat Menibaev, Associate Research Fellow of Laboratory of Genetics and Breeding of Spring Bread Wheat.

E-mail: samniish@mail.ru