

Перспективная стратегия применения молекулярных маркеров в селекции *Beta vulgaris* L. (обзор)

Т. П. Федулова¹, А. С. Хуссейн¹, А. А. Налбандян¹✉

¹Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А. Л. Мазлумова, ВНИИСС, Россия

✉E-mail: arpnal@rambler.ru

Аннотация. Цель работы – анализ молекулярно-генетических исследований по сахарной свекле и применение их в практической селекции, освещенных в литературных источниках отечественных и зарубежных ученых. Задачи: 1) проанализировать современное состояние молекулярно-генетических исследований, освещенных в отечественной и зарубежной литературе; 2) исследовать проблемы маркер-ориентированной селекции; 3) оценить перспективы развития молекулярных исследований по сахарной свекле в РФ. **Методы.** Для изучения современной стратегии молекулярно-генетического маркирования применялись аналитические методы изучения и обработки информации из международных баз (PubMed, NCBI, Академия Google). **Результаты.** Важной частью современной селекции сельскохозяйственных культур является использование ДНК-технологий. Обсуждаются научные данные, позволяющие получить более полное представление о современном состоянии молекулярной генетики и селекции сахарной свеклы, необходимое для составления программ их дальнейшего развития. Представлены результаты экспериментов зарубежных авторов и собственных исследований по установлению ДНК-маркеров для изучения генетического полиморфизма селекционного материала сахарной свеклы, подбора родительских пар для гибридизации; идентификации генов устойчивости к цветущности; отбора селекционного материала, с генами устойчивости к биотическим (фузариоз, нематоды, ризомания) и абиотическим стрессорам (засоление/засуха, тяжелые металлы). Во ВНИИСС им. А. Л. Мазлумова в настоящее время проводятся масштабные исследования по использованию молекулярно-генетических маркеров в селекционном процессе сахарной свеклы. Использование молекулярных маркеров является одним из основных методов в селекции растений благодаря повсеместному распределению их по геному и практической универсальности применения. В статье рассматривается целесообразность использования актуальных методов анализа генома сахарной свеклы с применением ДНК-маркеров в селекционном процессе. **Научная новизна** состоит в оценке современного состояния молекулярно-генетических исследований по *Beta vulgaris* L. в РФ и за рубежом и использовании их в селекционном процессе культуры.

Ключевые слова: сахарная свекла, маркер-опосредованная селекция, цитоплазматическая мужская стерильность, SSR-локусы, ПЦР-анализ, SNP, праймеры, гибриды.

Для цитирования: Федулова Т. П., Хуссейн А. С., Налбандян А. А. Перспективная стратегия применения молекулярных маркеров в селекции *Beta vulgaris* L. (обзор) // Аграрный вестник Урала. 2023. № 02 (231). С. 71–82. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-231-02-71-82.

Дата поступления статьи: 06.05.2022, **дата рецензирования:** 15.08.2022, **дата принятия:** 09.12.2022.

Постановка проблемы (Introduction)

Сахарная свекла является важной сельскохозяйственной культурой в России, используется как сырье для производства сахара. При возделывании сахарной свеклы наблюдаются экологические эффекты: она больше других культур поглощает CO₂ и выделяет O₂ на идентичной площади, что противодействует развивающемуся тепличному эффекту; очень эффективно использует влагу как ту, которая находится в почве, так и из выпадающих осадков. Возделывание сахарной свеклы улучшает пло-

родие почвы и способствует повышению продуктивности культур свекловичного севооборота [1]. В процессе изучения отечественных и зарубежных литературных источников выявлены некоторые проблемы в использовании ДНК-технологий в селекции данной важнейшей технической культуры, а именно двулетний цикл развития, перекрестный характер опыления, наличие явлений самонесовместимости, полиплоидии, открытие и использование мутаций ЦМС, раздельноплодности делают сложным вопросы взаимодействия молекулярной гене-

тики и классической селекции, направленных на повышение продуктивности, сахаристости и устойчивости к стрессовым факторам.

В связи с этим большое значение имеет знание современных методов молекулярно-генетических исследований, подходов, на основе которых можно направленно создавать гибриды с желаемыми признаками и свойствами. Эти методы могут быть использованы для наиболее полной характеристики исходного материала и получаемых гибридов. Необходимо также знакомство с последними достижениями ученых разных стран в области молекулярной генетики и селекции сахарной свеклы, совместное использование которых могло бы обеспечить максимальный эффект селекционной работы. Такие исследования в настоящее время проводятся во многих странах Европы, Азии, в США. Отличительной чертой этих исследований является кооперация ученых разного профиля для решения общих проблем, которая осуществляется на уровне специализированных учреждений и НИИ, а также университетов в пределах одного государства и на межгосударственном уровне.

Большое значение в селекции сельскохозяйственных культур имеет использование молекулярно-генетических маркеров, которые в отличие от морфологических не проявляют себя в фенотипе, по количеству превосходят их, не затрагивают физиологию организма, наследуются доминантно (например: RAPD, AFLP) и кодоминантно (например: RFLP, SSRs), не изменяются под воздействием внешней среды. В последнее время широко применяются методы анализа однонуклеотидных замен (SNPs), обуславливающих генетическое разнообразие среди особей вида и встречающихся с различной частотой у разных видов по всему геному. SNP могут вызывать устойчивость к различным абиотическим и биотическим факторам и др. Вместе с тем такие хозяйственно ценные признаки, как урожайность, сахаристость, устойчивость к некоторым био- и абиотическим стрессам, являются полигенными (QTL), что затрудняет их молекулярно-генетическую идентификацию, картирование, так как крайне затруднительно идентифицировать отдельный локус.

Результаты (Results)

При планировании генетических экспериментов и выборе методов селекции необходимо знание молекулярно-генетических особенностей объекта исследований. Одним из важнейших этапов в применении достижений молекулярной биологии для повышения эффективности селекции сахарной свеклы является поиск генов, отвечающих за хозяйственно ценные признаки, их картирование и использование для контроля результатов скрещиваний. Для этих целей в разных странах созданы коллекции зародышевой плазмы диких и культур-

ных видов и форм свеклы и международные базы данных по собранным коллекционным образцам, используемым при проведении таких исследований, имеется Банк генов. К сожалению, зарубежные монографии малодоступны отечественному читателю, а в публикациях российских авторов вопросы молекулярно-генетических исследований сахарной свеклы рассматриваются фрагментарно. Поэтому мы сочли целесообразным обобщить имеющуюся информацию, дополнив ее новейшими научными данными, что обеспечит возможность, на наш взгляд, получить более полное представление о современном состоянии молекулярной генетики и селекции сахарной свеклы, необходимое для составления программ их дальнейшего развития.

Анализ полиморфизма ДНК

Сахарная свекла в молекулярно-генетическом аспекте в Российской Федерации изучена недостаточно и представляет собой интерес как для фундаментальной науки, так и в практических селекционных целях. В селекции данной культуры важную роль играет целенаправленный отбор исходного материала с желаемыми признаками, обладающего высоким уровнем разнообразия, чтобы обеспечить успех при создании высокопродуктивных гибридов. Использование селективных ДНК-маркеров для оценки селекционных коллекций способно значительно ускорить процесс выделения перспективных форм для оптимизации подбора пар скрещиваний. В геномах растений и животных широко распространены микросателлитные повторы, которые окружают многие гены и используются как якорные последовательности к этим генам. SSR-метод (Simple Sequence Repeat) является одним из высокоэффективных и надежных для применения в генетическом анализе [2–5]. Данный метод к настоящему времени широко используется для изучения генофондов многих видов растений, для их картирования и маркирования селекционно-ценных признаков [6–10].

Полиморфизм сортов сахарной свеклы и гибридов при выборе клеток для оценки устойчивости к абиотическим факторам на молекулярном уровне изучали украинские ученые [11]. Авторы исследовали молекулярный и генетический полиморфизм в генотипах сахарной свеклы, используя RAPD- и SSR-анализы. Кластерный анализ с использованием ДНК-маркеров показывает, что термостойкие генотипы сахарной свеклы Ялтушковский МС 72, Украинский МС 70, Украинский МС 72 и Катюша генетически отдалены и, следовательно, могут быть использованы для создания гетерозисных гибридов, устойчивых к засухе.

Генетическое разнообразие и поток генов между дикими, культивируемыми и сорняковыми формами *Beta vulgaris* L. были оценены с помощью RFLP- и микросателлитных маркеров. Модели разнообра-

зия были конгруэнтны для обоих типов маркеров. Генетическое разнообразие дикой свеклы оказалось высоким по своему аллельному числу и по наблюдаемой гетерозиготности, тогда как генофонд культивируемой свеклы был более узок [12; 13].

Разновидностью микросателлитных маркеров являются короткие tandemные повторы (STR). Знание этих функциональных маркеров может быть непосредственно использовано для молекулярной селекции, поскольку они ярко выражены в экспрессируемых областях генома.

Иностранцами авторами проведена оценка биоразнообразия видов сахарной свеклы и их диких родственников и установлена связь экологических данных с новыми генетическими подходами [14]. В данной работе авторы использовали EcoTILLING как молекулярный инструмент для оценки полиморфизмов ДНК в диких популяциях *Beta* и выявления генов-кандидатов, связанных с засухой и солеустойчивостью. Рассмотрены вопросы, связанные с секвенированием следующего поколения (NGS) технологии как новым молекулярным инструментом для оценки адаптивных генетических вариаций на диких родственниках сахарной свеклы

Одним из нежелательных признаков в процессе развития сахарной свеклы является цветущность. Проблема стала беспокоить современного селекционера в связи с большим количеством возделываемых иностранных гибридов и изменением климатических условий. Помимо экологических факторов, таких как низкая температура и длинный световой день на начальных этапах развития корнеплода, оно также обуславливается работой определенного набора генов, комплексно наследуемых и регулирующих переключение жизненного цикла культуры от однолетнего к двулетнему. Перекрестное опыление дикой свеклы *B. maritima* L. с культурной на площадях производства семян может привести к интрогрессии локуса *B*, контролирующего время выхода в стрелку, в двулетние возделываемые гибриды, результатом чего будет засорение гибридов растениями с ранним выходом в стрелку. При этом происходят потери урожая и содержания сахара и возникают проблемы с уборкой урожая. Так, гены *BTC1*, *BvFT1* и *BvFT2* являются основными регуляторами времени цветения. Локус выхода в стрелку *BOLTING TIME CONTROL 1 (BTC1)* отвечает за однолетний цикл развития. В доминантной форме аллеля этот ген обуславливает однолетний цикл развития, в рецессивном – двулетний. Совместно с ним наследуются и находятся под его управлением гены *FLOWERING LOCUS T (FT1 и FT2)*. Ген *BvFT2* отвечает за инициацию цветения, а *BvFT1*, наоборот, подавляет процесс цветения. Доминантная аллель гена *BTC1* репрессирует *BvFT1*, одновременно активируя *BvFT2*, вызывая выход побега и цветение. У растений с двулетним циклом развития экспрес-

сия рецессивной аллели *btc1* увеличивается постепенно, до минимальных показателей экспрессии *BvFT1* во время яровизации, что позволяет снять на этот период супрессию с *BvFT2*, тем самым стимулируя экспрессию для инициации цветения. Кроме того, ген *BvBBX19*, действующий эпистатически на систему генов *BTC1*, *BvFT1* и *BvFT2*, в зависимости от наличия тех или иных полиморфизмов, также может определять цикл развития растений. На сегодняшний день установлена четкая локализация вышеперечисленных генов на хромосомной карте сахарной свеклы, выявлены и описаны SNPs, имеющие решающее значение при регуляции времени выхода в стрелку цветоноса [15–17].

Анализ устойчивости к биотическим факторам

К значительному снижению урожайности корнеплодов, уменьшению содержания сахара и чистоты его выхода приводят также и заболевания сахарной свеклы, вызываемые грибами рода *Fusarium* [18]. У культуры известны устойчивые к *F. oxysporum* линии, но генетическая система, которая контролирует развитие болезни, до сих пор неясна. Тем не менее в недавних исследованиях с помощью подхода генов-кандидатов было выявлено два аллельных варианта предполагаемых генов устойчивости к *Fusarium oxysporum*. Были идентифицированы 2 однонуклеотидные замены (SNP), на 2 и 7 хромосомах, которые позволяют на ранних этапах определять условно устойчивые и чувствительные генотипы [19]. В связи с тем, что у растений сахарной свеклы не установлены конкретные гены/локусы, ответственные за устойчивость к фузариозу, исследование толерантности ведется опосредованно, в частности, путем изучения генов кислых хитиназ. Увеличение активности фермента кислой хитиназы (ЕС 3.2.1.14) прямо пропорционально заражению фитопатогенной инфекцией и, возможно, играет основную роль в формировании защиты растений. У *Beta vulgaris* L. выявлены две изоформы кислой хитиназы (соответствующие гены – *SE2* и *SP2*). Изоформа (*SE2*) проявляет высокую экзохитиназную активность, что позволяет успешно гидролизировать хитоолигосахариды. *SE2*, гликолизированная изоформа хитиназы *SP2*, также способствует защите сахарной свеклы от грибной инфекции [20; 21].

Растения сахарной свеклы поражаются комплексом вредных организмов, включая и нематоды. Галловые нематоды *Meloidogyne* spp. вызывают формирование галлов – новообразований на корнях культуры. Иностранцами учеными в течение многих лет проводились исследования по идентификации локусов, контролирующих толерантность к галловой и свекловичной нематодам. Согласно этим работам, устойчивость к фитогельминтозу достигается вследствие экспрессии гена *R6m-1*. Данный ген обеспечивает стабильный уровень работы

защитных белков, угнетающих фитопатогенное действие протеиназ, посредством которых нематоды воздействуют на растения культуры [22–25].

Одним из наиболее опасных заболеваний сахарной свеклы также является ризомания, вызывающая большие потери урожая корней на 50–70 %, содержания сахара – на 2–4 % и снижающая качество переработки сырья [26]. Болезнь провоцируется вирусом BNYVV (бенивирус некротического пожелтения жилок свеклы), который переносится и инокулируется грибом *Polymyxa betae* [27; 28]. Из-за долговечности спор *P. betae* в почве даже длинные севообороты полностью неэффективны. Устойчивые к ризомании растения можно идентифицировать по фенотипической оценке в поле, химическому анализу корней, методом генотипирования, включая молекулярные маркеры. При обычных методах, применяемых классической селекцией, в поле отбираются для анализа кончики корешков, в то время как для оценки молекулярно-генетическими методами предпочтительным является анализ листового аппарата на ранней стадии развития. Использование гибридов, имеющих генетическую устойчивость – единственная возможность ограничить влияние болезни [29]. Устойчивость коммерческих гибридов в настоящее время достигнута за счет использования одного или двух основных генов, *Rz1* и *Rz2* (*Rizor* или *Holly*). Оба гена получены от морской свеклы итальянского и датского происхождения, соответственно, и оба локализованы на хромосоме 3 [30; 31]. Оценивалась устойчивость к ризомании методом RAPD-анализа. Были идентифицированы маркеры, связанные с обоими генами. Последующие исследования идентифицировали и многочисленные RAPD-маркеры, связанные с *Rz1* и *Rz2*. Поскольку маркеры RAPD являются доминантными, они не могут использоваться непосредственно в маркер-опосредованном отборе. Поэтому были разработаны сначала SCAR-маркеры, а в последнее время и SNP-маркеры, связанные с *Rz1* [32–34].

Анализ устойчивости к абиотическим факторам

Значительное отрицательное влияние на растения сахарной свеклы оказывают и абиотические факторы, такие как засуха, засоление, тяжелые металлы, кислотность почвы и др., что сказывается на урожайности. Системы исследования стресса засухи у растений привели к идентификации большого количества генов, белков и метаболитов, которые отвечают на сильный стресс засухи или на высыхание. Однако, несмотря на выявление многих генов, окончательное понимание механизмов устойчивости к засухе, которые позволяют некоторым видам сохраняться в экстремальных условиях окружающей среды и привели бы к повышению устойчивости к засухе и стабильности урожая растений, не ясны. Большое количество соли, накапливающейся

в почве, препятствует впитыванию воды семенами, вызывает дисбаланс питательных веществ, ферментативное торможение и метаболическую дисфункцию, что приводит к снижению скорости фотосинтеза [35–38]. В долгосрочном эволюционном процессе растения формируют физиологический механизм адаптации в ответ на солевой стресс. Большой успех в решении и понимании проблемы адаптации растений к засолению достигнут с развитием методов молекулярной генетики, что позволило идентифицировать многие гены, активирующиеся при засолении. Выявлено, что в ответ на повышение концентрации NaCl увеличивается уровень экспрессии генов, контролирующих белки семейства NHX-антипортеров, локализованных на клеточной и вакуольной мембранах [39–42].

Тяжелые металлы, такие как Zn, Cd, Ni, Mn, по степени опасности встали в один ряд с пестицидами, двуокисью углерода и серы. Широко применяемые в промышленном производстве, они попадают во внешнюю среду, в почву, загрязняя и отравляя ее. Тяжелые металлы как один из наиболее негативных абиотических факторов вызывают изменения в метаболизме растений, угнетая нормальное функционирование физиологических процессов. В базе данных по *Beta vulgaris* L. описано 9 локусов (аннотированные последовательности) на разных хромосомах, экспрессирующих белки, ответственные за устойчивость сахарной свеклы к тяжелым металлам (NCBI) [43–45].

Современная селекция сахарной свеклы направлена на создание гибридов с высокой степенью раздельноцветковости, хорошим качеством семян, повышенной продуктивностью [46–48]. Такими характеристиками обладают односемянные диплоидные гибриды на основе ЦМС. Посевные качества семян данных гибридов соответствуют технологии возделывания культуры на индустриальной основе.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) регулируется деятельностью митохондриальных генов. Данный признак проявляется образованием пыльников со стерильной пылью; его развитие является результатом ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Механизмы формирования ЦМС у сахарной свеклы, а также конкретные гены, ответственные за этот признак в составе мтДНК, неизвестны, хотя выявлен ряд минисателлитных последовательностей, наличие которых коррелирует с этим признаком [49–52].

Во ВНИИСС им. А. Л. Мазлумова в настоящее время также проводятся широкомасштабные исследования по использованию молекулярно-генетических маркеров в селекционном процессе сахарной свеклы. Так, А. С. Хуссейном с коллегами [53] выявлены новые полиморфизмы в гене *BTCL1*, контролирующем выход в стрелку в генотипах отечественной и зарубежной селекции, позволившие отобрать

источники устойчивости к цветущности. Скрининг регенерантов сахарной свёклы на наличие генов устойчивости к тяжелым металлам позволил выделить сортообразцы с устойчивостью к данному абиотическому стрессу [54]. Молекулярное типирование образцов сахарной свёклы со специфическими праймерами на локусы устойчивости к фузариозу способствовало отбору ценных источников устойчивости к данному заболеванию [55]. Для создания перспективных гибридов осуществлена дифференциация и кластеризация сортообразцов по микросателлитным маркерам, позволившая подобрать наиболее ценные родительские формы для гибридизации [56]. Изучение однонуклеотидных замен (SNPs) в гене устойчивости к галловым нематодам способствовало выделению устойчивых генотипов к данному вредителю [57].

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Установление полиморфных ДНК-маркеров для молекулярного картирования, выявления генетического разнообразия исходного материала сахарной свёклы, подбора родительских пар для гибридизации, идентификации генов, сцепленных с признаком цветущности, отбора селекционного материала, с генами устойчивости к биотическим (фузариоз, фитогельминтоз) и абиотическим стрессорам (засоление, засуха, тяжелые металлы) является актуальным направлением исследований.

Приведенный нами обзор мировой литературы по изучению генетической изменчивости, идентификации и паспортизации селекционных достижений, отбору на основе молекулярных маркеров исходных форм с селекционно и хозяйственно ценными признаками весьма своевременный и актуальный в связи с необходимым сокращением

сроков создания современных гибридов нового поколения и ускоренным ростом их числа.

Всероссийский НИИ сахарной свёклы и сахара имени А. Л. Мазлумова является ведущим и головным учреждением в России, которое не только создает новые высокопродуктивные, устойчивые гибриды сахарной свёклы, но и поддерживает их первичное семеноводство в южных регионах страны, имеет большой практический опыт использования приемов маркер-ориентированной селекции. В декабре 2022 года ВНИИСС им. А. Л. Мазлумова отметил свой 100-летний юбилей. ВНИИСС сегодня – это крупный научно-методический центр, в котором проводятся исследования по всем основным проблемам свекловодства в России. Селекционная работа сахарной свёклы неразрывно связана с всесторонним изучением и испытанием тысяч исходных образцов, десятков хозяйственно-полезных признаков им присущих и огромного количества всевозможных комбинаций. Все это привело к необходимости широкого использования для ускоренного создания гибридов нового поколения современных молекулярно-генетических и биотехнологических методов, чем и обоснован выбор публикации данного обзора. Внедрение инновационных ДНК-технологий обеспечит новый уровень сельского хозяйства за счет разработки и применения в селекционном процессе методов ДНК-диагностики генов, улучшающих качество сельскохозяйственной продукции. Совершенно очевидна перспективность проведения таких исследований комплексно специалистами разного профиля, для чего желательно сотрудничество между учеными соответствующих учреждений как внутри страны, так и за рубежом.

Библиографический список

1. Корниенко А. В., Буторина А. К. Генетика и селекция сахарной свёклы *Beta vulgaris* L. Воронеж: Воронежский ЦНТИ, 2012. 391 с.
2. Федулова Т. П., Федорин Д. Н. Использование ПЦР-анализа для выявления генетического полиморфизма сортоформ свёклы корнеплодной *Beta vulgaris* L. // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2012. № 3 (122). С. 94–99.
3. Хлесткина Е. К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4 (2). С. 1044–1054
4. Smulders M., Esselink G., Danny G., Riek J., Vosman B. Characterisation of sugar beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) varieties using microsatellite markers // BMC Genetics. 2010. No. 11. Article number 41. DOI: 10.1186/1471-2156-11-41.
5. Simko I., Eujayl I., van Hintum T. J. Empirical evaluation of DArT, SNP, and SSR marker-systems for genotyping, clustering, and assigning sugar beet hybrid varieties into populations // Plant Science. 2012. No. 184. Pp. 54–62. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.12.009.
6. Чесноков Ю. В. Генетические маркеры: сравнительная классификация молекулярных маркеров // Овощи России. 2018. № 3 (41). С. 11–15.
7. Канукова К. Р., Газаев И. Х., Сабанчиева Л. К., Боготова З. И., Аппаев С. П. ДНК-маркеры в растениеводстве // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. 2019. № 6 (92). С. 221–232.
8. Sandhu K., Sarao K., Meenakshi G., Uppal S., Pritpal S., Satveer K., Jaspreet K. Profiling of sugar beet genotypes for agronomical, sugar quality and forage traits and their genetic diversity analysis using SSR markers // Electronic Journal of Plant Breeding. 2016. No. 7. Pp. 253–266. DOI: 10.5958/0975-928X.2016.00033.8.

9. Taheri S., Abdullah L., Yusop M., Hanafi M., Sahebi M., Azizi P., Shamshiri R. Mining and Development of Novel SSR Markers Using Next Generation Sequencing (NGS) Data in Plants // *Molecules*. 2018. No. 23. Article number 399. DOI: 10.3390/molecules23020399.
10. Spadoni A., Sion S., Gadaleta S., Savoia M., Piarulli L., Fanelli V., Rienzo V., Taranto F., Miazzi M., Montemurro C., Sabetta W. A Simple and Rapid Method for Genomic DNA Extraction and Microsatellite Analysis in Tree Plants // *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2019. No. 21 (5). Pp. 1215–1226.
11. Кляченко О. Л., Присяжнюк Л. М. Изучение аллельного состояния микросателлитных локусов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) [Электронный ресурс] // *Живые и биокосные системы*. 2014. № 8 (5). URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-8/article-5> (дата обращения: 20.02.2022).
12. Holtgräwe D., Rosleff Th., Vieho P., Schneider J., Schulz B., Borchardt D., Kraft Th., Himmelbauer H., Weisshaar B. Polymorphisms and Their Application for Extending the Genetic Map of Sugar Beet (*Beta vulgaris*) // *PLOS ONE*. 2014. No. 9 (10). Pp. 1–10. DOI: 10.1371/journal.pone.0110113.
13. Dohm J. C., Minoche A. E., Holtgrawe D., Capella-Gutierrez S., Zakrzewski F. The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet (*Beta vulgaris*) // *Nature*. 2014. No. 505. Pp. 546–549. DOI: 10.1038/nature12817.
14. Broccanello Ch., Chiodi C., Funk A., Mitchell McGrath J., Panella L., Stevanato P. Comparison of three PCR-based assays for SNP genotyping in plants // *Plant Methods*. 2018. No. 14. Article number 28. DOI: 10.1186/s13007-018-0295-6.
15. Abegg F. A. A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship // *Journal of Agricultural Research*. 1936. No. 53. Pp. 493–511.
16. Tränkner C., Lemnian I. M., Emrani N., Pfeiffer N., Tiwari S. P., Kopisch-Obuch F. J. A detailed analysis of the BR1 locus suggests a new mechanism for bolting after winter in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *Frontiers in Plant Science*. 2016. No. 7. Article number 1662. DOI: 10.3389/fpls.2016.01662.
17. Höft N., Dally N., Hasler M., Jung Ch. Haplotype Variation of Flowering Time Genes of Sugar Beet and Its Wild Relatives and the Impact on Life Cycle Regimes // *Frontiers in Plant Science*. 2018. No. 8. Article number 2211. DOI: 10.3389/fpls.2017.02211.
18. Hanson L., Lucchi De Ch., Stevanato P., McGrath M., Panella L., Sella L., Biaggi De M., Concheri G. Root rot symptoms in sugar beet lines caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *Betae* // *European Journal of Plant Pathology*. 2018. No. 150. Pp. 589–593. DOI: 10.1007/s10658-017-1302-x.
19. De Lucchi Ch., Stevanato P., Hanson L., McGrath J., Panella L., De Biaggi M., Broccanello C., Bertaggia M., Sella L., Concheri G. Molecular markers for improving control of soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum* in sugar beet // *Euphytica*. 2017. No. 213 (3). Article number 71. DOI: 10.1007/s10681-017-1859-7.
20. Nagpure A., Choudhary B., Gupta R. Chitinases: in agriculture and human healthcare // *Critical Reviews in Biotechnology*. 2014. No. 34 (3). Pp. 215–232. DOI: 10.3109/07388551.2013.790874.
21. Yezhebeyeva R., Abekova A., Konysbekov K., Bastaubayeva Sh., Kabdrahmanova A., Absattrova A., Shavrukov Y. Two sugar beet chitinase genes, BvSP2 and BvSE2, analysed with SNP Amplifluor-like markers, are highly expressed after *Fusarium* root rot inoculation and field susceptibility trial // *PeerJ*. 2018. No. 6. Pp. 2–19. DOI: 10.7717/peerj.5127.
22. Налбандян А. А., Федулова Т. П., Голева Г. Г. ПЦР-идентификация гена устойчивости R6m-1 к корневым нематодам сахарной свеклы // *Вестник Воронежского государственного аграрного университета*. 2018. No. 2 (57). Pp. 43–48.
23. Weiland J., Yu M. A Cleaved Amplified Polimorphic Sequence (CAPS) Marker Associated with Root-Knot Nematode Resistance in Sugar beet // *Crop Science*. 2003. No. 43. Pp. 1814–1818. DOI: 10.2135/cropsci2003.1814.
24. Bakooie M., Pourjam E., Mahmoudi S., Safaie N., Naderpour M. Development of an SNP Marker for Sugar Beet Resistance/Susceptible Genotyping to Root-Knot Nematode // *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2015. No. 17. Pp. 443–454.
25. Ghaemir R., Pourjam E., Safaie N. Molecular insights into the compatible and incompatible interactions between sugar beet and the beet cyst nematode // *BMC Plant Biology*. 2020. No. 20. Article number 483. DOI: 10.1186/s12870-020-02706-8.
26. Norouzi P, Stevanato P., Mahmoudi S., Fasahat P., Biancardi E. Molecular Progress in Sugar Beet Breeding for Resistance to Biotic Stresses in Sub-Arid Conditions-Current Status and Perspectives // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2017. No. 20 (2). Pp. 99–105. DOI: 10.1007/s12892-016-0090-0.
27. Tamada T., Schmitt C., Saito M., Guilley H., Richards K., Jonard G. High resolution analysis of the read through domain of beet necrotic yellow vein virus read through protein: a KTER motif is important for efficient transmission of the virus by *Polymyxa betae* // *Journal of General Virology*. 1996. No. 77. Pp. 1359–1367.
28. Tamada T., Uchino Y., Kusume T., Iketani-Saito M., Chiba S., Andika I., Kondo H. Pathogenetic roles of beet necrotic yellow vein virus RNA5 in the exacerbation of symptoms and yield reduction, development of scab-like

symptoms, and Rz1-resistance breaking in sugar beet // *Plant Pathology*. 2021. No. 70. Pp. 219–232. DOI: 10.1111/ppa.13266.

29. Biancardi E., Lewellen R., Biaggi M., Erichsen A., Stevanato P. The origin of rhizomania resistance in sugar beet // *Euphytica*. 2002. No. 127. Pp. 383–397.

30. Stevanato P., Biaggi M., Broccanello Ch., Biancardi E., Saccomani M. Molecular genotyping of “Rizor” and “Holly” rhizomania resistances in sugar beet // *Euphytica*. 2015. No. 206. Pp. 427–431. DOI: 10.1007/s10681-015-1503-3.

31. Litwiniec A., Goška M., Choińska B., Kuźdowicz M., Łukanowski A., Skibowska B. Evaluation of rhizomania-resistance segregating sequences and overall genetic diversity pattern among selected accessions of Beta and Patellifolia. Potential implications of breeding for genetic bottlenecks in terms of rhizomania resistance // *Euphytica*. 2016. No. 207. Pp. 685–706. DOI: 10.1007/s10681-015-1570-5.

32. Amiri R., Mesbah M., Moghaddam M., Bihanta S., Mohammadi A., Norouzi P. A new RAPD marker for beet necrotic yellow vein virus resistance gene in Beta vulgaris // *Biologia Plantarum*. 2009. No. 53. Pp. 112–119.

33. Fegghi A., Norouzi P., Saidi A., Zamani K., Amiri R. Identification of SCAR and RAPD markers linked to Rz1 gene in Holly sugar beet using BSA and two genetic distance estimation methods [e-resource] // *Electronic Journal of Plant Breeding*. 2012. No. 3 (1). Pp. 598–605. URL: <https://doaj.org/article/205c7ea5994542b287c276aef860c828> (date of reference: 20.02.2022).

34. Litwiniec A., Łukanowski A., Goška M. RNA silencing mechanisms are responsible for outstanding resistance of some wild beets against rhizomania. A preliminary evidence-based hypothesis // *Journal of Animal and Plant Sciences*. 2014. No. 21. Pp. 3273–3292.

35. Jin H., Dong D., Yang Q., Zhu D. Salt-responsive transcriptome profiling of suaeda glauca via RNA sequencing // *PLOS ONE*. 2016. No. 11. Article number 0150504. DOI:10.1371/journal.pone.0150504.

36. Ali Sh., Rizwan M., Qayyum M., Sik-Ok Y., Ibrahim M., Riaz M., Arif M., Hafeez F., Al-Wabel M., Shahzad A. Biochar soil amendment on alleviation of drought and salt stress in plants: a critical review // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. No. 24. Pp. 12700–12712. DOI: 10.1007/s11356-017-8904-x.

37. Wedeking R., Mahlein A.-K., Steiner U., Oerke E.-C., Goldbach H. E., Wimmer M. A. Osmotic adjustment of young sugar beets (Beta vulgaris) under progressive drought stress and subsequent rewatering assessed by metabolite analysis and infrared thermography // *Functional Plant Biology*. 2017. No. 44. Pp. 119–133. DOI: 10.1071/FP16112.

38. Geng G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. No. 20 (23). Article number 5910. DOI: 10.3390/ijms20235910.

39. Rodríguez-Rosales M., Gálvez F., Huertas R., Aranda M., Baghour M., Cagnac O., Venema K. Plant NHX cation/proton antiporters // *Plant Signaling & Behavior*. 2009. No. 4 (4). Pp. 265–276. DOI: 10.4161/psb.4.4.7919.

40. Adler G., Blumwald E., Bar-Zvi D. The sugar beet gene encoding the sodium/proton exchanger 1 (BvNHX1) is regulated by a MYB transcription factor // *Planta*. 2010. No. 232. Pp. 187–195. DOI: 10.1007/s00425-010-1160-7.

41. Gui G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. No. 20 (23). Article number 5910. DOI: 10.3390/ijms20235910.

42. Liu L., Wang B., Liu D., Zou Ch., Wu P., Wang Z., Wang Y., Li C. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal mechanisms of adaptation to salinity in which carbon and nitrogen metabolism is altered in sugar beet roots // *BMC Plant Biology*. 2020. No. 20. Article number 138. DOI: 10.1186/s12870-020-02349-9.

43. Erbasol I., Ozan Bozdag G., Koc A., Pedas P., Karakaya H. Characterization of two genes encoding metal tolerance proteins from Beta vulgaris subspecies maritima that confers manganese tolerance in yeast // *Biometals Springer*. 2013. No. 26. Pp. 795–804. DOI: 10.1007/s10534-013-9658-7.

44. Ricachenevsky F., Menguer P., Sperotto R., Williams L., Fett J. Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies // *Frontiers in Plant Science*. 2013. No. 4. Article number 144. DOI: 10.3389/fpls.2013.00144.

45. Viehweger K. How plants cope with heavy metals // *Botanical Studies*. 2014. No. 55. Article number 35. DOI: 10.1186/1999-3110-55-35.

46. Ошевнев В. П., Грибанова Н. П., Васильченко Е. Н., Бердников Р. В. Стабилизация признака односемянности при создании компонентов гибридов сахарной свеклы // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2018. № 20 (2). С. 186–191.

47. Hemayati S., Taleghani D., Shahmoradi Sh. Effects of steckling weight and planting density on sugar beet (Beta vulgaris L.) monogerm seed yield and qualitative traits // *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 2008. No. 11 (2). Pp. 226–231. DOI: 10.3923/pjbs.2008.226.231.

48. Amiri R., Sarafraz E., Sadat Noori S., Norouzi P., Seyedmohammadi N. A new molecular marker linked to gene for monogermity in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *Romanian Agricultural Research*. 2011. No. 28. Pp. 95–101.
49. Брагин А. Г., Иванов М. К., Федосеева Л. А., Дымшиц Г. М. Анализ гетероплазматического состояния митохондриальной ДНК фертильных и мужскостерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2011. № 15 (3). С. 585–590.
50. Федулова Т. П., Налбандян А. А., Дуванова Т. Н. Скрининг исходных материалов сахарной свёклы на наличие минисателлитных локусов TRs, связанных с ЦМС // *Сахар*. 2022. № 3. С. 38–42. DOI: 10.24412/2413-5518-2022-3-38-41.
51. Nishizawa S., Kubo T., Mikami T. Variable number of tandem repeat loci in the mitochondrial genomes of beets // *Current Genetics*. 2000. No. 37. Pp. 34–38. DOI: 10.1007/s002940050005.
52. Xia H., Zhao W., Shi Y., Wang X., Wang B. Microhomologies Are Associated with Tandem Duplications and Structural Variation in Plant Mitochondrial Genomes // *Genome Biology and Evolution*. 2020. No. 12 (11). Pp. 1965–1974. DOI: 10.1093/gbe/evaa/172.
53. Хуссейн А. С., Налбандян А. А., Федулова Т. П., Черепухина И. В., Крюкова Т. И., Михеева Н. Р., Руденко Т. С.. Новые полиморфизмы в гене ВТС1 сахарной свеклы // *Биотехнология*. 2020. № 36 (6). С. 66–71. DOI: 10.21519/0234-2758-2020-36-6-66-71.
54. Хуссейн А. С., Михеева Н. Р., Налбандян А. А., Черкасова Н. Н. Скрининг растений-регенерантов сахарной свёклы на наличие гена устойчивости к тяжелым металлам МТР4 // *Биотехнология*. 2021. № 37 (4). С. 14–19. DOI: 10.21519/0234-2758-2021-37-4-14-19.
55. Налбандян А. А., Хуссейн А. С., Федулова Т. П., Руденко Т. С., Михеева Н. Р., Селиванова Г. А. Изучение гена кислой хитиназы SE2 в генотипах сахарной свеклы // *Аграрная наука*. 2021. № 348 (4). С. 88–90. DOI: 10.32634/0869-8155-2021-348-4-88-90.
56. Nalbandyan A. A., Hussein A. S., Fedulova T. P., Cherepukhina I. V., Kryukova T. I., Rudenko T. S., Mikheeva N. R., Moiseenko A. V. Differentiation of Sugar Beet Varieties Using SSR Markers: A Tool to Create Promising Hybrids // *Russian Agricultural Sciences*. 2020. No. 46 (5). Pp. 442–446. DOI: 10.3103/S1068367420050146.
57. Хуссейн А. С., Налбандян А. А., Федулова Т. П., Крюкова Т. И., Фомина А. С., Моисеенко А. В. Нуклеотидные замены в гене устойчивости к галловым нематодам сахарной свеклы // *Аграрная наука*. 2022. № 355 (1). С. 110–113. DOI: 10.32634/0869-8155-2022-355-1-110-113.

Об авторах:

Татьяна Петровна Федулова¹, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории маркер-ориентированной селекции, ORCID 0000-0002-8226-2594, AuthorID 460741; +7 903 030-79-59, maselect@mail.ru

Ахмад Садун Хуссейн¹, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории маркер-ориентированной селекции, ORCID 0000-0002-2427-3279, AuthorID 741179; +7 920 216-03-78, ahmad_saadon@yahoo.com

Арпине Артаваздовна Налбандян¹, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией маркер-ориентированной селекции, ORCID 0000-0001-5959-047X, AuthorID 761543; +7 951 871-27-60, arpnal@rambler.ru

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А. Л. Мазлумова, ВНИИСС, Россия

Perspective strategy of using molecular markers in breeding of *Beta vulgaris* L. (review)

T. P. Fedulova¹, A. S. Hussein¹, A. A. Nalbandyan¹✉

¹ All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar named after A. L. Mazlumov, VNIISS, Russia

✉ E-mail: arpnal@rambler.ru

Abstract. Aim of the investigations is to study, summarize and analyze domestic and foreign literature concerning interaction of molecular genetics and classical sugar beet breeding for improvement of resistance to biotic and abiotic stresses. The problems are: 1) to analyze a current state of molecular-genetic investigations in domestic and foreign literature; 2) to study problems of marker-oriented breeding; 3) to estimate development prospects of sugar

beet molecular research in Russian Federation. **Methods.** Analytical methods to inspect and handle information from international databases (PubMed, NCBI, and Academy Google) have been used to study modern strategy of molecular-genetic marking. **Results.** Use of DNA-technologies is an important part of modern breeding of agricultural crops. There have been discussed the research data permitting to get a more comprehensive idea of current state of sugar beet molecular genetics and breeding that is necessary to work out programs of their further development. There have been presented the results of foreign authors' experiments and our own investigations on determining DNA-markers to study genetical polymorphism of sugar beet breeding material, select parent pairs for hybridization, identify genes of resistance to bolting, select breeding material with genes of resistance to biotic (*Fusarium* spp., nematodes, rhizomania) and abiotic stressors (salinization, drought, heavy metals). Now, wide-scale studies on using molecular-genetic markers in sugar beet breeding process have been carried out by Federal State Budgetary Scientific Institution "The A. L. Mazlumov All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar". Use of molecular markers is one of the basic methods in plant breeding because of their general allocation throughout a genome and practical universality of application. In the article, advisability to use actual methods of sugar beet genome analysis employing DNA-markers in breeding process is considered. **Scientific novelty** involves estimation of the current state of *Beta vulgaris* L. molecular-genetic investigations in Russian Federation and abroad and their use in the crop breeding process.

Keywords: sugar beet, marker-mediated breeding, cytoplasmic male sterility, SSR-loci, the PCR-analysis, SNP, primers, hybrids.

For citation: Fedulova T. P., Hussein A. S., Nalbandyan A. A. Perspektivnaya strategiya primeneniya molekulyarnykh markerov v selektsii *Beta vulgaris* L. (obzor) Perspective strategy of using molecular markers in breeding of *Beta vulgaris* L. (review) // Agrarian Bulletin of the Urals. 2023. No. 02 (231). Pp. 71–82. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-231-02-71-82. (In Russian.)

Date of paper submission: 06.05.2022, **date of review:** 15.08.2022, **date of acceptance:** 09.12.2022.

References

1. Kornienko A. V., Butorina A. K. Genetika i selektsiya sakharnoy svekly *Beta vulgaris* L. [Genetics and breeding of sugar beet *Beta vulgaris* L.]. Voronezh, CNTI. 2012. 391 p. (In Russian.)
2. Fedulova T. P., Fedorin D. N. Ispol'zovanie PTsR-analiza dlya vyyavleniya geneticheskogo polimorfizma sortotipov svekly korneplodnoy *Beta Vulgaris* L. [The use of PCR analysis to identify genetic polymorphism of root beet cultivars *Beta vulgaris* L.] // Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences. 2012. No. 3 (122). Pp. 94–99. (In Russian.)
3. Khlestkina E. K. Molekulyarnye markery v geneticheskikh issledovaniyakh i v selektsii. [Molecular markers in genetic studies and breeding] // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013. Vol. 17. No. 4 (2). Pp. 1044–1054. (In Russian.)
4. Smulders M., Esselink G., Danny G., Riek J., Vosman B. Characterisation of sugar beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) varieties using microsatellite markers // BMC Genetics. 2010. No. 11. Article number 41. DOI: 10.1186/1471-2156-11-41.
5. Simko I., Eujayl I., van Hintum T. J. Empirical evaluation of DArT, SNP, and SSR marker-systems for genotyping, clustering, and assigning sugar beet hybrid varieties into populations // Plant Science. 2012. No. 184. Pp. 54–62. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.12.009.
6. Chesnokov Yu. V. Geneticheskie markery: sravnitel'naya klassifikatsiya molekulyarnykh markerov [Genetic markers: comparative classification of molecular markers] // Vegetable crops of Russia. 2018. No. 3. Pp. 11–15. DOI: 10.18619/2072-9146-2018-3-11-15. (In Russian.)
7. Kanukova K. R., Gazaev I. Kh., Sabanchieva L. K., Bogotova Z. I., Appaev S. P. DNK-markery v rastenievodstve [DNA Markers in crop production] // News of the Kabardino-Balkarian Scientific center of RAS. 2019. No. 6 (92). Pp. 221–232. (In Russian.)
8. Sandhu K., Sarao K., Meenakshi G., Uppal S., Pritpal S., Satveer K., Jaspreet K. Profiling of sugar beet genotypes for agronomical, sugar quality and forage traits and their genetic diversity analysis using SSR markers // Electronic Journal of Plant Breeding. 2016. No. 7. Pp. 253–266. DOI: 10.5958/0975-928X.2016.00033.8.
9. Taheri S., Abdullah L., Yusop M., Hanafi M., Sahebi M., Azizi P., Shamshiri R. Mining and Development of Novel SSR Markers Using Next Generation Sequencing (NGS) Data in Plants // Molecules. 2018. No. 23. Article number 399. DOI: 10.3390/molecules23020399.
10. Spadoni A., Sion S., Gadaleta S., Savoia M., Piarulli L., Fanelli V., Rienzo V., Taranto F., Miazzi M., Montemurro C., Sabetta W. A Simple and Rapid Method for Genomic DNA Extraction and Microsatellite Analysis in Tree Plants // Journal of Agricultural Science and Technology. 2019. No. 21 (5). Pp. 1215–1226.

11. Klyachenko O. L., Prisyazhnyuk L. M. Izuchenie allel'nogo sostoyaniya mikrosatellitnykh lokusov sakharnoy svekly (*Beta vulgaris* L.) [The study of the allelic state of microsatellite loci of sugar beet (*Beta vulgaris* L.)] [e-resource] // *Zhivyye i biokosnyye sistemy*. 2014. No. 8 (5). URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-8/article-5> (date of reference: 20.02.2022). (In Russian.)
12. Holtgräwe D., Rosleff Th., Vieho P., Schneider J., Schulz B., Borchardt D., Kraft Th., Himmelbauer H., Weisshaar B. Polymorphisms and Their Application for Extending the Genetic Map of Sugar Beet (*Beta vulgaris*) // *PLOS ONE*. 2014. No. 9 (10). Pp. 1–10. DOI: 10.1371/journal.pone.0110113.
13. Dohm J. C., Minoche A. E., Holtgrawe D., Capella-Gutierrez S., Zakrzewski F. The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet (*Beta vulgaris*) // *Nature*. 2014. No. 505. Pp. 546–549. DOI: 10.1038/nature12817.
14. Broccanello Ch., Chiodi C., Funk A., Mitchell McGrath J., Panella L., Stevanato P. Comparison of three PCR-based assays for SNP genotyping in plants // *Plant Methods*. 2018. No. 14. Article number 28. DOI: 10.1186/s13007-018-0295-6.
15. Abegg F. A. A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship // *Journal of Agricultural Research*. 1936. No. 53. Pp. 493–511.
16. Tränkner C., Lemnian I. M., Emrani N., Pfeiffer N., Tiwari S. P., Kopisch-Obuch F. J. A detailed analysis of the BR1 locus suggests a new mechanism for bolting after winter in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *Frontiers in Plant Science*. 2016. No. 7. Article number 1662. DOI: 10.3389/fpls.2016.01662.
17. Höft N., Dally N., Hasler M., Jung Ch. Haplotype Variation of Flowering Time Genes of Sugar Beet and Its Wild Relatives and the Impact on Life Cycle Regimes // *Frontiers in Plant Science*. 2018. No. 8. Article number 2211. DOI: 10.3389/fpls.2017.02211.
18. Hanson L., Lucchi De Ch., Stevanato P., McGrath M., Panella L., Sella L., Biaggi De M., Concheri G. Root rot symptoms in sugar beet lines caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *Betae* // *European Journal of Plant Pathology*. 2018. No. 150. Pp. 589–593. DOI: 10.1007/s10658-017-1302-x.
19. De Lucchi Ch., Stevanato P., Hanson L., McGrath J., Panella L., De Biaggi M., Broccanello C., Bertaggia M., Sella L., Concheri G. Molecular markers for improving control of soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum* in sugar beet // *Euphytica*. 2017. No. 213 (3). Article number 71. DOI: 10.1007/s10681-017-1859-7.
20. Nagpure A., Choudhary B., Gupta R. Chitinases: in agriculture and human healthcare // *Critical Reviews in Biotechnology*. 2014. No. 34 (3). Pp. 215–232. DOI: 10.3109/07388551.2013.790874.
21. Yerzhebayeva R., Abekova A., Konysbekov K., Bastaubayeva Sh., Kabdrahmanova A., Absattrova A., Shavrukov Y. Two sugar beet chitinase genes, BvSP2 and BvSE2, analysed with SNP Amplifluor-like markers, are highly expressed after *Fusarium* root rot inoculation and field susceptibility trial // *PeerJ*. 2018. No. 6. Pp. 2–19. DOI: 10.7717/peerj.5127.
22. Nalbandyan A. A., Fedulova T. P., Goleva G. G. PTsR-identifikatsiya gena ustoychivosti R6m-1 k kornevym nematodam sakharnoy svekly [PCR Identification of the R6m-1 gene of sugar beet resistance to root-knot nematode] // *Vestnik of Voronezh State Agrarian University*. 2018. No. 2 (57). Pp. 43–48. (In Russian.)
23. Weiland J., Yu M. A Cleaved Amplified Polimorphic Sequence (CAPS) Marker Associated with Root-Knot Nematode Resistance in Sugar beet // *Crop Science*. 2003. No. 43. Pp. 1814–1818. DOI: 10.2135/cropsci2003.1814.
24. Bakooie M., Pourjam E., Mahmoudi S., Safaie N., Naderpour M. Development of an SNP Marker for Sugar Beet Resistance/Susceptible Genotyping to Root-Knot Nematode // *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2015. No. 17. Pp. 443–454.
25. Ghaemir R., Pourjam E., Safaie N. Molecular insights into the compatible and incompatible interactions between sugar beet and the beet cyst nematode // *BMC Plant Biology*. 2020. No. 20. Article number 483. DOI: 10.1186/s12870-020-02706-8.
26. Norouzi P, Stevanato P., Mahmoudi S., Fasahat P., Biancardi E. Molecular Progress in Sugar Beet Breeding for Resistance to Biotic Stresses in Sub-Arid Conditions-Current Status and Perspectives // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2017. No. 20 (2). Pp. 99–105. DOI: 10.1007/s12892-016-0090-0.
27. Tamada T., Schmitt C., Saito M., Guilley H., Richards K., Jonard G. High resolution analysis of the read through domain of beet necrotic yellow vein virus read through protein: a KTER motif is important for efficient transmission of the virus by *Polymyxa betae* // *Journal of General Virology*. 1996. No. 77. Pp. 1359–1367.
28. Tamada T., Uchino Y., Kusume T., Iketani-Saito M., Chiba S., Andika I., Kondo H. Pathogenetic roles of beet necrotic yellow vein virus RNA5 in the exacerbation of symptoms and yield reduction, development of scab-like symptoms, and Rz1-resistance breaking in sugar beet // *Plant Pathology*. 2021. No. 70. Pp. 219–232. DOI: 10.1111/ppa.13266.
29. Biancardi E., Lewellen R., Biaggi M., Erichsen A., Stevanato P. The origin of rhizomania resistance in sugar beet // *Euphytica*. 2002. No. 127. Pp. 383–397.

30. Stevanato P., Biaggi M., Broccanello Ch., Biancardi E., Saccomani M. Molecular genotyping of “Rizor” and “Holly” rhizomania resistances in sugar beet // *Euphytica*. 2015. No. 206. Pp. 427–431. DOI: 10.1007/s10681-015-1503-3.
31. Litwiniec A., Goška M., Choińska B., Kuźdowicz M., Łukanowski A., Skibowska B. Evaluation of rhizomania-resistance segregating sequences and overall genetic diversity pattern among selected accessions of Beta and Patellifolia. Potential implications of breeding for genetic bottlenecks in terms of rhizomania resistance // *Euphytica*. 2016. No. 207. Pp. 685–706. DOI: 10.1007/s10681-015-1570-5.
32. Amiri R., Mesbah M., Moghaddam M., Bihanta S., Mohammadi A., Norouzi P. A new RAPD marker for beet necrotic yellow vein virus resistance gene in Beta vulgaris // *Biologia Plantarum*. 2009. No. 53. Pp. 112–119.
33. Fegghi A., Norouzi P., Saidi A., Zamani K., Amiri R. Identification of SCAR and RAPD markers linked to Rz1 gene in Holly sugar beet using BSA and two genetic distance estimation methods [e-resource] // *Electronic Journal of Plant Breeding*. 2012. No. 3 (1). Pp. 598–605. URL: <https://doaj.org/article/205c7ea5994542b287c276aef860c828> (date of reference: 20.02.2022).
34. Litwiniec A., Łukanowski A., Goška M. RNA silencing mechanisms are responsible for outstanding resistance of some wild beets against rhizomania. A preliminary evidence-based hypothesis // *Journal of Animal and Plant Sciences*. 2014. No. 21. Pp. 3273–3292.
35. Jin H., Dong D., Yang Q., Zhu D. Salt-responsive transcriptome profiling of Suaeda glauca via RNA sequencing // *PLOS ONE*. 2016. No. 11. Article number 0150504. DOI:10.1371/journal.pone.0150504.
36. Ali Sh., Rizwan M., Qayyum M., Sik-Ok Y., Ibrahim M., Riaz M., Arif M., Hafeez F., Al-Wabel M., Shahzad A. Biochar soil amendment on alleviation of drought and salt stress in plants: a critical review // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. No. 24. Pp. 12700–12712. DOI: 10.1007/s11356-017-8904-x.
37. Wedeking R., Mahlein A.-K., Steiner U., Oerke E.-C., Goldbach H. E., Wimmer M. A. Osmotic adjustment of young sugar beets (Beta vulgaris) under progressive drought stress and subsequent rewatering assessed by metabolite analysis and infrared thermography // *Functional Plant Biology*. 2017. No. 44. Pp. 119–133. DOI: 10.1071/FP16112.
38. Geng G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. No. 20 (23). Article number 5910. DOI: 10.3390/ijms20235910.
39. Rodríguez-Rosales M., Gálvez F., Huertas R., Aranda M., Baghour M., Cagnac O., Venema K. Plant NHX cation/proton antiporters // *Plant Signaling & Behavior*. 2009. No. 4 (4). Pp. 265–276. DOI: 10.4161/psb.4.4.7919.
40. Adler G., Blumwald E., Bar-Zvi D. The sugar beet gene encoding the sodium/proton exchanger 1 (BvNHX1) is regulated by a MYB transcription factor // *Planta*. 2010. No. 232. Pp. 187–195. DOI: 10.1007/s00425-010-1160-7.
41. Gui G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. No. 20 (23). Article number 5910. DOI: 10.3390/ijms20235910.
42. Liu L., Wang B., Liu D., Zou Ch., Wu P., Wang Z., Wang Y., Li C. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal mechanisms of adaptation to salinity in which carbon and nitrogen metabolism is altered in sugar beet roots // *BMC Plant Biology*. 2020. No. 20. Article number 138. DOI: 10.1186/s12870-020-02349-9.
43. Erbasol I., Ozan Bozdag G., Koc A., Pedas P., Karakaya H. Characterization of two genes encoding metal tolerance proteins from Beta vulgaris subspecies maritima that confers manganese tolerance in yeast // *Biomaterials* Springer. 2013. No. 26. Pp. 795–804. DOI: 10.1007/s10534-013-9658-7.
44. Ricachenevsky F., Menguer P., Sperotto R., Williams L., Fett J. Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies // *Frontiers in Plant Science*. 2013. No. 4. Article number 144. DOI: 10.3389/fpls.2013.00144.
45. Viehweger K. How plants cope with heavy metals // *Botanical Studies*. 2014. No. 55. Article number 35. DOI: 10.1186/1999-3110-55-35.
46. Oshevnev V. P., Gribanova N. P., Vasil'chenko E. N., Berdnikov R. V. Stabilizatsiya priznaka odnosemyanosti pri sozdanii komponentov gibridov sakharnoy svekly [Stabilization of the monogermity trait when developing sugar beet hybrid components] // *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2018. No. 20 (2). Pp. 186–191. (In Russian.)
47. Hemayati S., Taleghani D., Shahmoradi Sh. Effects of steckling weight and planting density on sugar beet (Beta vulgaris L.) monogerm seed yield and qualitative traits // *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 2008. No. 11 (2). Pp. 226–231. DOI: 10.3923/pjbs.2008.226.231.
48. Amiri R., Sarafraz E., Sadat Noori S., Norouzi P., Seyedmohammadi N. A new molecular marker linked to gene for monogermity in sugar beet (Beta vulgaris L.) // *Romanian Agricultural Research*. 2011. No. 28. Pp. 95–101.
49. Bragin A. G., Ivanov M. K., Fedoseeva L. A., Dymshits G. M. Analiz geteroplazmaticheskogo sostoyaniya mitokhondrial'noy DNK fertil'nykh i muzhskosteril'nykh rasteniy sakharnoy svekly (Beta vulgaris) [Analysis of

mitochondrial DNA heteroplasmy of fertile and male-sterile sugar beet plants (*Beta vulgaris*) // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2011. No. 15 (3). Pp. 585–590. (In Russian.)

50. Fedulova T. P., Nalbandyan A. A., Duvanova T. N. Skrining iskhodnykh materialov sakharnoy svekly na nalichie minisatellitnykh lokusov TRs, svyazannykh s TsMS [Monitoring of sugar beet initial materials for presence of minisatellite TRs loci related to CMS] // Sahar. 2022. No. 3. Pp. 38–42. DOI: 10.24412/2413-5518-2022-3-38-41. (In Russian.)

51. Nishizawa S., Kubo T., Mikami T. Variable number of tandem repeat loci in the mitochondrial genomes of beets // Current Genetics. 2000. No. 37. Pp. 34–38. DOI: 10.1007/s002940050005.

52. Xia H., Zhao W., Shi Y., Wang X., Wang B. Microhomologies Are Associated with Tandem Duplications and Structural Variation in Plant Mitochondrial Genomes // Genome Biology and Evolution. 2020. No. 12 (11). Pp. 1965–1974. DOI: 10.1093/gbe/evaa/172.

53. Khusseyn A. S., Nalbandyan A. A., Fedulova T. P., Cherepukhina I. V., Kryukova T. I., Mikheeva N. R., Rudenko T. S.. Novye polimorfizmy v gene BTC1 sakharnoy svekly. [New Nucleotide Polymorphisms in the BTC1 gene of Sugar Beet] // Biotechnology. 2020. No. 36 (6). Pp. 66–71. DOI: 10.21519/0234-2758-2020-36-6-66-71. (In Russian.)

54. Khusseyn A. S., Mikheeva N. R., Nalbandyan A. A., Cherkasova N. N. Skrining rasteniy-regenerantov sakharnoy svekly na nalichie gena ustoychivosti k tyazhelym metallam MTP4. [Screening of Sugar Beet Regenerants for the Heavy Metal Resistance MTP4 Gene] // Biotechnology. 2021. No. 37 (4). Pp. 14–19. DOI: 10.21519/0234-2758-2021-37-4-14-19. (In Russian.)

55. Nalbandyan A. A., Khusseyn A. S., Fedulova T. P., Rudenko T. S., Mikheeva N. R., Selivanova G. A. Izucheniye gena kisloy khitinazy SE2 v genotipakh sakharnoy svekly [Studying of the acid chitinase SE2 gene in sugar beet genotypes] // Agrarian Science. 2021. No. 348 (4). Pp. 88–90. DOI: 10.32634/0869-8155-2021-348-4-88-90. (In Russian.)

56. Nalbandyan A. A., Hussein A. S., Fedulova T. P., Cherepukhina I. V., Kryukova T. I., Rudenko T. S., Mikheeva N. R., Moiseenko A. V. Differentiation of Sugar Beet Varieties Using SSR Markers: A Tool to Create Promising Hybrids // Russian Agricultural Sciences. 2020. No. 46 (5). Pp. 442–446. DOI: 10.3103/S1068367420050146.

57. Khusseyn A. S., Nalbandyan A. A., Fedulova T. P., Kryukova T. I., Fomina A. S., Moiseenko A. V. Nukleotidnye zameny v gene ustoychivosti k gallovym nematodam sakharnoy svekly [Nucleotide substitutions in the resistance gene to root-knot nematodes in sugar beet] // Agrarian Science. 2022. No. 355 (1). Pp. 110–113. DOI: 10.32634/0869-8155-2022-355-1-110-113. (In Russian.)

Author's information:

Tatyana P. Fedulova¹, doctor of biological sciences, leading researcher, laboratory of marker-based selection, ORCID 0000-0002-8226-2594, AuthorID 460741; +7 903 030-79-59, maselect@mail.ru

Akhmad S. Hussein¹, candidate of biological sciences, senior researcher, laboratory of marker-based selection, ORCID 0000-0002-2427-3279, AuthorID 741179; +7 920 216-03-78, ahmad_saadoon@yahoo.com

Arpine A. Nalbandyan¹, candidate of biological sciences, senior researcher, head of the laboratory of marker-based selection, ORCID 0000-0001-5959-047X, AuthorID 761543; +7 951 871-27-60, arpnal@rambler.ru

¹All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar named after A. L. Mazlumov, VNIISS, Russia