

Растениеводство, защита и биотехнология растений

УДК 633.63:575.174.015.3

DOI: 10.31857/S2500262722060011, EDN: MIPBHN

ПОЛИМОРФНЫЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЕ МАРКЕРЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ *BETA VULGARIS* L.

А.А. Налбандян, кандидат биологических наук, **Т.П. Федулова**, доктор биологических наук, **Т.И. Крюкова**, кандидат сельскохозяйственных наук, **И.В. Черепухина**, кандидат биологических наук, **Н.В. Куликова**

Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свёклы и сахара имени А.Л. Мазлумова,
396030, Воронежская обл., Рамонский район, п. ВНИИСС, 86
E-mail: arpnal@rambler.ru

Исследования проводили с целью выявления полиморфных микросателлитных маркеров для изучения генетического разнообразия сахарной свёклы. Материалом для исследования служили проростки мужско-стерильных (МС) линий сахарной свёклы, сростно- и раздельноплодных опылителей. В экспериментах использовали 11 полиморфных Unigenes-маркеров и 8 SSR-праймеров для тестирования исходных материалов. Диапазон длин, полученных ДНК-фрагментов, составляет от 80 до 3000 п.н. Большинство праймеров обеспечили стабильную амплификацию полиморфных фрагментов ДНК. Наибольший уровень полиморфного обеспечения (PIC) установлен для локусов, определенных с использованием праймеров: Unigene 27833 (PIC=0,89), Unigene 2305 (PIC=0,84), Unigene 17623 (PIC=0,84), Unigene 16898 (PIC=0,84), Unigene 24552 (PIC=0,64), Unigene 7492 (PIC=0,82), FD1002 (PIC=0,72), Sb15 (PIC=0,74). Эти локусы связаны с различными метаболическими процессами и играют большую роль в реализации защитных механизмов растений свёклы. Используемые праймеры позволили амплифицировать до 13 полиморфных полос на генотип. По SSR-локусу Unigene 27833 установлено 13 ПЦР-продуктов длиной 100...2800 п. н. Всего выявлено 162 ДНК-ампликона. Величина информационного полиморфизма (PIC) составила 0,89. Все включенные в анализ ядерные микросателлитные локусы у изученных образцов сахарной свёклы обнаруживают генетическую изменчивость, что позволяет рекомендовать их для использования при идентификации генотипов культуры. На основе выявленных аллелей рассчитана матрица генетической близости исследованных образцов сахарной свёклы, построены кластеры, рассчитано генетическое расстояние (по Эвклиду), в соответствии с алгоритмом программного обеспечения PAST составлены генетические паспорта. Наибольшее установленное генетическое расстояние (D) равно 5,83 отмечено между МС-формой и тетраплоидным опылителем Льговской селекции. С учетом удаленности исходных форм предложены родительские пары для создания гетерозисных гибридов сахарной свёклы.

POLYMORPHIC MICROSATELLITE MARKERS TO STUDY SUGAR BEET (*BETA VULGARIS* L.) GENETIC DIVERSITY

Nalbandyan A.A., Fedulova T.P., Kryukova T.I., Cherepukhina I.V., Kulikova N.V.

A.L. Mazlumov All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar,
396030, Voronezhskaya obl., Ramonskii raion, p. VNISS, 86
E-mail: arpnal@rambler.ru

Aim of the investigations is polymorphic microsatellite markers' revealing to study genetical diversity of sugar beet. Seedlings of sugar beet MS-lines, and multi- and monogerm pollinators have been the material for the investigation. In experiments, 11 polymorphic Unigenes-markers and 8 SSR-primers have been used to test starting materials. It has been determined that length range the obtained DNA-fragments is from 80 to 3000 b.p. Most of the primers have provided stable amplification of DNA polymorphic fragments. The greatest level of polymorphism information content (PIC) has been determined for the loci identified using the primers: Unigene 27833 (PIC=0,89), Unigene 2305 (PIC=0,84), Unigene 17623 (PIC=0,84), Unigene 16898 (PIC=0,84), Unigene 24552 (PIC=0,64), Unigene 7492 (PIC=0,82), FD1002 (PIC=0,72), Sb15 (PIC=0,74); and this enables clear differentiation of sugar beet breeding material. These loci have been related to various metabolic processes and play a large role in protective mechanisms of beet plants. The used primers make it possible to amplify up to 13 polymorphic bands per a genotype. In Unigene 27833, a SSR-locus, 13 PCR-products of 100-2800 b.p. in length have been identified. In total, 162 DNA-amplicons have been revealed. Value of polymorphism information content (PIC) is 0.89. From the data presented it follows that all nuclear microsatellite loci of the studied sugar beet samples included in the analysis show genetical variability that allows recommending them for use to identify genotypes of the crop. Based on the alleles revealed, the template of the investigated sugar beet samples' genetic affinity has been calculated, clusters have been constructed, and genetical distance (Euclidean) has been calculated. Genetical passports have been made according to PAST algorithm. The greatest determined genetical distance (D) is 5.83 between a MS-form and the tetraploid pollinator of developed by Lgovskaya Breeding Experimental Station. To produce sugar beet heterosis hybrids, parent pairs have been suggested taking into account distantly-related of initial forms.

Ключевые слова: сахарная свёкла (*Beta vulgaris* L.), МС-формы, микросателлитные локусы, праймеры, полиморфизм, ПЦР-анализ, генетические расстояния

Key words: sugar beet (*Beta vulgaris* L.), MS-forms, microsatellite loci, primers, polymorphism, PCR-analysis, genetic distances

Генетическое разнообразие, природное или созданное человеком, служит основой для создания новых сортов и гибридов сельскохозяйственных растений. Один из основных подходов, которые лежат в основе современной селекции, – использование молекулярно-генетических маркеров, позволяющих оценить генетический ресурс растений. Молекулярные маркеры широко применяют при фило-

генетическом анализе, поиске функционально значимых генов, в маркерной селекции, паспортизации селекционных достижений, определении генетической чистоты линий и гибридов различных культур, в частности, сахарной свёклы. Современные технологии позволяют идентифицировать генетическое разнообразие сортов и гибридов, проводить картирование хромосом и характеристику генов [1, 2,

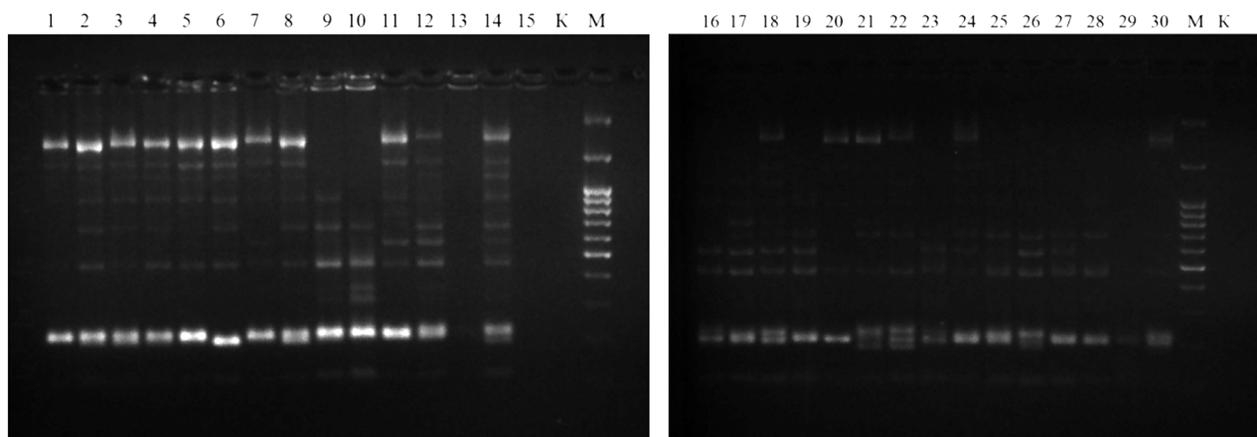


Рис. 1. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 27833: 1...10 – МС, 11...20 – ОП (сростноплодный опылитель) 2х, 21...30 – ОП (сростноплодный опылитель) 4х, М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

3]. Сахарная свёкла в России в этом аспекте исследована не достаточным образом и представляет собой большой интерес, как для фундаментальной науки, так и в практических целях. В селекции этой культуры особое значение имеет стратегия отбора исходного материала, который должен содержать желаемые признаки и обладать достаточным уровнем дивергенции, чтобы обеспечить успех при создании высокопродуктивных гибридов. Использование ДНК-маркеров для оценки селекционных коллекций способно значительно ускорить процесс выделения перспективных форм с целью оптимизации подбора пар для скрещиваний. Создание новых гибридов сахарной свёклы связано с большими временными и экономическими затратами. Одним из перспективных подходов, позволяющих интенсифицировать селекционный процесс, – молекулярно-генетический анализ родительских гомозиготных линий и гибридов F₁. Среди различных методов молекулярного анализа полиморфных аллелей особенно выделяется система SSR-маркеров [4, 5, 6]. Микросателлитное маркирование эффективно для анализа родственных взаимосвязей и оценки генетического разнообразия растений [7, 8, 9]. Оценка генетического разнообразия и потока генов между дикими, культивируемыми и сорными формами *Beta vulgaris* L. с использованием RFLP и микросателлитных маркеров показала, что модели разнообразия конгруэнтны для обоих типов маркеров [10]. Генетическое разнообразие дикой свёклы оказалось более высоким и по аллельному числу, и по наблюдаемой гетерозиготности. Генофонд культурной свёклы был значительно меньше.

Одна из разновидностей микросателлитных маркеров – короткие tandemные повторы (STR), которые использовали Patil с соавторами [11]. Знание этих функциональных маркеров может быть непосредственно использовано для молекулярной селекции, поскольку они ярко выражены в экспрессируемых областях генома.

Цель исследований – выявление полиморфных ДНК-маркеров для изучения генетического разнообразия исходного материала сахарной свёклы и подбора дивергентных родительских пар для гибридизации.

Методика. Материалом для исследования служили генотипы сахарной свёклы селекции ФГБНУ «ВНИИСС им. А.Л. Мазлумова» и Львовской опытно-селекционной станции: проростки МС-форм (91 линия), сростноплодных опылителей (51 линия, из них 10 – тетраплоидные и 41 – диплоидная). Для молекулярно-генетического анализа использовали по 5 проростков каждой линии.

Выделение геномной ДНК из растительной ткани осуществляли с использованием 20 % SDS и 7,5 М ацетата аммония, а также наборами для выделения ДНК (ООО «Синтол») [12]. Качество выделенной ДНК определяли путем электрофореза в 1,2 %-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Полученную ДНК растворяли в 10 мМ трис-НСl-буфера с рН 8,0, содержащем 0,1 мМ ЭДТА, и использовали для ПЦР-анализа. Классическую полимеразную цепную реакцию проводили на амплификаторах «Genius» (Великобритания) и SimpliAmp (Сингапур). Условия проведения ПЦР-реакции оптимизировали в соответствии с характеристиками праймеров.

Американские ученые на основе транскриптома, полученного вследствие экспрессии генов сахарной свёклы, создали 43 пары SSR-маркеров для Unigene, которые проявляли высокий полиморфизм и эффективно различали генетическое разнообразие среди генотипов культуры [13]. Эти локусы связаны с различными метаболическими процессами и играют большую роль в реализации защитных механизмов у растений свёклы. Мы использовали для тестирования селекционных материалов 11 полиморфных Unigenes-маркеров и 8 SSR-праймеров. В работе использовали следующие 19 праймеров к микросателлитным локусам генома: Unigene 26753, Unigene 24552, Unigene 2305, Unigene 17623, Unigene 14805, Unigene 62524, Unigene 7492, Unigene 16898, Unigene 18963, Unigene 22373, Unigene 27833 [13], Bv21, Bv23, Bv32 [14], FD 1002, BQ584456, BQ584493 [15], Sb04, Sb15 [16].

Рассчитывали меру информационного полиморфизма (polymorphism information content — PIC), которую определяет способность маркера выявлять полиморфизм в популяции в зависимости от числа обнаруживаемых аллелей и распределения их частот [17]. Расчёт генетических расстояний между генотипами сахарной свёклы и кластерный анализ осуществляли в программе *PAST*.

Результаты и обсуждение. В результате проведенного ПЦР-анализа исходных родительских линий сахарной свёклы (МС-форм, сростноплодных опылителей) и их гибридов выявлено генетическое разнообразие и полиморфизм. Установлено, что диапазон длин полученных ДНК-фрагментов составляет от 80 до 3000 п.н. Большинство праймеров обеспечили стабильную амплификацию полиморфных фрагментов ДНК. Наибольший уровень полиморфного обеспечения (PIC) установлен для локусов, определенных с использованием праймеров Unigene 27833 (PIC=0,89), Unigene 2304 (PIC=0,84), Unigene 17623

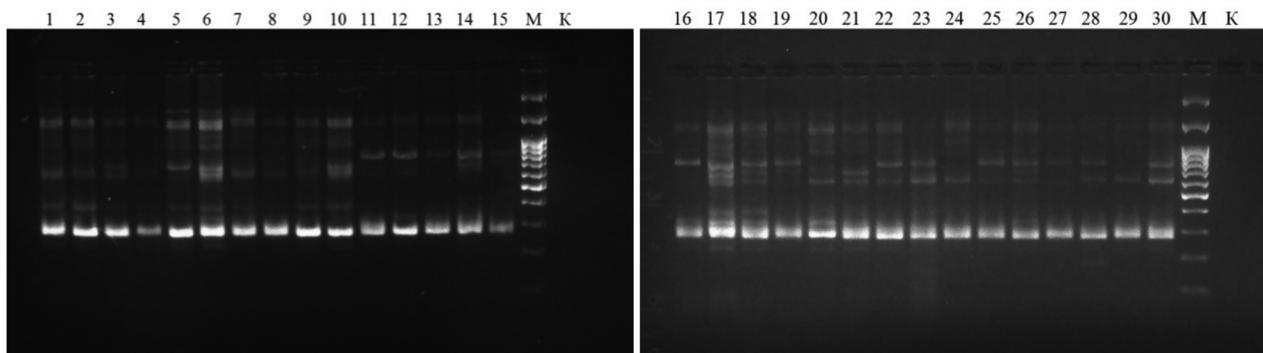


Рис. 2. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 16898: 1...10 – МС, 11...20 – ОП 2х, 21...30 – ОП 4х. М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

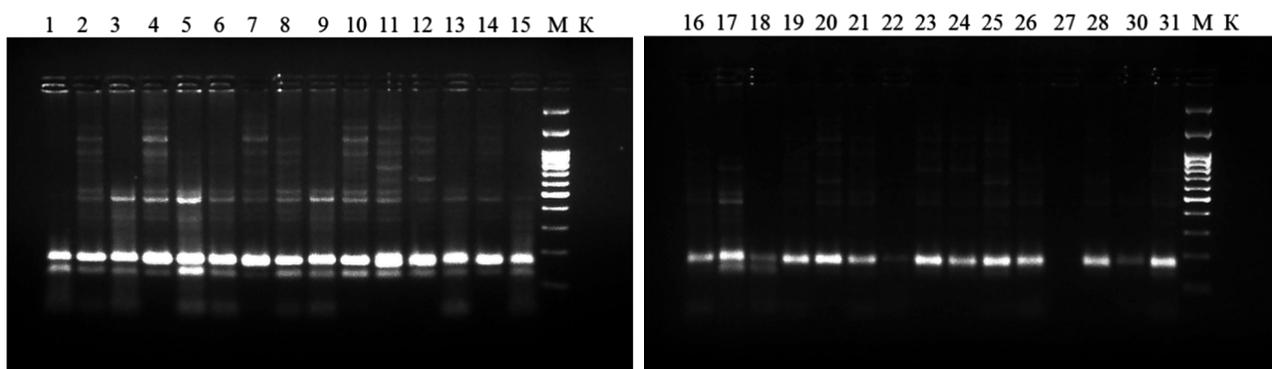


Рис. 3. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 17623: 1...10 – МС, 11...20 – ОП 2х, 21...30 – ОП 4х. М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

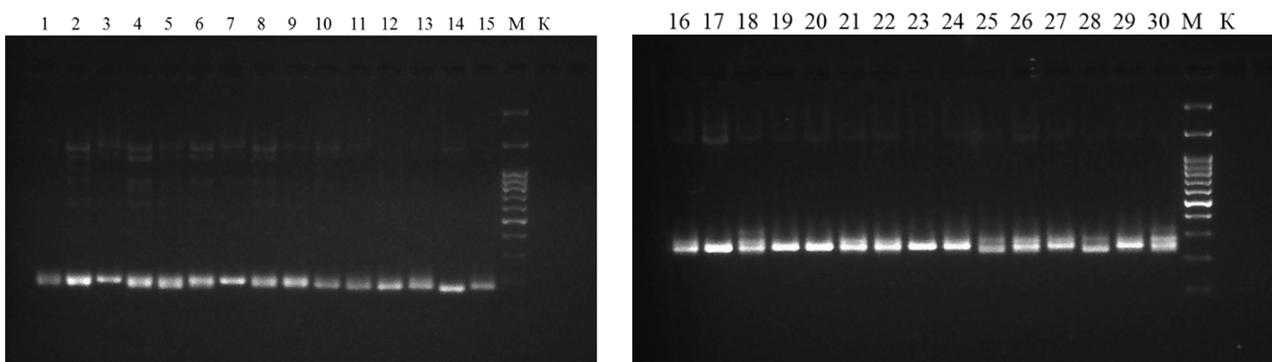


Рис. 4. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 24552: 1...10 – МС, 11...20 – ОП 2х, 21-30 – ОП 4х. М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

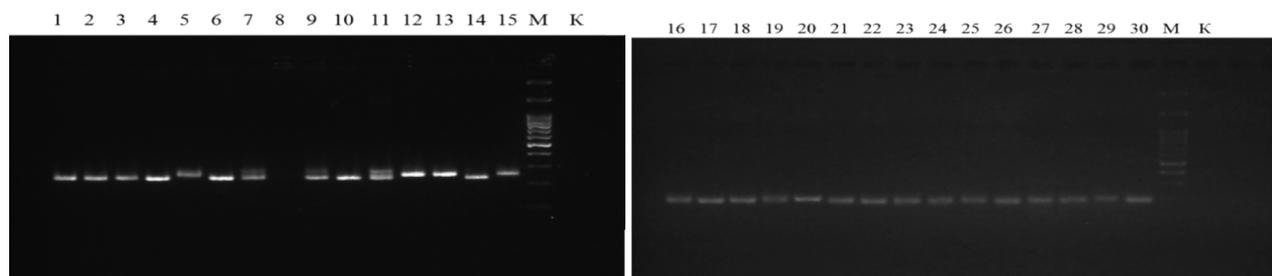


Рис. 5. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 7492: 1...10 – МС, 11...20 – ОП 2х, 21-30 – ОП 4х. М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

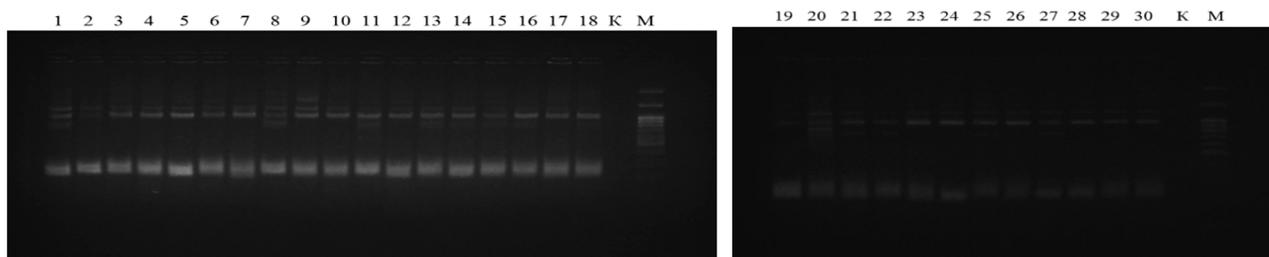


Рис. 6. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу FD1002: 1...10 – MC, 11...20 – ОП 2х, 21...30 – ОП 4х, М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

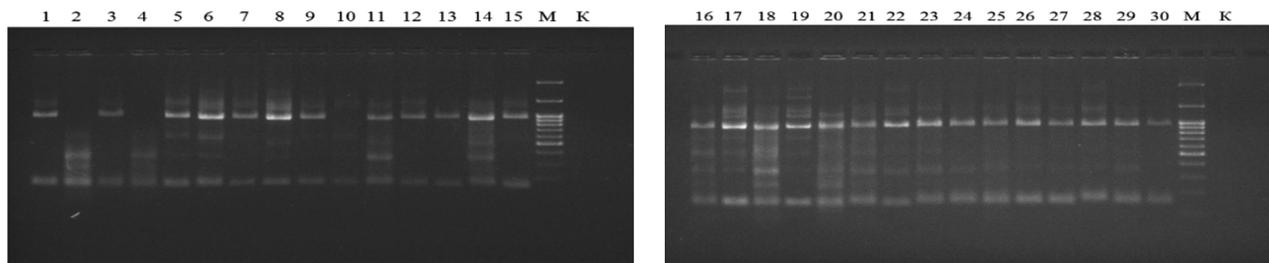


Рис. 7. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу SB15: 1...10 – MC, 11...20 – ОП 2х, 21...30 – ОП 4х, М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (ThermoScientific, США), К – (контроль, без ДНК).

Табл. 1. Характеристика SSR-маркеров

SSR-локус	Нуклеотидная последовательность 5' – 3'	Мотив	Размер, п.н.	PIC
Unigene 24552	F: AACAACTCACTCATCCTTCTTC R: ATGAAAAGCAAACGACTAGCAG	(CTT) ₁₄	180...1500	0,64
Unigene 17623	F: ATTACACCTCAATCTTCCAGC R: AATATTGGCAATCTACCAGC	(CAA) ₁₃	150...1500	0,84
Unigene 14805	F: ACATGTCAACTCTCAACAATCC R: TCACTAGGAGAAACCCCTTC	(TCA) ₇	200...1500	0,47
Unigene 7492	F: GCTTCTTCTCATTAGGAACAC R: CACGTATTGTTGCCATATCTC	(AAT) ₁₀	220...1500	0,82
Unigene 16898	F: AGAAGTTAGATTGTGACCTGCT R: GATGGGAAGAGAGATTAGTG	(CAA) ₈	250...1800	0,84
Unigene 27833	F: GAGTCATCAACACCAAACTACA R: ATTAGCCAAGAAAATCACCC	(ATA) ₇	100...2800	0,89
Unigene 22373	F: AAAGGAAAACCTACCCTACACT R: AAAGGAGAAAGAAGACATTGAG	(CCA) ₄	200...1800	0,69
Unigene 26753	F: GAGATACAAAATTCACCCATC R: GTAGAGGAAGTAAAAGCACCA	(CAA) ₁₀	300...400	0,24
Unigene 2305	F: TACTTAAACCTACGAACCTCA R: TACAGCTGTGATTGTCAGAAGA	(TCA) ₇	100...800	0,84
Unigene 62524	F: GAGAATCATTACCTTGCAC R: GGGACATGCTTAGTTTTGTTAG	(CAA) ₇	250...1000	0,78
Unigene 18963	F: CACTACCCCTGTTTATCTTCA R: GGAAAATCTTGCTTCATCC	(TGA) ₇	150...300	0
Bvv21	F: TTGGAGTCGAAGTAGTAGTGTAT R: GTTTATTCAGGGGTGGTGTGTTG	(GGC) ₁₃	200...400	0,76
Bvv23	F: TCAACCCAGGACTATCACG R: GTTTACTGACAAAAGCAAATGACCTACTA	(GA) ₁₆	80...100	0,12
Bvv32	F: AGAAGCCTTTAAAATCCAAC T R: GTTTACATATGGAAC T TTAATGAACAAGTGATAT	(CA) ₁₄	150	0
BQ 584456	F: CTGATCTTCTTGCCCTACTT R: ACTTACACAACCCACCTCTTT	–	200...2800	0,73
BQ 584493	F: ATGCCTGGTCTACTATTGA R: ACTCTTCTTCTACTCTGCT	–	2700...3000	0,39
FD1002	F: CCTTAAACSTAAAAACGCGCAGC R: GAAAACGGAGTTCAGTCAGGGA	–	200...1500	0,72
Sb04	F: ACC GAT CAC CAA TTC ACC AT R: GTT TTG TTT TGG GCG AAA TG	(GGC) ₄	200...1500	0,75
Sb15	F: CAC CCA GCC TAT CTC TCG AC R: GTG GTG GGC AGT TTT AGG AA	(CT) ₈	180...3000	0,74

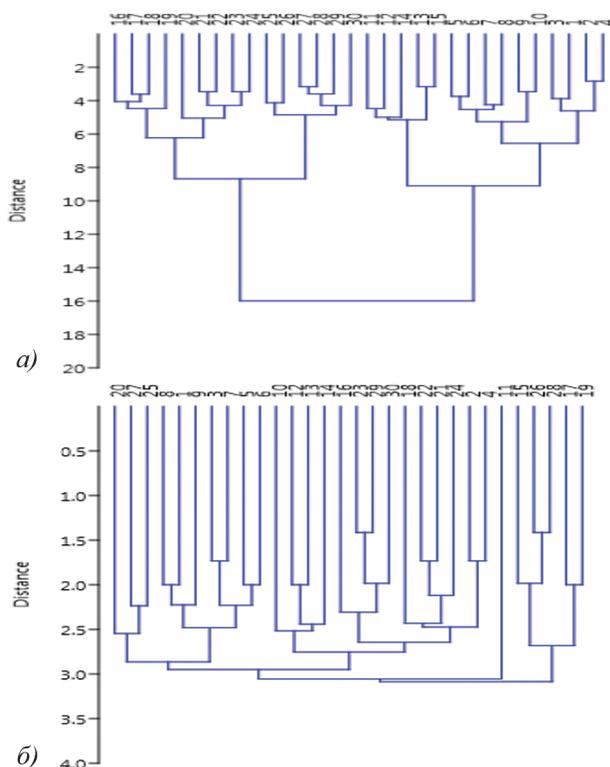


Рис. 8. Генетические взаимоотношения селекционных образцов на основе межгрупповых связей: а) по Unigenes, б) по SSR-праймам; 1...10 – МС-формы; 11...20 – ОП 2х; 21...30 – ОП 4х (компоненты Львовской селекции).

(PIC=0,84), Unigene 16898 (PIC=0,84), Unigene 24552 (PIC=0,64), Unigene 7492 (PIC=0,82), FD1002 (PIC=0,72), Sb15 (PIC=0,74). Они позволили амплифицировать до 13 полиморфных полос на генотип. По SSR-локусу Unigene 27833 установлено 13 ПЦР-продуктов длиной 100...2800 п. н. (рис. 1). Всего выявлено 162 ДНК-ампликона. Величина информационного полиморфизма (PIC) была равна 0,89.

С использованием SSR-маркера Unigene 16898 в изученных образцах выявлено до 9 ДНК-ампликонов размером 250...1800 п. н. Полиморфизм по этому SSR локусу составил 0,84 (рис. 2).

При использовании праймеров для локуса Unigene 17623 отмечено формирование до 9 ДНК-фрагментов

длиной 150...1500 п. н. (рис. 3). Для исследуемых образцов с его помощью был выявлен полиморфизм по этому SSR локусу на уровне 0,84.

По SSR-локусу Unigene 24552 установлено до 4 ПЦР-продуктов длиной 180...1500 п. н. (рис. 4). Всего выявлено ~37 ДНК-ампликона. Величина информационного полиморфизма (PIC) составила 0,64.

При использовании праймеров для SSR-маркера Unigene 7492 отмечено формирование до 3 ДНК-фрагментов длиной 220-1500 п. н. (рис. 5). По данному локусу был выявлен полиморфизм 0,82.

При использовании праймеров для SSR-маркера FD1002 отмечено формирование до 5 ДНК-фрагментов длиной 200...1500 п. н. (рис. 6). Всего выявлено 98 ДНК-ампликонов. Этот праймер выявил полиморфизм исследуемых образцов по данному SSR локусу на уровне 0,72.

Амплификация с SSR-маркером Sb15 обнаружила до 7 ДНК-фрагментов длиной 180...3000 п. н. (рис. 7). Всего выявлено 73 ДНК-ампликона. Этот праймер для исследуемых образцов выявил полиморфизм на уровне 0,74.

Большинство включенных в анализ ядерных микросателлитных локусов (за исключением Unigene 18963 и BvV32) обнаруживают у изученных образцов сахарной свёклы генетическую изменчивость, что позволяет рекомендовать их для использования при идентификации генотипов культуры (табл. 1).

На основе выявленных аллелей рассчитана матрица генетической близости исследованных образцов сахарной свёклы, построены кластеры (рис. 8), рассчитано генетическое расстояние (по Эвклиду), в соответствии с алгоритмом *PAST* составлены генетические паспорта (табл.2). Наибольшее установленное генетическое расстояние (D) равно 5,92 (между МС-формой и тетраплоидным опылителем Львовской селекции, 2021 г.). Выявленный уровень генетической дифференциации изученных генотипов наглядно иллюстрирует их расположение на дендрограмме, полученной при многомерном шкалировании матрицы корреляционного сходства. Образцы, имеющие сходную генетическую структуру по изученным микросателлитным локусам ядерной ДНК, располагаются в непосредственной близости один от другого. Данные о генетической удаленности селекционных образцов можно использовать для более обоснованного подбора пар при гибридизации.

На основе генетической дивергенции с учетом удаленности исходных форм при проведении скрещиваний для создания гетерозисных гибридов предложены следующие родительские пары: МС(6) и ОП 4х (28); МС(7) и ОП 4х (26); МС(2) и ОП 4х (26); МС(4) и ОП 4х (26); МС(6) и ОП 2х (12).

Табл. 2. Молекулярно-генетические паспорта селекционных материалов селекции Львовской ОСС*

Образец	1.250 п.н.	1.280 п.н.	1.300 п.н.	1.400 п.н.	1.600 п.н.	1.700 п.н.	1.800 п.н.	1.1500п.н.	1.1800п.н.	2.150 п.н.	2.180 п.н.	2.480 п.н.	2.500 п.н.	2.600 п.н.	2.700 п.н.	2.1000п.н.	2.1300п.н.	2.1500п.н.	3.180 п.н.	3.200 п.н.	3.600 п.н.	3.800 п.н.	3.1300п.н.	3.1500п.н.
1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
3	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
4	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
5	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
6	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
7	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
8	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
9	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0

*по горизонтали SSR-праймеры (Unigenes) с размерами идентифицированных ДНК-фрагментов (п.н.): 1 – Unigene 16898; 2 – Unigene 17623; 3 – Unigene 24552. По вертикали селекционные образцы: 1...3 – МС; 4...6 – Оп 2х; 7...9 – Оп 4х

Таким образом, применение технологии генотипирования ДНК на основе микросателлитного анализа позволяет отбирать для гибридизации генетически однородный материал и контролировать селекционную работу, что имеет важное значение в практической селекции сахарной свёклы.

Установлена молекулярно-генетическая структура 91 генотипа селекционно-ценных номеров сахарной свёклы по 19-и SSR-маркерам, позволившая провести их идентификацию и паспортизацию для дальнейшего использования в маркер-ориентированной селекции. Наибольшим уровнем полиморфизма характеризуются праймеры к микросателлитным локусам Unigene 27833 (PIC=0,89), Unigene 2304 (PIC=0,84), Unigene 17623 (PIC=0,84), Unigene 16898 (PIC=0,84), Unigene 24552 (PIC=0,64), Unigene 7492 (PIC=0,82), FD1002 (PIC=0,72), Sb15 (PIC=0,74), которые рекомендуются для использования при проведении генотипирования селекционно-ценных образцов сахарной свёклы.

По результатам расчета генетических расстояний между MC-формами и сростноплодными опылителями наибольшая величина этого показателя составляет 5,92. Такие родительские образцы, находящиеся на значительном генетическом удалении один от другого, как MC(6) и 4X ОП(28); MC(7) и 4X ОП(26); MC(2) и 4X ОП(26); MC(4) и 4X ОП(26); MC(6) и 2X ОП(12) и другие рекомендуются для использования при создании гетерозисных гибридов.

Маркер-ассоциированная селекция позволяет ускорить и намного упростить процесс создания гибридов сахарной свёклы. Генетические маркеры играют исключительно важную роль в изучении наследственной конституции организма и, в особенности, в оценке исходного селекционного материала, поскольку облегчают контроль за включением «положительных/негативных» генетических факторов родительских форм в создаваемые гибриды.

Литература

1. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4(2). С. 1044-1054.
2. Чесноков Ю.В. Генетические маркеры: сравнительная классификация молекулярных маркеров // Научно-практический журнал «Овощи России». 2018. № 3 (41). С. 11-15 doi: 10.18619/2072-9146-2018-3-11-15
3. ДНК-маркеры в растениеводстве / К.Р. Канукова, И.Х. Газаев, Л.К. Сабанчиева и др. // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. 2019. № 6(92). С. 221-232. doi: 10.35330/1991-6639-2019-6-92-220-232
4. Galewski P., McGrath M. Genetic diversity among cultivated beets (*Beta vulgaris*) accessed via population based whole genome sequences // BMC Genomics. 2020. Vol. 21. 189. URL: <https://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-020-6451-1> (дата обращения: 27.09.2019) doi: 10.1186/s12864-020-6451-1
5. Дифференциация сортообразцов сахарной свёклы по SSR-маркерам для создания перспективных гибридов / А.А. Налбандян, А.С. Хуссейн, Т.П. Федулова и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2020. №4. С. 18-22. doi: 10.31857/S2500262720040043
6. A Simple and Rapid Method for Genomic DNA Extraction and Microsatellite Analysis in Tree Plants / A. Spadoni, S. Sion, S. Gadaleta, et al. // J. Agr. Sci. Tech. 2019. Vol. 21(5). P. 1215-1226
7. Mining and Development of Novel SSR Markers Using Next Generation Sequencing (NGS) Data in Plants / S. Taheri, L. Abdullah, M. Yusop, et al. // Molecules. 2018. Vol. 23 (2). 399. URL: <https://www.mdpi.com/1420-3049/23/2/399> (дата обращения: 13.01.2018). doi: 10.3390/molecules23020399
8. Profiling of sugar beet genotypes for agronomical, sugar quality and forage traits and their genetic diversity analysis using SSR markers / K. Sandhu Surinder, K. Sarao Navraj, G. Meenakshi, et al. // Electronic Journal of Plant Breeding. 2016. Vol. 7. P. 253-266. doi: 10.5958/0975-928X.2016.00033.8
9. Genetic and Genomic Tools to Assist Sugar Beet Improvement: The Value of the Crop Wild Relatives / F. Monteiro, L. Frese, S. Castro, et al. // Front Plant Sci. 2018. Vol. 9. Article 74. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.00074/full> (дата обращения: 11.11.2017) doi: 10.3389/fpls.2018.00074
10. Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (Chenopodiaceae), assessed by RFLP and microsatellite markers / B. Desplanque, P. Boudry, K. Broomberg, et al. // Theor and Appl Genet. 1999. Vol. 98 (8). P. 1194-1201. doi: 10.1007/s001220051184
11. Patil V.U. Computational Analysis of Short Tandem Repeat (STR) Markers from Genome Wide Expression Regions of Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) / V.U. Patil, G. Vanishree, V. Hegde, et al. // J Appl Bioinform Comput Biol. 2016. Vol. 5(2). URL: https://www.scitechnol.com/peer-review/computational-analysis-of-short-tandem-repeat-str-markers-from-genome-wide-expression-regions-of-sugar-beet-beta-vulgaris-P4Dj.php?article_id=5106 (дата обращения: 20.02.2022). doi: 10.4172/2329-9533.1000125
12. Mahuku G.S. A simple extraction method suitable for PCR-based analysis of plant, fungal, and bacterial DNA // Plant Mol. Biol. Rep. 2004. Vol. 22. P. 71-81. doi: 10.1007/BF02773351
13. Fugate K. Generation and Characterization of a Sugar beet Transcriptome and Transcript-Based SSR Markers / K. Fugate, D. Fajardo, B. Schlautman, et al. // The Plant Genome. 2014. Vol. 7. No. 2. P. 1-13. URL: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.3835/plantgenome2013.11.0038> (дата обращения: 28.02.2022). doi: 10.3835/plantgenome2013.11.0038
14. Characterisation of sugar beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) varieties using microsatellite markers / M. Smulders, G. Esselink, G. Danny, et al. // BMC Genetics. 2010. Vol. 11-41. doi: 10.1186/1471-2156-11-41
15. An open-source first-generation molecular genetics map from a sugar beet x table beet cross and its extension to physical mapping / J.M. McGrath, D. Trebbi, A. Fenwick, et al. // Plant Gen. 2007. Vol. 1. P. 27-44, doi: 10.2135/cropsci2006-05-0339tpg
16. Polymorphic microsatellite markers for inferring diversity in wild and domesticated sugar beet (*Beta vulgaris*) / Ch. Richards, M. Brownson, Sh. Mitchell, et al. // Molecular Ecology Notes. 2004. Vol. 4. P. 243-245. doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00630.x
17. Nei M. Sampling variances of heterozygosity and genetic distance / M. Nei, A. Roychoudhury // Genetics. 1974. Vol. 76. P. 379-390. doi: 10.1093/genetics/76.2.379.

Поступила в редакцию 19.04.2022
После доработки 01.08.2022
Принята к публикации 04.10.2022