

УДК 577.21: 633.33

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОИ (*GLYCINE MAX* (L.) MERRILL)

С.И. Абугалиева

Институт биологии и биотехнологии растений,
Ул. Тумирязева, 45, Алматы 050040, Казахстан
absaule@yahoo.com

АБСТРАКТ

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) является одной из самых важных зернобобовых культур в мире, постоянное возрастание ее значения в экономике обусловлено комплексом ценных свойств и многоцелевым использованием. Идентификация генетических ресурсов растений, создание основных стержневых, (центральных, референтных) коллекций, характеризующихся максимальным разнообразием, могут способствовать их более широкому и эффективному применению в современных селекционных программах. В данной статье приведен обзор работ, посвященных изучению уровня генетического разнообразия сортов культурной сои с использованием различных современных классов молекулярных (ДНК) маркеров, в том числе наиболее информативным – SSR и SNP маркерам; генотипированию сортовых генофондов сои с использованием новых ДНК технологий, разработанным генетическим картам сои и генетическому картированию локусов количественных признаков сои. Показана важность использования полиморфных ДНК-маркеров в изучении генетического разнообразия сои. Приведены новые тенденции для генотипирования с использованием массивированных данных на основе применения ДНК анализаторов нового поколения. SNP являются наиболее подходящими маркерами для развития высокоавтоматизированных методов генотипирования с высоким разрешением. Новые геномные технологии позволяют осуществлять массивированный параллельный высокоскоростной анализ, охватывающий практически все регионы генома. Информация по генетическому разнообразию сортов различных генетических пулов сои, ДНК-генотипированию, генетическому и ассоциативному картированию является полезной для развития и улучшения современных селекционных программ молекулярной селекции, направленных на создание новых сортов с желаемыми признаками, например, устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды, с высокой продуктивностью, качеством зерна и другими признаками.

Ключевые слова: соя, *Glycine max*, сорта, генетическое разнообразие, генетические карты, микросателлиты, SSR-маркеры, SNP-маркеры.

ВВЕДЕНИЕ

Зернобобовые (соя, нут, горох, чина, фасоль, люпин и др.) составляют третью биологическую группу зерновых культур и являются одними из наиболее важных культивируемых генетических ресурсов растений.

По основному характеру использования бобовые делят на 3 группы: 1) пищевые – фасоль, соя; 2) кормовые – вика, бобы, люпин; и 3) смешанные – горох, чечевица, чина. Бобовые культуры являются азотфиксаторами, что делает их отличными предшественниками для мятликовых зерновых культур. Кроме того, они хорошо усваивают трудно растворимые фосфорные соединения. Этим объясняется широкое их использование в сидеральных парах.

В современной систематике зерновые бобовые культуры относятся к семейству *Fabaceae* Lindl. Возделываемые культуры бобовых принадлежат к трем трибам этого семейства: трибе виковых (*Vicieae*), трибе фасолевых (*Phaseoleae*) и трибе люпиновых (*Lupineae*). Виковые включают роды чечевицы (*Lens*), нута (*Cicer*), чины (*Lathyrus*), бобов (*Faba*), вики (*Vicia*) и гороха (*Pisum*). К фасолевым относятся роды фасоли (*Phaseolus*), вигны (*Vigna*) и сои (*Glycine*). К люпиновым – разные виды люпина (*Lupinus*).

По определению Конвенции о биологическом разнообразии («*Convention on Biological Diversity*», 2007), генетические ресурсы растений – это генетический материал, представляющий фактическую или потенциальную ценность для продовольствия и сельского хозяйства, то есть представляют собой биологическую основу для обеспечения всемирной продовольственной безопасности и жизнеобеспечения всех людей на земле, служат самым важным исходным материалом для селекционеров и основным сырьем для фермеров, являясь основным фактором для устойчивого сельскохозяйственного производства [1]. В связи с

этим весьма актуально решение вопросов оценки, сохранения, устойчивого использования преимуществ биоразнообразия генетические ресурсы растений для международного сообщества.

Каждая страна обладает национальными коллекциями генресурсов, развивает национальные генбанки, включающие разнообразный сортимент дикорастущих и культивируемых генресурсов. Идентификация генетических ресурсов растений и создание основных (*core* – центральных, стержневых, референтных) коллекций, характеризующихся максимальным разнообразием, могут способствовать их более широкому и эффективному применению в современных селекционных программах. Однако, уровень и успехи селекции зерновых культур определяются не только наличием перспективной коллекции генетических ресурсов с высоким генетическим потенциалом, но и эффективными подходами и методами ее изучения, отбора и использования ценных генотипов для сохранения и целенаправленного улучшения имеющегося генофонда по желаемым признакам.

Изучение генетического разнообразия и паспортизация ценных сортов и форм важных сельскохозяйственных культур, в том числе зернобобовых, является обязательными условиями успешного сохранения и использования различных сортов сельскохозяйственных видов растений и проводятся во многих научных центрах мира. Для изучения генетического полиморфизма были использованы различные методологии, такие как анализ педигри [2], морфологические признаки [3, 4], биохимические маркеры [5, 6]. Наиболее современными подходами для оценки генетического разнообразия являются методы ДНК-типирования [7, 8, 9], достаточно подробно описанные в ряде источников [10, 11, 12]. Информация по генетическому разнообразию может быть успешно использована в селекционных программах.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОИ

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) является важной зернобобовой культурой в мире, постоянное возращение ее значения в экономике обусловлено комплексом ценных свойств и многоцелевым использованием [6]. Благодаря богатому и разнообразному химическому составу соя широко используется как продовольственная, кормовая и техническая культура.

Соя – самая распространенная, зернобобовая и масличная культура, возделываемая в более 60 стран на пяти континентах в умеренном, субтропическом и тропическом поясах. Основное мировое производство осуществляют США, Бразилия, Аргентина, Китай.

Генетическим центром происхождения культуры является Северо-Восточный Китай. Однако широта ее адаптации обусловила три центра формообразования: восточно-африканский, австралийский и южно-восточноазиатский [13]. Виды восточно-африканского центра представляют ценность как источник многоцветковости (до 170 цветков), устойчивости к засухе, засолению почвы, болезням бактериального и грибкового происхождения. Селекционное значение видов австралийского центра до конца не изучено из-за трудностей при скрещивании их с культурной соей. Однако они несут в своем генотипе устойчивость к засухе, грибковым и вирусным болезням, признаки многосемянности (до 8 семян в бобе) и низкой активности ингибиторов трипсина в семенах. В южно-восточноазиатском центре сосредоточено значительное разнообразие сои от диких форм до сортов с культурным морфотипом [13].

Считается, что предком культурной сои *G.max* (L.) Merr. была дикорастущая уссурийская соя - *G. soja Siebold et Zucc.*, которая в течение многих тысячелетий подвергалась одновременно естественному и искусственному отбору, главным образом по селекционно-ценным признакам. Доместикация *G. max* из дикорастущего вида *Glycine soja* Sieb. et Zucc. произошла в Китае. Культивирование сои распространялось из Китая в Корею, затем в Японию около 2000 лет назад, и далее в другие части Азии. Начиная с 17 века, соя продвигается в Европу, Америку.

Современные селекционные сорта представлены видом *G. max* (L.) Merr., который подразделяется на 4 подвида: *gracilis* (Skvortsov) Teplyak., *max* C.O. Lem., *manshurica* (Enken) Teplyak. и *ligutata* (Skvortsov) Teplyak [13]. Эти подвиды различаются по размеру и форме листочков, бобов, толщине и ветвистости стебля. Одна из основных характеристик – это крупность и окраска семян. Подвиды объединяют 64 разновидности, а также 86 апробационных групп [13].

Обширные коллекции генетических ресурсов дикорастущей и культивируемой сои собираются, сохраняются и изучаются во многих генетических банках мира [6, 13, 14].

Изучение генетического разнообразия сои осуществляется с использованием различных классов молекулярных маркеров – запасных белков [5], RAPD [15, 16], ISSR [17, 18, 19, 20], AFLP [7] и других.

Козыренко М.М. и соавторами (2007) с использованием метода маркирования межмикросателлитных последовательностей изучено генетическое разнообразие и взаимоотношения трех сортов культурной сои (*Glycine max* (L.) Merr.) и их регенератных линий, полученных путем соматического эмбриогенеза и органогенеза в культуре *in vitro* [19]. Применение 20 ISSR-праймеров позволило авторам проследить вариабельность 316 ISSR-фрагментов, из которых 52,85% оказались полиморфными. В ISSR-спектрах соматических линий ими было детектировано 25 новых фрагментов, отсутствующих в спектрах сортовых генотипов. Для каждого анализируемого сорта авторами были выявлены диагностические маркеры. Уровень межсортового полиморфизма составил 34,8% [19]. Значения генетических расстояний варьировали между разными парами соматических линий в пределах от 0,0256 до 0,1830, между сортами - от 0,1047 до

0,1363. Только две соматональные линии из восьми исследованных показали больший полиморфизм, чем их исходные формы [19]. В наших исследованиях на основе использования 14 полиморфных ISSR-маркеров была проведена оценка генетического разнообразия и создан ДНК-паспорт 12 сортов сои государственного реестра селекционных достижений Республики Казахстан, т.е. допущенных к использованию на территории страны. Все сорта созданы в КазНИИ земледелия и растениеводства. Установлено генетическое расстояние и уровень разнообразия для изученного материала. На основе анализа 14 ISSR-маркеров было показано, что средний уровень генетического разнообразия для сортов сои Казахстан был равен 0,35 [20]. Филогенетический анализ позволил идентифицировать три отчетливых кластера для 12 сортов сои [20]. Baloch et al (2010) с использованием ISSR и SRAP (sequence-related amplified polymorphism) маркеров изучали генетическое разнообразие 21 турецких сортов и перспективных линий сои, адаптированных к различным регионам Турции [21]. Применение 46 ISSR-праймеров позволило авторам выявить 31 полиморфный бенд, в то время как использование 34 SRAP праймеров дало возможность обнаружить 26 полиморфных ампликонов [21]. Исследователями был выявлен низкий уровень изменчивости турецкой гермоплазмы сои и сделан вывод о необходимости привлечения в селекционные программы новых источников разнообразия [21].

Для изучения генетического разнообразия наиболее информативным, воспроизводимым и сравнительно недорогим классом ДНК-маркеров являются микросателлитные (SSR) маркеры. Их преимущества над другими типами молекулярных маркеров заключаются в том, что они воспроизводимы, имеют высокий уровень полиморфизма, кодоминантны, могут быть легко детектированы с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) и обычно известна информация об их локализации [22]. SSR-маркеры широко используются в изучении генетического разнообразия сои [23, 24, 25, 26]. В ряде работ был показан высокий уровень полиморфизма SSR-локусов сои [27, 28]. Эти исследования показали, что лишь небольшое количество генотипов внесло вклад в большинство существующих сортов, и что генетическое разнообразие элитного пула сои лимитировано [29].

Ряд исследований был проведен с целью сравнения генетического разнообразия дикой и культивируемой сои. Так, многими авторами было обнаружено уменьшение генетического разнообразия у культивируемых форм сои по сравнению с дикими видами [15]. Авторы показали отсутствие ряда RAPD фрагментов у сортового генофонда, выявили Индекс разнообразия Нея, у культурных сортов он ниже на 35%, чем у дикорастущей сои. Эффект бутылочного горлышка также наблюдали при анализе хлоропластной микросателлитной ДНК – среди 52 обнаруженных у дикарей гаплотипов только 8 были найдены среди культивируемых форм сои [16]. Изучение разнообразия стародавних сортов сои Азии и сортов Северной Америки также показало низкий уровень разнообразия американского пула по сравнению с азиатским пулом при использовании фенотипических характеристик [30] и анализе педигри [31]. Это было подтверждено Nyten et al. (2006), которые, используя последовательности ДНК 102 генов, показали, что разнообразие, присутствовавшее у диких видов сои, утратилось в ходе доместикиции, и что 81% редких аллелей был утерян [32].

Уровень генетического разнообразия и географического распределения сортового генофонда сои Китая интенсивно изучался с использованием разных методов. Так, Abe et al. (2003), сравнивая сортовой генофонд сои Китая и Японии с использованием SSR маркеров, предположили, что соя была интродуцирована в Японию, Корею и Южную Азию повторяемо и независимо из различных китайских генетических пулов [27].

Сто шестьдесят стародавних корейских сортов были проанализированы с использованием 92 SSR локусов [33]. Авторы использовали полученные 995 идентифицированных аллелей в качестве матрицы для изучения генетического разнообразия и структуры популяции. Количество выявленных аллелей варьировало от 3 до 27, со средним значением 10,4 аллеля на локус. Анализ микросателлитных данных позволил исследователям обнаружить низкую и среднюю генетическую дифференциацию исследованного материала [33].

Brick, Sivolar (2001), изучая 19 сортов сои различного географического и экологического происхождения из Северной Америки, Китая, Дальнего Востока и Европы с использованием ДНК-маркеров – AP PCR, ISSR и SSR, идентифицировали сортовой генофонд и паспортизировали его по всем трем типам маркеров [34]. Результаты молекулярно-генетического анализа позволили авторам оценить адаптивное значение некоторых индивидуальных аллелей изученных локусов [34], которые могут быть использованы в дальнейшем в селекционных программах.

Невысокий уровень генетического полиморфизма североамериканского пула сои также был подтвержден работами с использованием педигри анализа [35] и молекулярных маркеров [23]. Было показано, что всего около 20 предковых линий представляют более 85% генетического пула североамериканских сортов сои [35]. В ряде работ также был показан узкий генетический базис бразильских сортов сои, основанный лишь на пяти предшественниках, представляющих примерно 60% всего генетического пула сои. Репрезентативная коллекция, состоящая из 435 элитных сортов и центральной коллекции сортов, созданных в государственных и частных компаниях, рекомендованная фермерам во всех регионах Бразилии, была генотипирована Priolli et al (2013) с использованием 27 микросателлитных

маркеров [29]. Было выявлено 130 аллелей со средним значением 4,81 аллель на локус. Было определено, что центральная коллекция отражает все разнообразие гермоплазмы сои.

Селекционный материал и зарегистрированные сорта стран Юго-Восточной Европы тесно связаны с западными селекционными программами, главным образом США и Канады [24]. При этом, как отмечают авторы, не всегда в наличии имеется информация о происхождении сортов и селекционных схемах скрещиваний, либо она ненадежна. Соответственно, использование таких генотипов в гибридизации может привести к недостаточному уровню генетической изменчивости. Ristova et al (2010) изучали полиморфизм 23 генотипов сои, представляющих несколько независимых источников из стран Юго-Восточной Европы и 5 - из Западной Европы и Канады, с использованием 20 SSR маркеров [24]. В целом, для 28 генотипов ими было обнаружено 80 аллелей (4 аллеля на локус) и средним уровнем разнообразия маркеров – 0,585. Распределение частот аллелей характеризовалось высокой пропорцией аллелей с очень низкими значениями частот встречаемости, процент уникальных аллелей составил – 11%. Кластерный анализ распределил все генотипы на 3 основных кластера, разделив согласно их происхождению. Результаты кластеризации, в основном, соответствовали известным педигри [24].

Tavaud-Pitta осуществили оценку генетического разнообразия 301 генотипа коллекции сои INRA (Франция), 31 европейской селекционной линии и 17 предшественников американских сортов (представляющих 83% северо-американского разнообразия) [36]. Результаты исследований показали, что согласно подсчитанным коэффициентам разнообразия Нея, коллекция INRA более разнообразна на 14%, чем европейские селекционные линии, и на 8% - чем американские предшественники. Генетическая структура коллекции INRA не коррелировала ни с географическим происхождением, ни с фенотипическими различиями [36]. Авторы генерировали центральную (стержневую) коллекцию, состоящую из 50 линий из коллекции INRA и европейских селекционных линий, содержащую 203 из 226 аллелей микросателлитных маркеров, имеющих в наличии для этой гермоплазмы, варьирующую по морфологическим признакам умеренных условий, которая может быть полезной в будущих селекционных программах [36].

Рамазанова и др. (2008) изучали полиморфизм 27 сортов и форм российской сои селекции ВНИИМК (ВНИИ масличных культур им. В.С. Пустовойта РАСХН, Краснодар) и 7 генотипов из других селекционных центров РФ с использованием маркеров Satt1, Satt2, Satt5, Satt9, Soypr1, Sat1, Sat36, Soyhsp176 [25]. Среднее значение индекса полиморфности для использованной в данном исследовании маркерной группы было равно 0,57 [25]. Уровень полиморфного информационного содержания (PIC) для изученной группы культурных сортов составил 0,50, для дикорастущих – 0,52. Дискриминационный потенциал созданной маркерной системы на основе 9 полиморфных микросателлитных локусов ДНК определен как достаточный для четкой дифференциации сортов сои селекции ВНИИМК. Авторами создана маркерная система на основе 9 полиморфных микросателлитных локусов ДНК и составлены молекулярно-генетические формулы 52 генотипов сои, в том числе 24 сортов селекции ВНИИМК [25].

Нами проведена сравнительная оценка полиморфизма коллекции сои, состоящей из 15 сортов и 22 перспективных линий сои казахстанской селекции, и 10 зарубежных сортов на основе использования 50 полиморфных микросателлитных (SSR) маркеров, локализованных во всех 20 хромосомах генома сои [26]. В целом, при изучении 37 генотипов сои было выявлено 167 аллелей, со средним значением 3,44. Средний индекс разнообразия анализируемой коллекции сои Казахстана по Шеннону составил 1,110 и варьировал от 0,349 до 1,562. Среднее значение PIC, индекса информативности маркеров, при анализе 37 сортов и линий сои Казахстана составило 0,613, варьировавшее от 0,198 у Satt102 до 0,782 у Satt181 [26]. Установлены генетические расстояния между казахстанскими сортами, которые варьировали от 0,10 до 1,83. На основе подсчета генетических расстояний между сортами построена дендрограмма по методу UPGMA, отражающая филогенетические различия анализируемых сортов сои Казахстана и зарубежных сортов. Кластерный анализ дифференцировал сорта сои Казахстана, США и Японии на три кластера соответственно их географическому происхождению. Разработан генетический паспорт для каждого коммерческого сорта сои Казахстана на основе использования SSR-профилей [26]. Также осуществлен сравнительный анализ казахстанских (15) и российских (32) коммерческих сортов сои по 29 полиморфным микросателлитным маркерам. Показан высокий уровень генетического разнообразия обоих пулов сои. Проведен анализ «сортовой чистоты», имеющаяся информация по аллельному состоянию микросателлитных локусов у анализируемого сортового генофонда может быть использована в селекционных программах.

Таким образом, информация по генетическому разнообразию сортов различных генетических пулов сои, ДНК-генотипированию, в частности, по SSR-маркерам в определенных генетических коллекциях является полезной для молекулярной селекции для современных селекционных программ, направленных на создание новых сортов с желаемыми признаками, например, устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды, с высокой продуктивностью, качеством зерна и др.).

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ СОИ

К настоящему времени разработано большое число микросателлитных маркеров сои [28, 29, 30]. Большинство генетических карт сои было создано с использованием RFLP, AFLP, RAPD и SSR маркеров. Cregan et al (1999) разработали и картировали 606 SSR локусов, картированных вместе с другими маркерами

- 689 RFLP, 79 RAPD, 11 AFLP, 10 изоферментными маркерами и 26 классическими локусами, на одной-трех популяциях: F₂ популяциях *G. max*×*G. soja* (USDA, штат Айова) и Clark×Harosoy F₂ (Университет штата Небраска), рекомбинантно-инбредной популяции Minsoy×Noir 1 (Университет штата Юта) [37]. Каждый SSR был картирован, многие SSR локусы сегрегировали в двух или во всех трех картирующих популяциях. Хотя это была не первая генетическая карта сои, в данной работе впервые 20 консенсусных групп сцепления соответствовали 20 хромосомам сои. Таким образом, авторам удалось разработать микросателлитные маркеры для всех 20 хромосом сои [28].

Другая интегрированная генетическая карта сои была генерирована Song et al (2004), которые картировали 420 вновь разработанных SSR (391 созданы на основе геномных ДНК-библиотек, 24 на основе генов из GenBank или EST, 5 из BAC) [38]. Xia et al. (2007) для улучшения карты, основанной на F₂ популяции от скрещивания сортов Misuzudaizu и Moshidou Gong 503 (*Glycine gracilis*, морфологически среднее между культивируемой *G. max* и дикорастущей формой *G. soja*), разработали 318 AFLP, 121 SSR, 108 RFLP и 126 STS маркеров и интегрировали их в дополнение к ранее описанной генетической карте [39].

В результате тысячи микросателлитных маркеров сои были разработаны в последние десятилетия, более 2000 SSR локусов были включены в общую интегрированную генетическую карту сои [40].

Анализ современных, хорошо разработанных карт показал, что SSR маркеры не всегда равномерно распределены по хромосомам, часто встречаются кластеры SSR с очень лимитированными рекомбинационными событиями, которые могут быть индикативными для регионов, богатых генами, как это было предложено рядом исследователей, показавших значительные ассоциации генов и SSR-маркеров [38].

Метод SNP (*single nucleotide polymorphism* – единичный или точковый нуклеотидный полиморфизм) позволяет исследовать такой наиболее общий тип ДНК-полиморфизма уникальных последовательностей геномов, как точковые мутации. Потенциал использования SNP-маркеров для исследований как в области эволюционной и популяционной генетики, так и для прикладных целей селекции огромен. Ожидается, что новые технологии генотипирования, основанные на различении аллелей SNP, заменят широко используемые в последнее время SSR-маркерные системы в будущих селекционно-генетических исследованиях [41]. Имеются определенные преимущества SNP, основанные на использовании новых технологий, например, Illumina, в сравнении с детекцией с использованием SSR-технологии, заключенные в элиминации необходимости проведения последующего электрофореза. Для полногеномного анализа требуется огромное количество молекулярных маркеров. SNP являются наиболее подходящими маркерами для развития высокоавтоматизированных методов генотипирования с высоким разрешением. Так как SNP имеют только два аллеля, вследствие чего их использование упрощает как сам метод, так и анализ полученных данных [42, 43]. Предыдущие методы определения SNP включали ПЦР-амплификацию, определение последовательности ампликона у маленького набора различающихся генотипов. Этот подход занимал много времени и был дорогостоящим. С развитием технологий секвенирования второго поколения большое количество данных по определению нуклеотидных последовательностей ДНК может быть получено за короткий период времени. Высокоразрешающие продвинутое технологии определения SNP, такие как платформа Infinium от Illumina, позволяют детектировать параллельно огромное количество SNP на образец ДНК на специальном чипе (<http://www.illumina.com/>).

Высокоавтоматизированные платформы весьма полезны для обнаружения и картирования большого массива SNP маркеров.

Универсальная панель, содержащая 1536 SNP, была разработана для сои на основе платформы GoldenGate от Illumina [40]. Choi et al. (2007) разработали первую транскриптную карту (2389 cM) посредством картирования 1141 SNP маркеров, используя предыдущую версию упомянутой выше генетической карты (Song et al., 2004), включающей 1015 SSR маркеров [38]. SNP-маркеры, разработанные и картированные на основе генов, заполнили пропуски в 5-10 cM в существующих картах. Эти «обновленные» карты будут весьма полезны при изучении функций генов, ассоциированных с этими транскриптами, так как это дает исследователям возможность идентификации потенциальных кандидатных генов для >1,150 QTL (локусов количественных признаков), обнаруженных к данному времени.

Huynh et al. (2010) представили одну из последних версий интегрированной генетической карты сои (Consensus Map 4.0), добавив 2,651 новых SNP-маркеров к карте, разработанной Choi et al. (2007), после чего генетическая карта стала насчитывать 5500 генетических маркеров (2296,4 cM) [41]. Авторы использовали метод GoldenGate для 3456 SNP (2956 новых в дополнение к 500 ранее имеющимся маркерам), которые использовали для скрининга трех рекомбинантно-инбредных популяций. Для создания универсальной панели для сои (“Universal Soy Linkage Panel” (USLP 1.0), состоящей из 1536 SNP локусов, SNP маркеры были отобраны исходя из их равномерного распределения на всех 20 консенсусных группах сцепления и имеющих широкие пределы частот встречаемости в разнообразной гермоплазме [41].

Панель 1536 USLP 1.0 может быть использована для быстрого создания хорошо разработанной генетической карты для множества картирующих популяций и таким образом служить как полезный инструмент для картирования [41].

Akond et al (2013) анализировали рекомбинантно-инбредную популяцию Maryland 96-5722 x Spencer, используя чип Infinium BeadChip [44]. Всего в данной работе было синтезировано 5376 SNP-маркеров,

96,75% из которых дали положительный результат. Всего для данной картирующей популяции было использовано 657 полиморфных SNP-маркеров, локализованных на 16 группах сцепления 20 хромосом генома сои. Общая длина карты составила 201,57 сантиморганид (сМ), со средней плотностью маркеров 0,37 сМ. Это одна из наиболее высоко плотных генетических карт генома сои, используемая научными группами для картирования QTL и для идентификации генов-кандидатов для важнейших агрономических признаков.

Более 50000 SNP (50K) сои (*Glycine max* L. Merr.) было идентифицировано Song et al (2013) и разработан чип Infinium BeadChip SoySNP50K с использованием платформы Illumina [45]. В целом изначально было идентифицировано 209903 SNP. После прохождения нескольких фильтров 146161 из 209903 SNP были определены в качестве идеальных кандидатов для дизайна чипа Illumina Infinium II BeadChip. Для уравнивания расстояний между отобранными SNP, увеличения успеха эксперимента и минимализации количества SNP с низкими частотами минорных аллелей авторами был разработан и использован алгоритм итераций, основанный на индексе отбора, для отбора 60800 SNP для дизайна чипа. Из этих 60800 SNP только 52041 SNP вошли в чип SoySNP50K iSelect BeadChip [45]. Валидация чипа при генотипировании 96 стародавних сортов, 96 элитных сортов и 96 дикорастущих линий сои показала, что 47337 SNP оказались полиморфными и показывали успешный сигнал SNP. При этом 40841 (86%) из этого числа SNP имели низкие частоты аллелей $\geq 10\%$ среди стародавних сортов, элитных сортов и линий дикой сои [45]. В целом ими было идентифицировано 620 и 42 региона-кандидата, которые могут быть ассоциированы с доместикацией и искусственным отбором, соответственно. Чип SoySNP50K iSelect SNP будет надежным инструментом для характеристики генетического разнообразия сои и неравновесного сцепления, построения генетических карт с высоким разрешением для улучшения полногеномного секвенирования.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ КАРТИРОВАНИЕ ЛОКУСОВ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Известно, что большинство хозяйственно ценных признаков растений наследуется полигенно. Изменчивость признака, контролируемая несколькими или многими локусами и зависящая от эффектов окружающей среды, называется «количественной», «полигенной», «многофакторной» или «сложной», а индивидуальные локусы, которые вносят свой вклад в такую изменчивость – локусы количественных признаков (*QTL - quantitative traits loci*). Разработка и использование методов молекулярных маркеров, в особенности ДНК-маркеров, революционизировала генетический анализ сложных признаков растений. Методы ДНК-генотипирования и селекции при помощи молекулярных маркеров (*marker-assisted selection - MAS* – отбор, основанный на молекулярных маркерах) позволяют ускорить перенос хозяйственно ценных генов и локусов количественных признаков в процессе селекции и обеспечить создание новых сортов целым комплексом заданных свойств. В настоящее время во многих лабораториях мира ведется картирование локусов важнейших агрономически важных признаков - особенности строения и развития растений, количество, структура и качество урожая, устойчивость к абиотическим стрессовым факторам и болезням и другим [46].

Разработанные генетические карты широко используются исследователями для идентификации и картирования QTL, связанных с такими сложными признаками как урожайность, качество зерна, устойчивость к биотическим и абиотическим признакам. Так, были осуществлены работы по картированию QTL высоты растений, размера и массы семян, содержания протеина и масла и других признаков с использованием различных картирующих популяций [47, 48, 49]. Так, Yang et al (2013) изучали признаки бобов и семян у популяции Charleston (американский высокоурожайный сорт) и DongNong594 (китайский высокоурожайный сорт), состоящей из 147 рекомбинантно-инбредных линий, выращенную в 11 условиях Китая [48]. 157 полиморфных SSR маркера было использовано для построения карты. В единичных условиях было обнаружено 14 главных локусов, в множественных условиях 24 QTL с аддитивным эффектом и другие [48].

Соя является одним из основных источников пищевого масла, возобновляемых и устойчивых источников сырья для производства биодизеля. Поэтому необходимо увеличение относительного содержания масла в сое, однако это затруднительно из-за количественной природы признаков урожайности и содержания масла и возможного влияния на проявление основных агрономических признаков, таких как урожайность или содержание протеина.

Akond et al (2012) изучали популяцию RIL от скрещивания между сортами PI 438489B и Hamilton [49]. Авторами была получена 31 группа сцепления, соответствующая генетической карте с высоким разрешением с 1,536 Universal Soy Linkage Panel 1.0 (1,536 USLP1.0) SNP-маркеров. Обнаружено 10 QTL, связанных с влажностью, содержанием протеина и масла, картированных на хромосомах A2, B2, C2, D1a, M и O - два локуса, ассоциированных с влажностью, два - для содержания протеина и шесть QTL - для содержания масла объясняли 0,09, 15,36 и 3,54% фенотипической изменчивости этих показателей, соответственно [49].

Канадские ученые Eskandari et al (2013) с целью выявления связи между содержанием масла и важными агрономическими признаками и показателями качества зерна (включая урожайность, массу 1000 зерен, содержание протеина, высоту растений, созревание зерна) и идентификации связанных с ними QTL, изучали

популяцию рекомбинантно-инбредных линий, полученных от скрещивания генотипов с относительно высоким содержанием масла ОАС Wallace и ОАС Glencoe в различных условиях в Онтарио (Канада) [50]. Авторы обнаружили 11 QTL, ассоциированных с содержанием протеина в зерне сои. При этом, в тех же регионах хромосом наблюдали ряд QTL, ассоциированных с другими признаками - 6 QTL для содержания протеина, 4 QTL - для урожайности, 2 – массы 1000 зерен, по одному QTL - для созревания зерна и высоты растений [50].

Американскими учеными Xu et al (2013) при использовании технологий секвенирования нового поколения удалось выявить три QTL к южной корневой галловой нематодой (RKN, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood), которая является одним из основных вредителей сои в США и вызывает огромные потери урожая в южных штатах из-за теплого климата региона и песчаных почв [51].

Информация по генетическому разнообразию генетических ресурсов сои, обнаруженным локусам количественных признаков, сцепленных с ними ДНК-маркерами, могут быть использованы в молекулярной (маркер-опосредованной) селекции, направленных на улучшение желаемых признаков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ДНК-маркеры являются удобным и надежным инструментом молекулярно-генетических исследований и широко используются для выполнения различных целей и задач, таких как оценка генетического разнообразия, филогенетические исследования, популяционная генетика, сравнительная генетика и геномика, молекулярная паспортизация сортов, диагностика болезней, отбор ценных генотипов с помощью ДНК-маркеров в селекции и маркер-опосредованная селекция, геномная селекция (SNP-маркеры). В данном обзоре приведен ряд примеров успешного применения микросателлитных и SNP-маркеров в изучении генетического разнообразия сои, генетического картирования локусов количественных признаков, связанных с хозяйственно полезными признаками. Эти исследования являются фундаментом для современных генетико-селекционных программ, направленных на улучшение признаков важных сельскохозяйственных культур и создание новых высокопродуктивных, устойчивых к стрессовым факторам, высококачественных сортов.

Весьма важным критерием при внедрении молекулярных маркеров в практическую селекцию являются не только информативность, но и эффективность их использования с точки зрения времени, удобства, трудозатрат, воспроизводимости и т.д. Затраты на проведение лабораторных анализов должны быть оправданы. Все известные к настоящему времени типы ДНК-маркеров имеют свои определенные преимущества и недостатки, и могут быть широко использованы в генетических исследованиях в зависимости от целей проектов. К числу наиболее полиморфных и наиболее используемых маркеров можно отнести микросателлитные ДНК-маркеры. Этот класс маркеров оптимально подходит для лаборатории со средним бюджетом и не требует дорогостоящего базового оборудования. Вместе с этим, SSR-маркеры выделяются высоким числом аллелей на локус и широко используются для эффективной дискриминации изучаемых образцов, включая близкородственные таксоны. С появлением нового высокопроизводительного оборудования для генотипирования селекционного материала эти анализы существенно дешевеют, что позволяет более широко внедрять их в рутинную селекционную работу. Так, в связи с развитием ДНК-анализаторов нового поколения все большее применение получают SNP-маркеры. Новые геномные технологии позволяют осуществлять массивный параллельный высокоскоростной анализ, охватывающий практически все регионы генома. На данном этапе, несмотря на низкие ценовые затраты на единицу полученной информации, базовая цена на ДНК-анализаторы нового поколения остается все еще достаточно высокой. Однако продолжающееся удешевление технологий новых поколений и возможности использования принципа «аутсорсинг» не оставляет никаких сомнений в том, что в ближайшем будущем SNP-маркеры станут доминирующим типом маркеров, используемых в биологической науке. При этом, для полноценного и результативного внедрения молекулярных маркеров целесообразно изучение имеющегося генофонда и новых объектов с учетом требований конкретной селекционной программы, например, при анализе хозяйственно ценных признаков с еще невыясненной генетической природой, при выявлении новых неизученных аллельных вариаций местного генетического пула и т.п. Такие исследования фундаментального характера в преддверии или наряду с соответствующими прикладными научными программами предопределяют необходимость комплексного подхода и использования новейших достижений в области генетики, биотехнологии, молекулярной биологии и селекции. Только совместными усилиями специалистов этих и других областей науки можно будет целенаправленно и эффективно использовать все преимущества молекулярных маркеров для решения практических задач селекции по созданию новых конкурентноспособных сортов.

Статья подготовлена в рамках проекта «Изучение генетического разнообразия и паспортизация коммерческих сортов зернобобовых культур» в рамках Межгосударственной Целевой Программы ЕврАзЭС МГ.0591 «Инновационные биотехнологии» на 2012-2014 годы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Convention on Biological Diversity. Углубленный обзор осуществления глобальной стратегии сохранения растений UNEP/CBD/SBSTTA/12/3 (Вспомогательный орган по научным, техническим и технологическим консультациям): двенадцатое совещание ЮНЕСКО. - Париж, 2007. - 21 с.*
2. *Sneller C.H. Pedigree analysis of elite soybean lines // Crop Science. - 1994. - Vol. 34. - P. 1515-1524.*
3. *Бойко А.Т., Карягин Ю.Г. Соя – высокобелковая культура. – Алматы: ОАО Vita, 2004. – 18 с.*
4. *Bekele A., Alemaw G., Zeleke H. Genetic divergence among soybean (*Glycine max* (L) Merrill) introductions in Ethiopia based on agronomic traits // Journal of Biology, Agriculture and Healthcare. – 2012. - Vol 2, №6. – P. 6-13.*
5. *Vollmann J., Fritz C.N., Wagentrust H., Ruckebauer P. Environmental and genetic variation of soybean seed protein content under Central European growing conditions // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2000. – Vol. 80. – P.1300-1306.*
6. *Вишнякова М.А., Бурляева М.О., Сеферова И.В., Никишикина М.А. Коллекция сои ВИР – источник исходного материала для современных направлений селекции // Итоги исследований по сое за годы реформирования и направления НИР на 2005-2010. - Краснодар, 2004. - С. 46-53.*
7. *Feng C., Hou A., Chen P., Cornelious B., Shi A., Zhang B. Genetic diversity among popular historical southern US soybean cultivars using AFLP markers // Journal of Crop Improvement. – 2008. – Vol. 22. – P. 31-46.*
8. *Guo J., Liu Y., Wang Y., Chen J., Li Y., Huang H., Qiu L., Wang Y. Population structure of the wild soybean (*Glycine soja*) in China: implications from microsatellite analyses // Annals of Botany. – 2012. – Vol. 110, №4. – P.777-785.*
9. *Li Y.-H., Li W., Zhang C., Yang L., Chang R.-Z., Gaut B.C., Qiu L. Genetic diversity in domesticated soybean (*Glycine max*) and its wild progenitor (*Glycine soja*) for simple sequence repeat and single-nucleotide polymorphism loci // New Phytologist. – 2010. – Vol. 188. – P. 242–253.*
10. *Хавкин Э.Е. Молекулярные маркеры в растениеводстве // Сельскохозяйственная биология. – 1997. – №5. – С. 3–19.*
11. *Туруспеков Е.К. Типы PCR маркеров и возможности их использования в генетике и селекции злаковых культур // Известия МОН РК. Серия биологическая и медицинская. – 1999. - №5. – С. 67-73.*
12. *Календарь Р.Н., Глазко В.И. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение // Физиология и биохимия культурных растений. – 2002. – Т.34, №4. – С. 279-296.*
13. *Кобызева Л.Н., Безуглая О.Н. Видовое разнообразие зерновых бобовых культур в национальном центре генетических ресурсов растений Украины и его значение для селекционной практики // Генетични ресурси рослин. – 2009. – №7. – С. 9-21.*
14. *Qiu L.J., Xing L.L., Guo Y., Wang J., Jackson S.A., Chang R.Z. A platform for soybean molecular breeding: the utilization of core collections for food security // Plant Molecular Biology. – 2013. – Vol.83(1-2). – P.41-50.*
15. *Xu D.H., Gai J.Y. Genetic diversity of wild and cultivated soybeans growing in China revealed by RAPD analysis // Plant Breeding. – 2003. – Vol. 122, № 6. – P.503-506.*
16. *Xu D.H., Abe J., Gai J.Y., Shimamoto Y. Diversity of chloroplast DNA SSRs in wild and cultivated soybeans: Evidence for multiple origins of cultivated soybean // Theoretical and Applied Genetics. - 2002. – Vol. 105. – P. 645-653.*
17. *Глазко В.Ю., Дубин А.В., Календарь Р.Н., Глазко Г.В., Шерепитко В.И., Созинов А.А. Генетические взаимоотношения между сортами сои, оцененные с использованием ISSR маркеров // Цитология и генетика. – 1999. – Т.33, №5. – С.47-51.*
18. *Mudibu J., Nkongolo K.K.C., Mehes-Smith M., Kalonji-Mbuyi A. Genetic Analysis of a Soybean Genetic Pool using ISSR Marker: Effect of Gamma Radiation on Genetic Variability // International Journal of Plant Breeding and Genetics. – 2011. – Vol. 5. – P. 235-245.*
19. *Козыренко М.М., Фисенко П.П., Артюкова Е.В. Анализ генетического разнообразия сортов и соматональных линий культурной сои (*Glycine max* (L.) Merr.) методом маркирования межмикросателлитных последовательностей (ISSR) // Биотехнология. – 2007. - №1. – С.3-13.*
20. *Абугалиева С.И., Волкова Л.А., Жидовинова А.В., Ледовской Ю.С., Туруспеков Е.К. Генотипирование сортов сои Казахстана с использованием ISSR-маркеров // Вестник КазНУ. Серия биологическая. – 2010. - №3. – С. 8-11.*
21. *Baloch F.S., Kurt K., Arioglu H., Ozkan H. Assaying of diversity among soybean (*Glycin max* (L.) Merr.) and peanut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes at DNA level // Turkish Journal of Agricultural Forestry. – 2010. – Vol.34. – P. 285-301.*
22. *Varshney R.K., Graner A., Sorrells M.E. Genic microsatellite markers in plants: Features and applications // TRENDS in Biotechnology. – 2005. – Vol. 23, №1. – P. 48-55.*
23. *Narvel J.M., Fehr W.R., Chu W.C., Grant D., Shoemaker R.C. Simple sequence repeat diversity among soybean plant introductions and elite genotypes // Crop Science. – 2000. – Vol. 40. – P. 1452-1458.*
24. *Ristova D., Šarcevic H., Šimon S., Mihajlov L., Pejic I. Genetic Diversity in Southeast European Soybean Germplasm Revealed by SSR markers // Agriculturae Conspectus Scientificus. – 2010. – Vol. 75, №1. – P. 21-26.*
25. *Рамазанова С.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А., Антонова Т.С. Идентификация сортов сои российской селекции на основе анализа микросателлитных (SSR) локусов ДНК // Масличные культуры.*

Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2008. – Т. 2, №139. – С.1-4.

26. Абуғалиева С.И., Волкова Л.А., Нурланова А.А., Жанпейсова А.С., Турусбеков Е.К. ДНК-фингерпринтинг сортов сои Казахстана с использованием микросателлитных маркеров // Биотехнология. Теория и практика. – 2013. - №3. – С. 27-35.

27. Abe J., Xu D.H., Suzuki D., Kanazawa A., Shimamoto Y. Soybean germplasm pools in Asia revealed by nuclear SSRs // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – Vol. 106. – P. 445-453.

28. Tantasawat P., Trongchuen J., Prajongjai T., Jenweerawat S., Chaowiset W. SSR analysis of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genetic relationship and variety identification in Thailand // *Australian Journal of Crop Science*. – 2011. – Vol. 5, №3. – P. 283-290.

29. Priolli R.H., Wymierski P.T., daCunha C.P., Pinheiro J.B., Vello N.A. Genetic structure and a selected core set of Brazilian soybean cultivars // *Genetics and Molecular Biology*. – 2013. – Vol. 36(3). – P. 382-390.

30. Cui Z., Carter T.E., Burton J.W., Wells R. Phenotypic diversity of modern Chinese and North American soybean cultivars // *Crop Science*. - 2001. – Vol. 41. – P.1954-1967.

31. Cui Z., Carter T.E., Burton J.W. Genetic diversity patterns in Chinese soybean cultivars based on coefficient of parentage // *Crop Science*. – 2000. – Vol.40. – P.1780-1793.

32. Hyten D.L., Song Q., Zhu Y., Choi I.Y., Nelson R.L., Costa J.M., Specht J.E., Shoemaker R.C., Cregan P.B. Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity // *Proceedings of National Academy of Science of USA*. – 2006. – Vol.103. – P.16666–16671.

33. Cho G.T., Lee J., Moon J.K., Yoon M.S., Baek H.J., Kang J.H., Kim T.S., Paek N.C. Soybean Landrace [*Glycine max* (L.) Merr.] // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. - 2008. – Vol. 11(2). – P. 83-90.

34. Brick A.F., Sivolap Yu.M. Molecular Genetic Identification and Certification of Soybean (*Glycine max* L.) Cultivars // *Russian Journal of Genetics*. – 2001. - Vol. 37, №9. – P.1061-1067.

35. Gizlice Z., Carter T.E., Burton J.W. Genetic base for North American public soybean cultivars released between 1947 and 1988 // *Crop Science*. – 1994. – Vol.34. – P.1143-1151.

36. Tavaud-Pirra M., Sartre P., Nelson R., Santoni S., Texier N., Roumet P. Genetic Diversity in a Soybean Collection // *Crop Science*. – 2009. – Vol. 49. – P.895-902.

37. Cregan P.B., Jarvik T., Bush A.L., Shoemaker R.C., Lark K.G., Kahler A.L., Van Toai T.T., Lohnes D.G., Chung J., Specht J.E. An integrated genetic linkage map of soybean genome // *Crop Science*. – 1999. – Vol. 39. – P. 1464-1490.

38. Song Q., Marek L., Shoemaker R., Lark K., Concibido V., Delannay X., Specht J., Cregan P. A new integrated genetic linkage map of the soybean // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Vol.109. – P.122-128.

39. Xia Z., Tsubokura Y., Hoshi M., Hanawa M., Yano C., Okamura K., Ahmes T.A., Anai T., Watanabe S., Hayashi M., Kawai T., Hossain K., Masaki H., Asai K., Yamanaka N., Kubo N., Kadowaki K., Nagamura Y., Yano M., Sasaki T., Harada A K. An Integrated Highdensity Linkage Map of Soybean with RFLP, SSR, STS, and AFLP Markers Using A Single F2 Population // *DNA Research*. – 2007. – Vol.14. – P.257-269.

40. Choi I.Y., Hyten D.L., Matukumalli L.K., Song Q., Chaky J.M., Quigley C.V., Chase K., Lark K.G., Reiter R.S., Yoon M.-S., Hwang E.-Y., Yi S.I., Young N.D., Shoemaker R.C., Van Tassel C.P., Specht J.E., and Cregan P.B. A soybean transcript map: Gene distribution, haplotype and singlenucleotide polymorphism analysis // *Genetics*. - 2007. – Vol.176. – P.685-696.

41. Hyten D.L., Choi I.Y., Song Q., Specht J.E., Carter T.E., Shoemaker R.C., Hwang E.-Y., Matukumalli L.K., Cregan P.B. A High Density Integrated Genetic Linkage Map of Soybean and the Development of a 1536 Universal Soy Linkage Panel for Quantitative Trait Locus Mapping // *Crop Science*. – 2010. – Vol. 50, №3. – P. 960-968.

42. Lin C.H., Yeakley J.M., McDaniel T.K., Shen R. Medium- to high-throughput SNP genotyping using VeraCode microbeads // *Methods of Molecular Biology*. – 2009. – Vol.496. – P. 129-142.

43. Yoon M.S., Song Q.J., Choi I.Y., Specht J.E., Hyten D.L. BARCSoySNP23: a panel of 23 selected SNPs for soybean cultivar identification // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2007. – Vol.114. – P. 885-899.

44. Akond M., Liu S., Schoener L., Anderson J.A., Kantartzi S.K., Meksem K., Song Q., Wang D., Wen Z., Lightfoot D.A., Kassem M.A. A SNP-Based Genetic Linkage Map of Soybean Using the SoySNP6K Illumina Infinium BeadChip Genotyping Array // *Journal of Plant Genome Sciences*. – 2013. – Vol.1(3). – P. 80-89.

45. Song Q., Hyten D.L., Jia G., Quigley C.V., Fickus E.W., Nelson R.L., Cregan P.B. Development and Evaluation of SoySNP50K, a High-Density Genotyping Array for Soybean // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol.8(1). e54985.

46. Hu Z., Zhang H., Kan G., Ma D., Zhang D., Shi G., Hong D., Zhang G., Yu D. Determination of the genetic architecture of seed size and shape via linkage and association analysis in soybean (*Glycine max* L. Merr.) // *Genetica*. – 2013. – Vol.141(4-6). – P. 247-54.

47. Абуғалиева С.И. Генетическое картирование локусов количественных признаков (QTL) у зерновых культур // Биотехнология. Теория и практика. – 2004. – №4. – С. 31-37.

48. Yang Z., Xin D., Liu C., Jiang H., Han X., Sun Y., Qi Z., Hu G., Chen Q. Identification of QTLs for seed and pod traits in soybean and analysis for additive effects and epistatic effects of QTLs among multiple environments // *Molecular Genetics and Genomics*. – 2013, Sep - 11. [Epub ahead of print].

49. Akond B.R., Bazzelle R., Kantartzi S.K., Meksem K., Kassem M.A. *Quantitative Trait Loci Associated with Moisture, Protein, and Oil Content in Soybean [Glycine max (L.) Merr.]* // *Journal of Agricultural Science Journal of Agricultural Science*. – 2012. - Vol. 4, №11. – P.16-25.

50. Eskandari M., Cober E.R., Rajcan I. *Genetic control of soybean seed oil: II. QTL and genes that increase oil concentration without decreasing protein or with increased seed yield* // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2013. – Vol.126(6). – P.1677-1687.

51. Xu X., Zeng L., Tao Y., Vuong T., Wan J., Boerma R., Noe J., Li Z., Finnerty S., Pathan S.M., Shannon J.G., Nguyen H.T. *Pinpointing genes underlying the quantitative trait loci for root-knot nematode resistance in palaeopolyploid soybean by whole genome resequencing* // *Proceedings of National Academy of Science of USA (PNAS)*. – 2013. – Vol.13, №110(33). – P.13469-13474.

ТҮЙІН

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) әлемдегі маңызды бұршақ-дәнді дақылдар қатарына жатады. Оның ерекше құнды комплексі және жан-жақты қолданылуы, сояның экономикадағы маңыздылығының тоқтаусыз өсуіне себеп болды. Өсімдіктердің генетикалық ресурстарын анықтау және максималды алуантүрлілікпен сипатталатын төзімді негізгі сорттарды шығару, олардың заманауи селекциялық бағдарламаларда пайдалы және кеңінен қолданылуына мүмкіндік береді. Аталған мақалада әртүрлі заманауи молекулалық (ДНҚ) маркерлерді (RAPD, ISSR, SSR – микросателлит маркерлер, SNP маркерлер) қолдану арқылы зерттелген дақылдандырылған соя сорттарының генетикалық әртүрлілік деңгейіне арналған және генетикалық карталау мен жаңа ДНҚ технологиясын қолдану арқылы сояның сандық белгілерінің локустарын карталау жұмыстың кіріспесі келтіріледі. Сояның (*Glycine max* (L.) Merrill) генетикалық әртүрлілігін зерттеу үшін полиморфты ДНҚ маркерлерін қолданудың маңыздылығы көрсетілген. Заманауи ДНҚ анализаторларды пайдалану негізінде алынған аса ауқымды мәліметтерді қолдану арқылы генотиптеудің жаңа тенденциялары келтірілген. SNP маркерлер жоғары мүмкіндікке ие автоматталған генотиптеу әдістерінің дамуы үшін қолайлы маркерлер болып табылады. Жаңа геномдық технологиялар бір мезетте геномның барлық аймағын қамтитын жоғары жылдамдықтағы көптеген талдауларды қатар жасауға мүмкіндік береді. Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) сорттарының алуан түрлі пулдарының генетикалық әртүрлілігі бойынша мағұлмат, ДНҚ генотиптеу ортаның биотикалық және абиотикалық факторларына төзімді, жоғары өнімді, дәнінің сапасы жоғары және т.б. осылар сияқты белгілері бар жаңа сояның сорттарды шығаруға бағытталған заманауи селекциялық бағдарламалар үшін, молекулалық селекция үшін, және пайдасы орасан зор.

Кілтті сөздер: соя, *Glycine max*, генетикалық алуантүрлілік, генетикалық карталар, микросателлиттер, SSR-маркерлер, SNP-маркерлер.

ABSTRACT

Soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) is one of the most important crops in the world and growing value of this crop is determining by a number of important traits, influencing on the nutritional value, and multipurpose usage. It provides a major source of protein for animal and human consumption and is among the most important crops in the world. To efficiently broaden the genetic base of modern soybean cultivars a detailed insight into genetic diversity of soybean resources is required. This study is a review of research works related to genetic diversity studies of cultivated soybean with use of a number of modern types of DNA markers, to construction of genetic maps, and identification of quantitative trait loci associated with valuable agronomic traits such as yield, protein and oil content, and resistance to biotic and abiotic factors. The review is showing the importance of polymorphic DNA markers in understanding of the extent and structure of the genetic diversity of soybean, and application of next-generation sequencing technologies. The information on genetic diversity of different gene pool of cultivated soybean is given. Genotyping of germplasm, information on quantitative trait loci and linked markers are useful tools for modern breeding programs of soybean that target the development of new cultivars with desirable traits such as resistance to abiotic and biotic stresses, grain quality, and yield.

Keywords: soybean, *Glycine max*, genetic diversity, microsatellites, genetic maps, SSR markers, SNP markers.