
**ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ**

УДК 57.018:575.174.015.3:575.167:575.21:581.4

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ У РАСТЕНИЙ

© 2020 г. Ю. В. Чесноков^{1, *}, В. М. Косолапов², И. В. Савченко³

¹Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, 195220 Россия

²Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии им. В.Р. Вильямса,
Московская область, Лобня, 141055 Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных
и ароматических растений, Москва, 117216 Россия

*e-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Поступила в редакцию 14.01.2020 г.

После доработки 07.02.2020 г.

Принята к публикации 19.02.2020 г.

В обзоре рассматриваются вопросы возможного применения морфологических генетических маркеров у растений. Даются определения и терминология таких понятий как “маркер”, “фенотип”, “генотип”, “эпигенотип” и “генетический маркер”. Приводятся свойства и отличительные особенности генетических маркеров. Приводится описание некоторых мутантных маркерных форм и рассматривается целесообразность создания и применения коллекций мутантных маркерных форм для их практического использования в генетике и селекции сельскохозяйственных растений. Указывается, что главными источниками генотипической изменчивости, основой, отражением и проявлением которой служит полиморфизм, в том числе маркерный, проявляющийся не только на морфологическом, но и на биохимическом или молекулярном уровнях, являются мутации и рекомбинации. Отмечаются роль и значение первых фенотипических генетических маркеров, полученных у плодовой мушки *Drosophila* посредством методов экспериментального мутагенеза, что позволило Т. Моргану с коллегами установить точное месторасположение генов на группах сцепления и на основе этого составить первые генетические “карты” хромосом дрозофилы. Основные недостатки морфологических генетических маркеров связаны с тем, что они немногочисленны и подвержены влиянию факторов окружающей среды или зависят от стадии развития растения либо его органа или ткани, в которых они обнаружены. Кроме того, они не покрывают весь геном, а располагаются в определенных геномных локусах, в которых сосредоточены гены. Это означает, что использовать морфологические маркеры, не покрывающие весь геном, в целях геномного генотипирования или установления генетических дистанций в полной мере не представляется возможным. Однако несмотря на эти исключения, морфологические маркеры до сих пор остаются актуальным и весьма полезным научным инструментом в генетико-селекционной практике. Многие из этих маркеров генетически сцеплены с важными хозяйственно значимыми и агрономическими признаками, что позволяет значительно удешевить и упростить получение новых генетически- и селекционно-значимых форм. Отмечается, что проблема генетического анализа хозяйственно ценных признаков может быть полем деятельности для дальнейшей методической оптимизации и “наведения мостов” между классической и молекулярной генетикой и селекцией растений, а также другими биологическими дисциплинами.

Ключевые слова: морфология, фенотип, генетический маркер, терминология, маркерные формы у растений, маркер-вспомогательная селекция.

DOI: 10.31857/S0016675820120048

Разработка и использование различного рода маркеров в генетике и селекции растений не только способствовали скорейшему научному прогрессу при проведении фундаментальных исследований, но и позволили исследователям применить полученные с их помощью знания на практике (в частности, при реализации селекционных программ) с наименьшими временными и материальными затратами. Так, например, в основополагающих работах А.С. Серебровского [1, 2] по

употреблению “сигналей” (аналог современных маркеров) убедительно показано, что генетический анализ потомства от скрещивания множеством маркированных линий с формами, проявляющими хозяйственно важный, как правило, полигенно наследуемый признак, позволяет, во-первых, выявить хромосому, преимущественно определяющую данный признак, и, во-вторых, определить участок хромосомы (локус), где концентрируются гены, имеющие основное влияние

на развитие рассматриваемого признака. Это соответствует классическому определению генетического маркера, приводимому современными академическими биологическими словарями [3–5], согласно которому *генетический маркер — это любой ген или аллель, фенотипическое проявление которого обычно легко определяется*. В качестве генетических маркеров могут быть использованы также целые хромосомы, так называемые маркерные хромосомы. Однако, как известно, в основании маркерных свойств любого живого организма лежит генотипическая изменчивость.

Главными источниками генотипической изменчивости, основой, отражением и проявлением которой служит полиморфизм, в том числе маркерный, проявляющийся не только на морфологическом, но и на биохимическом или молекулярном уровнях, являются мутации и рекомбинации. При этом генотипическая вариабельность может быть обусловлена изменчивостью на уровне генома, хромосомы, гена и элементов цитоплазмы. Несмотря на то что первопричиной наследственной изменчивости являются мутации, совершенно очевидно, что в эволюции высших растений, как и в решении практических задач по повышению адаптивного потенциала культурных растений, ведущая роль принадлежит рекомбинации. Именно она увеличивает частоту и спектр потенциальной и доступной отбору генотипической изменчивости, как на морфологическом или фенотипическом, так и на молекулярном уровне [6]. Кроме того, рекомбинация занимает одно из центральных мест в современной теории эволюции и лежит в основе аналитической методологии всей генетики. В целом имеются многочисленные данные, указывающие на тесную связь рекомбинаций и мутаций. Наличие этих двух эволюционно важных процессов — основа для разработки и применения различных типов маркеров и маркерных систем.

Мутации, возникающие в генеративных клетках (генеративные мутации), передаются по наследству, а мутации, происходящие в клетках тела, не участвующих в размножении (соматические мутации), часто приводят к генетической мозаичности. Мутациям подвержен генетический аппарат не только ядра, но и тех цитоплазматических структур (пластид, митохондрий, плазмид), которые его имеют.

Мутационные изменения чрезвычайно многообразны. Они могут затрагивать буквально все морфологические, физиологические, биохимические и молекулярно-генетические признаки организма, определяя проявление обусловленных ими маркеров. Мутаций могут быть доминантными, полудоминантными или рецессивными; вызывать резкие (контрастные) или, наоборот, едва заметные фенотипические отклонения от нормы (из-

менения); не влиять на жизнеспособность организма или даже повышать ее либо, напротив, быть летальными или полуметальными и т.д. Все эти различия трудно использовать для классификации мутаций и определяющих их маркеров, потому что разные организмы обладают крайне различными и часто несопоставимыми фенотипическими (маркерными?!) признаками, а также потому, что перечисленные выше и подобные им деления почти всегда недостаточно четки — между доминантными и рецессивными, резкими и малозаметными, не снижающими жизнеспособность и летальными мутациями существует множество переходов. Поэтому мутации как таковые обычно принято классифицировать не по их фенотипическим проявлениям, а по характеру изменения генетического аппарата [7]. На этом основании мутации могут быть разделены на следующие главные типы, что в целом отражает (и, как результат, определяет) общую классификацию используемых на сегодня маркеров и маркерных систем: 1) геномные мутации (изменения числа наборов хромосом); 2) анеуплоидия (изменения числа отдельных хромосом); 3) сегментные мутации (перестройка хромосом); 4) генные (точечные) мутации. Отметим, что первые три типа мутаций часто объединяют под общим названием “хромосомные aberrации”. Четвертый тип мутаций затрагивает изменения, происходящие на уровне отдельных генов, и потому может быть отнесен к мутациям тонкой перестройки генома. Современные маркеры или маркерные системы базируются на использовании проявления всех вышеназванных типов мутаций. В то же время рекомбинации, являясь, по справедливому замечанию А. Мюнтцига, “краеугольным камнем селекции” (цит. по: [8]), служат основой разнообразия наблюдаемой и выявляемой различными методами изменчивости, т.е. полиморфизма, что совершенно необходимо учитывать при проведении маркерного анализа.

ТЕРМИНОЛОГИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Термин “фенотип” происходит от древнегреческих слов $\phi\alpha\iota\nu\omega$ “являю; обнаруживаю” и $\tau\acute{\iota}\pi\omicron\varsigma$ “образец” и буквально означает “образец, который показывает или проявляет”. Это понятие на сегодня прочно вошло в терминологию классической генетики и используется не только генетиками, но и селекционерами, а также исследователями других биологических специальностей.

Термин “фенотип” был введен в 1909 г. В. Иогансеном [9] и изначально обозначал наблюдаемые свойства (структурные и функциональные) организма, продуцируемые взаимодействием между генетическим потенциалом организма (его генотипом) и окружающей средой, в которой он находится [3]. На сегодня под “фенотипом” понима-

ют совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма, которая может быть описана и изучена морфологическими, анатомическими и физиологическими методами. В этой связи здесь и далее по тексту термин “фенотипический” будет аналогичен термину “морфологический”. Фенотип формируется на основе генотипа в процессе индивидуального развития, является одним из вариантов нормы реакции организма на воздействие внешней среды и характеризуется изменчивостью. Фенотип — это частный случай выражения генотипа, так как генотип никогда не может проявиться полностью [4, 5]. Наследственность и окружающая среда во многом совпадают при формировании фенотипа. Фенотипические сходства между особями могут возникать, когда они обладают одинаковыми или разными генотипами, но фенотипические различия между особями могут не сопровождаться генотипическими различиями. Из-за различий воздействия окружающей среды один и тот же генотип может проявлять различные фенотипы. В этой связи, как никогда, требуются специальные метки или сигнальные отличия, называемые сегодня маркерами или маркёрами, необходимые для того, чтобы различать генотипы между собой даже если они имеют схожий фенотип и наоборот.

Слово “маркёр” имеет корни французского происхождения (франц. *marqueur*, от *marquer* — отмечать), в то время как слово “маркер” английского (англ. *to mark* — отмечать, обозначать), но оба слова обозначают фактически одно и то же — какой-то специфичный указатель на что-либо или специфичный отличительный сигнальный знак, который отмечает, обозначает или метит что-либо. Как правило, термин “маркер” в генетике и селекции используется в значении “генетический маркер”. Он также является синонимом словосочетания “маркерный локус”. Маркерный локус — это полиморфный локус, который маркирует (метит) или служит отличительным свойством:

- генотипа несущего его индивидуума (как правило, словосочетание “маркерный локус” в этом значении используют в популяционной генетике);
- генотипа одного или нескольких генетических локусов, сцепленных (связанных) с маркером (это определение “маркерного локуса” обычно используют как при идентификации и клонировании генов или фрагментов ДНК, так и в маркер-вспомогательной селекции растений).

В целом генетический маркер может быть определен как: 1) хромосомная метка или аллель, позволяющие проследить специфичный район ДНК; 2) специфичный фрагмент ДНК с известной позицией в геноме; 3) ген, чья фенотипическая экспрессия обычно легко отличима и может

быть использована для идентификации несущей ее особи или клетки (ткани, органа) либо как зонд для мечения клеточных органелл (ядра, митохондрий, хлоропластов), хромосом или хромосомных локусов.

Согласно установленной терминологии, генетические маркеры обычно подразделяют на три основных класса: *морфологические* или *фенотипические* маркеры (выявляемые на уровне фенотипа организма), *молекулярные* маркеры (выявляемые на уровне нуклеиновых кислот) и *биохимические* маркеры (различные белки, в том числе ферменты, и метаболиты). Последний термин, к сожалению, не вполне определен, поскольку в некоторых контекстах он обозначает молекулы, присутствие которых маркирует (метит) различные стадии дифференциации или какую-нибудь физиологическую стадию. К генетическим маркерам можно отнести и цитогенетические маркеры. Они занимают особое место, обладая одновременно свойствами как биохимических, так и молекулярных маркеров (табл. 1).

Если изучить морфологию, число и структуру хромосом у разных видов, то могут быть найдены специфичные цитогенетические особенности, такие как различные типы анеуплоидии, варианты структуры хромосом и аномальные хромосомы. Это может быть использовано в качестве генетических маркеров для поиска каких-либо генов на хромосомах и определения их относительного положения, либо использоваться для генетического картирования с помощью хромосомных манипуляций, таких, например, как замена хромосомы или ее участка. Структурные особенности хромосом могут быть представлены кариотипом хромосом и специфичными полосами или утолщениями/сжатиями на них. Шаблоны полос обычно обозначаются определенным цветом, шириной, порядком и их позицией на хромосоме, тем самым выявляется разница в распределении эу- и гетерохроматина. Есть Q-группы (получают при окраске гидрохлоридхиinakрином), полосы G (окрашиваются по методу Романовского—Гимзы) и R-полосы (отторгают окраску по Романовскому—Гимзе). Эти хромосомные ориентиры полезны не только для характеристики нормальной хромосомы, но и для обнаружения хромосомных мутаций. Цитологические маркеры широко используют для определения групп сцепления в рамках конкретных хромосом и наиболее часто применяют при физическом картировании.

Фактически класс цитогенетических маркеров объединяет геномные мутации (изменения числа наборов хромосом), анеуплоидию (изменения числа отдельных хромосом) и сегментные мутации (перестройки хромосом), выявляемые с помощью цитологических методов исследования. Сюда же можно отнести те генные мутации, структурные

Таблица 1. Генетические маркеры, их свойства и отличительные особенности

Свойство, отличительная особенность	Маркеры			
	фенотипические	биохимические	молекулярные	цитогенетические
Выявление	Визуально	Прокрашивание в геле посредством различного рода красителей и субстратов	Прокрашивание в геле бромистым этидием, флуоресцентное или радиоактивное мечение	Цитологически, флуоресцентное или радиоактивное мечение
Уровень проявления	Морфология	Белки (ферменты, белки семян, клеток, тканей), метаболиты (углеводы, сахара и т.п.)	Нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК)	Нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК), белки (клеток, тканей)
Тип наследования	Доминантный, рецессивный	Доминантный, кодоминантный	Доминантный, кодоминантный	Доминантный
Возможность автоматизации	Нет	Нет	Да	Нет
Распространение в геноме (покрытие генома)	Низкое	Низкое	Высокое	Среднее
Необходимость специализированного оборудования	Нет	Да	Да	Да
Цена	Низкая	Средняя	Высокая	Высокая

перестройки и аллельные варианты генов, которые также можно выявлять с помощью цитогенетических или цитобиохимических методов анализа (например, GISH и FISH). Наследуются подобного рода цитогенетические маркеры, вследствие специфики их определения, по доминантному типу. Существенным недостатком GISH- и FISH-маркирования является низкая разрешающая способность, особенно в случае небольших хромосом, таких, например, как у видов рода *Brassica*. Однако низкая разрешающая способность стандартной методики FISH может быть преодолена путем гибридизации зондов на “растянутые” с помощью специальных методик хромосомы различных видов растений (high-resolution FISH) [10]. И тем не менее высокая себестоимость и необходимость использования дорогостоящего специального оборудования делают GISH- и FISH-методологии ограниченно востребованными. В селекционной практике этот класс маркеров практически не используют, поэтому мы не будем на нем останавливаться. Однако желающие могут ознакомиться с методами их получения и применения в специальных работах, посвященных изучению генетического разнообразия и установлению филогенетических отношений у различных видов живых организмов [11–17 и др.].

Специфика выявления цитогенетических маркеров на цитологическом уровне делает их ограни-

ченно доступными, а также зависимыми от морфо-анатомического строения изучаемого организма и специального дорогостоящего оборудования и химреактивов. Вследствие этого цитогенетические маркеры, по сравнению с другими классами маркеров, не получили широкого распространения и возможности массового применения. Следует также отметить, что из-за малого численного количества и относительно невысокого разрешения цитогенетические маркеры имеют ограниченное применение как при анализе генетического разнообразия, так и при проведении генетического картирования, а также маркер-вспомогательной селекции (MAS).

Еще одно понятие, требующее определения в свете рассматриваемых нами проблем, это термин “генотип”. Сам термин “генотип” был предложен В. Иогансеном в 1909 г. [9]. Однако с тех пор накоплены новые знания в области генетики и селекции, и современное определение генотипа можно выразить как совокупность всех генов, локализованных в хромосомах организма, которая определяет норму реакции особи на условия среды, ее жизнеспособность и плодовитость, т.е. в целом ее судьбу в генофонде следующего поколения или популяции. Процент особей с данным генотипом в генофонде следующего поколения — показатель адаптивности, или “дарвиновской приспособленности” генотипа. В более широком

смысле генотип — это совокупность (система) всех наследственных задатков особи, наследственная основа организма, включающая в себя ядерные, а также неядерные — цитоплазматические (плазмон) и пластидные (пластом у растений) — носители, в которой каждый ген находится в сложном взаимодействии с остальными ядерными генами и с плазмоном. Обобщая, генотип — это сложная система наследственных задатков данной клетки или организма, включая аллели, характер их сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек. Для определения генотипа данной особи необходимо изучение предков или потомков данного индивидуума, либо тех и других вместе (цит. по: [5]). Кроме того, генотип определяется не уникальным или специфичным фенотипом индивидуума, а рядом фенотипических способностей организма, являющихся индивидуальной “нормой реакции” особи к окружающей среде [3].

В 1939 г. К. Уоддингтон [18] ввел понятие “эпигенотип”. Согласно его определению, эпигенотип — это общая система развития, содержащая серии межвзаимодействующих путей развития, посредством которых взрослая форма организма реализует себя. Эпигенотип включает в себя общее взаимодействие среды и между генами и их негенетическим окружением (окружающей средой), выражающееся в проявлении фенотипа. На клеточном уровне эпигенотип — это стабильный, наследуемый на протяжении как минимум нескольких клеточных поколений признак, чей способ проявления находится “над”, “под” или “дополняет” классический генотип особи, например изменяет последовательность геномной ДНК.

В 1942 г. К. Уоддингтон ввел термин “эпигенетика” [19, 20]. Этот термин дополнял термин “эпигенотип” и призван был помочь описывать процессы того, как гены могут взаимодействовать со своим окружением при формировании фенотипа. Современная “эпигенетика” исследует изменения активности генов, при которых первичная структура ДНК остается прежней. Эпигенетические изменения могут сохраняться в ряде митотических делений соматических клеток, а также передаваться следующим поколениям. Фактически на сегодня термин “эпигенетика” используют для того, чтобы описать любые внутренние факторы, влияющие на развитие и фенотип организма, за исключением самой последовательности ДНК. Подробнее об эпигенетических процессах, протекающих в растениях, и о роли эпигенетики в формировании эпигенотипа, и как следствие, о их влиянии на развитие и фенотип особи можно прочесть в соответствующих обзорных статьях [21–24].

Таким образом, следует различать понятия “генотип”, “эпигенотип” и “индивидуум” (“особь”),

особенно при их использовании в словосочетаниях со словами “маркер” и “маркирование”, поскольку маркирование генотипа неравнозначно маркированию особи (индивидуума). Прежде всего это касается терминологии при использовании в исследованиях морфологических и биохимических маркеров, являющихся не чем иным, как фенотипическим проявлением маркерного признака на морфологическом и биохимическом уровне. Это связано с тем, что некоторые используемые исследователем в качестве морфологических или биохимических маркеров данной особи или генотипа признаки могут быть простым эпифенотипом, т.е. агрегатом синтетических способностей и других свойств организма, представляющих собой результат проявления распознаваемой цитодифференцировки эпигенотипа [25]. А это значит, что на современном этапе развития науки в случае использования морфологических и биохимических маркеров необходимо приводить дополнительные доказательства того, что используемый маркер не является результатом взаимодействия генотип–среда и/или результатом измененной регуляции экспрессии генов.

ЧТО ТАКОЕ “ХОРОШИЙ” ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАРКЕР?

“Идеальный” генетический маркер должен быть:

- полиморфным, поскольку “исходным материалом” генетика и селекционера является изменчивость, а полиморфизм — ее отражение или проявление;
- мультиаллельным, так как благодаря этому увеличивается частота и спектр полиморфности;
- кодоминантным, потому что в этом случае гетерозиготный гибрид одновременно проявляет свойства обоих родителей, что позволяет различать обе гомозиготы как друг от друга, так и от гетерозиготы;
- неэпистатичным, поскольку проявление маркера индивидуального генотипа может быть выявлено визуально независимо от месторасположения выбранного маркера в геноме индивидуума (кодоминирование и неэпистатическое проявление признака могут быть определены как отсутствие внутри- и межлокусного взаимодействия соответственно);
- “нейтральным”, так как замена аллелей в маркерном локусе не имеет фенотипического или селективного эффекта (полиморфизм на молекулярном уровне ДНК почти всегда нейтрален);
- нечувствительным к воздействию окружающей среды, что должно проявляться в корреляции фенотипа и проявлении маркера или маркер-

ного признака вне зависимости от воздействия окружающей среды.

Морфологические маркеры практически не соответствуют этим критериям. Они недостаточно полиморфны и в большинстве случаев либо рецессивны, либо доминантны. Кроме того, они часто подвержены влиянию других свойств или признаков и могут быть зависимы от воздействия окружающей среды. В то же время большинство биохимических и молекулярных маркеров отвечают вышеизложенным требованиям. В предыдущих работах нами подробно были описаны свойства молекулярных и биохимических маркеров [26–28] и в данном случае они рассматриваться не будут. Отметим только, что основное ограничение для таких биохимических маркеров как изоферменты — это малое число локусов в геноме, которое может быть ими (изоферментами) маркировано или определено. Например, очень трудно выявлять 30–40 изоферментных маркеров одновременно в исследуемых расщепляющихся популяциях. Кроме того, не все ферменты активны или присутствуют во всех тканях или органах растений. Полиморфизм разного рода белков, выявляемый не только одномерным, но и двумерным электрофорезом, может быть более многочисленным и информативным, но также зависит от органа или тканей растений, из которых выделяли белки. В противоположность этому генетические маркеры на уровне ДНК практически бесчисленны и не зависят от специфичности анализируемых частей растений, а также от стадии развития организма, поскольку ДНК во всех органах и тканях данного растения по своему химическому составу и физико-химической структуре всегда одна и та же. Более того, молекулярные маркеры, как и ДНК исследуемого организма, могут быть непосредственно использованы либо задействованы в дальнейших молекулярно-биологических исследованиях. Ранее нами были рассмотрены молекулярные и биохимические маркеры, их свойства и особенности применения [29, 30]. Кроме того, более подробно об этих маркерах можно прочесть в соответствующих обзорных работах. И тем не менее, несмотря на обилие и многочисленность биохимических и молекулярных маркеров, их широкое распространение и применимость, первыми из использованных в генетических и физиологических исследованиях были морфологические или, как их еще называют, фенотипические маркеры.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ

Морфологические маркеры обычно являются визуальной характеристикой фенотипически различающихся признаков, таких как: окраска, форма, размер цветка, семян или листьев, тип развития растений, соцветий или корневой системы, пигментация, габитус или даже характер произрастания. Мысль о возможности использования генетических маркеров в генетике живых организмов появилась в научной литературе более 100 лет тому назад [31–34]. Переоценить значение первых генетических маркеров, которыми у плодовой мушки *Drosophila* были белые глаза, полученные у этих насекомых посредством методов экспериментального мутагенеза, сложно. Именно появление первых мутаций в конечном счете позволило Томасу Моргану и его ученикам установить точное местонахождение генов и принцип их работы [35]. На основе этого Т. Морган с коллегами составил “карты” хромосом дрозофилы, а его догадка о линейном расположении генов в хромосоме и о том, что сцепление генов зависит от удаленности одного гена от другого, стала одним из революционных открытий в генетике. Примерно в это же время возникла идея использовать маркеры, сцепленные с хозяйственно ценными признаками, для целей селекции и картирования у растений. Так, например, у томата первый случай сцепления (гены *d* — карликовости и *o* — формы плода) установлен в 1917 г. (цит. по: [36]). К 1934 г. у томата был картирован 21 ген, а в 1956 г. — уже 56 из 118 известных к тому времени генов.

Следует отметить, что важную роль в классической генетике и селекции растений играли и играют коллекции мутантных маркерных форм. Крупные коллекции мутантов важнейших сельскохозяйственных культур созданы в Голландии, Германии, США, Японии и других странах. Некоторые из этих генетических форм содержат более одного морфологического маркера. Так, например, у риса в общей сложности к 1987 г. было известно более 300 морфологических маркеров [37]. Большое количество фенотипических маркерных форм доступно у томата [38], кукурузы [39], сои [40] и ряда других культур.

В России к сегодняшнему дню особенно значимая коллекция мутантов получена на томатах [36, 41, 42]. У пшениц наиболее существенная коллекция мутантных форм создана на диплоидном виде *Triticum monoccoccum* L. [43]. С ее использованием были определены все семь групп сцепления у данной культуры. К сожалению, к настоящему времени из этой коллекции сохранился только один

самый скороспелый мутант KU-104-1 в коллекциях в Японии и только потому, что на его основе К. Yamashita создал свою коллекцию мутантов [44].

Создание и сохранение идентифицированных генетических коллекций — необходимое условие для повышения эффективности селекционно-генетических исследований. Генетические коллекции не стоит путать с признаковыми коллекциями. В отличие от последних в генетических коллекциях должны быть идентифицированы и картированы гены или локусы хромосом, в которых располагаются ген или гены (вплоть до их клонирования и секвенирования), определяющие проявляемый признак. В признаковых коллекциях идентификации и картирования генов и локусов хромосом нет и все ограничивается только фенотипической визуализацией того или иного признака. Именно поэтому в генных банках не всегда представлены образцы с идентифицированными маркерными локусами или генами. В то же время именно наличие значительного числа идентифицированных генов, локализованных в разных хромосомах, отвечающих за морфологические, адаптивные и хозяйственные признаки, необходимо для проведения генетико-селекционных исследований. В связи с этим появление морфологических генетических маркеров в начале XXI в. сыграло поистине революционизирующую роль в развитии генетики и селекции растений. Фенотипические маркеры наиболее просты в употреблении и доступны. Для их распознавания не требуется какое-то специальное оборудование или реактивы. Основные их недостатки связаны с тем, что они немногочисленны и подвержены влиянию факторов окружающей среды или зависят от стадии развития растения либо его органа или ткани, в которых они обнаружены [45]. Однако несмотря на эти исключения, морфологические маркеры до сих пор остаются актуальным и весьма полезным научным инструментом в селекционной практике [42, 46, 47]. Многие из этих маркеров генетически сцеплены с важными хозяйственно значимыми и агрономическими признаками.

Морфологический фенотипический маркер обычно представляет собой визуально наблюдаемое проявление активности какого-либо гена в его нормальной или мутантной форме. Дикий тип гена, как правило, редко бывает пригоден для использования его в качестве генетического маркера. Исключение может составлять доминантная форма такого гена. В основной своей массе морфологические маркеры являются мутантными рецессивными формами различных генов или их аллелей (чаще всего это точечные мутации на уровне отдельных нуклеотидов). У томата первые

шесть рецессивных мутаций были получены при облучении семян радием [48], следующие 43 мутации — рентгеновскими лучами [49]. Обработывая пыльцу томата ультрафиолетовыми лучами, Д. Бартон [50] получил в F_2 37% мутантных растений. Большая работа по получению индуцированных мутантов была проведена Х. Штуббе [51–53]. Им получено и проанализировано в общей сложности более 300 мутантов культурного томата *Lycopersicon esculentum* Mill. и около 200 мутантов *L. esculentum* var. *pimpinellifolium*.

Широкое использование гибридизации и мутагенных факторов значительно увеличило число новых мутантов томата, что позволило к концу прошлого века создать репрезентативные карты групп сцепления генов по всем 12 хромосомам этой культуры [54]. В наше время известно 1027 маркеров с моногенным контролем [42], 323 гена локализованы в хромосомах; из них 234 картированы, а остальные 89, в отношении которых пока не проведены убедительные генетические тесты, указаны под каждой группой сцепления на классической генетической карте данного вида растений. На сегодняшний день у томата построены молекулярно-генетические карты, на которых нанесено расположение не только целого ряда генов и QTL (quantitative trait loci), определяющих хозяйственно ценные признаки, но и различного рода маркеров, которые можно использовать для ускорения селекционного процесса. В связи с этим морфологические маркеры по-прежнему играют существенную роль в генетико-селекционных исследованиях. Так, например, большую ценность представляют картированные маркерные мутации (рис. 1), сами по себе обычно не имеющие селекционного значения или даже понижающие жизнеспособность и продуктивность [42]. Множественно маркированные линии с картированными генами прежде всего могут быть использованы для выяснения локализации генов, влияющих на количественные хозяйственно ценные признаки. Кроме того, анализ потомства от скрещивания множественно маркированных линий с формами, проявляющими хозяйственно важный, полигенно наследуемый признак, позволяет, во-первых, выявить хромосому, преимущественно определяющую данный признак, и, во-вторых, определить участок хромосомы, где концентрируются гены, имеющие основное влияние на проявление изучаемого признака. Так, для томатов показана локализация генов, влияющих на различные компоненты плода, во 2-й и 10-й хромосомах. Во 2-й хромосоме находятся гены, определяющие скороспелость [36]. При скрещивании раннеспелых и позднеспелых сортов (причем последние

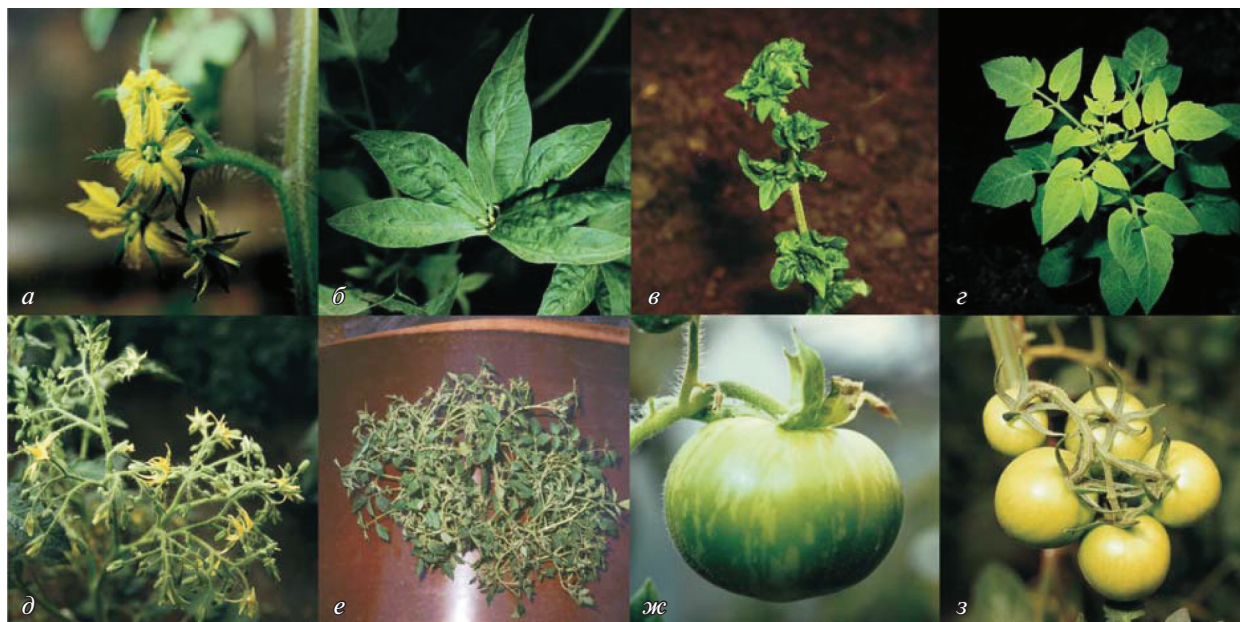


Рис. 1. Мутантные формы томата: а — mut 25 (ген *sl*), б — mut 26 (ген *mc*), в — mut 27 (ген *Cu*), г — mut 28 (гены *uv*, *coa*, *c*), д — mut 34 (ген *multi*), е — mut 35 (ген *fa*), ж — mut 36 (ген *gs*), з — mut 38 (ген *u*) (по: [41]).

были маркированы сцепленными генами 2-й хромосомы *m*, *d*, *p*, *aw*, *o*, *s*) было изучено потомство беккроссов. При этом показано, что гены сконцентрированы в двух участках: один — возле маркеров *m* и *d*, другой — возле *o* и *s*. Установление локализации подобных блоков хозяйственно ценных генов позволяет в ходе селекции с использованием гибридизации без особых трудностей контролировать перенос желаемого блока генов и сцепленного с ним легко выявляемого морфологического маркера потомству. Следует отметить, что такими маркерами являются мутантные формы различных генов. Мы не будем рассматривать их получение и функции, а сошлемся на работы Н.И. Бочарниковой [41, 42], в которых подробно описаны различные маркерные формы томатов, в том числе многомаркерные. Интересно, что маркерные мутации могут быть не только рецессивными, но и доминантными [36, 41, 42, 55].

Значительный интерес для генетико-селекционных исследований имеют мутантные линии с генами, проявляющимися на ранних стадиях развития (стадии сеянцев, стадии роста) и находящимися в одной группе сцепления. Кроме того, выделяют морфологические маркеры, проявляющиеся на стадии цветка, соцветия, плода, семени либо контролирующие устойчивость, а также цитоплазматические и биохимические мутанты. Последние нельзя в полной мере отнести к биохимическим

маркерам, так как их проявление можно наблюдать визуально на растении. Так, маркер *fer* фенотипически проявляет себя у растений томата в виде сильного хлороза, начинающегося на стадии появления первых настоящих листьев из-за недостаточного поступления железа в растения, а маркер *tl* указывает на то, что нарушен синтез тиамина. У *tl*-маркерных форм томата листья небольшие и сначала имеют бледно-желтую окраску, позже — светло-зеленую, затем белую и вслед за этим мутантная форма погибает [55]. В связи с этим (и поскольку большинство морфологических маркеров являются рецессивными) при использовании мутантных маркерных генов в практической селекции следует учитывать:

- 1) возможное плейотропное действие мутантного гена на проявление других признаков (оно может оказаться как положительным, так и отрицательным);

- 2) изменение фенотипического эффекта мутантного гена в зависимости от генетического фона и влияния окружающей среды;

- 3) дополнительные фенотипические проявления, как полезные, так и вредные с практической точки зрения.

Особенности проявления маркерных форм в полной мере свойственны всем морфологическим маркерам. Кроме того, к числу ограничений использования таких маркеров следует отнести

то, что максимально возможное их число, одновременно учитываемое в потомстве одной гетерозиготы, очень редко достигает 10 и обычно не превосходит 4–6. Основными причинами этого являются эпистатические взаимодействия между маркерами, обуславливающие нарушение независимости морфологических изменений при аллельных заменах в разных локусах, а также отрицательное влияние мутаций на жизнеспособность. При отдаленной гибридизации различия систем модификаторов скрещиваемых форм столь велики, что могут служить причиной резких нарушений менделевских соотношений для маркерных локусов. В некоторых случаях вместо альтернативных расщеплений наблюдается полунепрерывное или даже непрерывное распределение фенотипов. И, наконец, расщепление по локусам, модифицирующим проявление морфологических маркеров, является фактором, уменьшающим точность и информативность обычного генетического анализа [6]. Все эти ограничения не позволяют морфологическим маркерам в полной мере покрывать потребности генетико-селекционных исследований.

Еще одна отличительная особенность морфологических маркеров заключается в том, что они не распределены по геному равномерно, а связаны с определенными геномными локусами, в которых сосредоточены гены. Это означает, что использовать морфологические маркеры, не покрывающие весь геном, в целях геномного генотипирования или установления генетических дистанций в полной мере не представляется возможным. В то же время изначальная сцепленность морфологических маркеров с определенными генами или генными блоками, а также простота выявления и низкая себестоимость делают их одним из незаменимых инструментов исследователей, имеющих дело с изучением и практическим использованием генетического разнообразия, в том числе при проведении современных физиолого-биохимических и молекулярно-генетических исследований.

Таким образом, на сегодняшний день можно выделить три основных направления применения генетических маркеров. Во-первых, маркеры могут дать новую, расширенную и дополненную картину генетического разнообразия, существующую между и внутри видов. Эта информация особенно интересна для управления генетическими ресурсами растений и рационального их использования в селекционных программах с целью ускорения селекционного процесса. Во-вторых, маркеры дают возможность построения генетических карт, которые позволяют локализовать и идентифицировать локусы количественных и/или

качественных признаков, а также устанавливать эффекты действия или взаимодействия локусов этих признаков. И, наконец, в-третьих, генетические маркеры позволяют проводить ассоциативное картирование, что дает несомненный выигрыш за счет эффективного скрининга естественных природных и искусственных селекционных популяций, представляющих практический интерес для селекции. В дополнение к этому необходимо отметить, что выявление ассоциаций “маркер–признак” с помощью LOD (logarithm of odds – логарифм шансов) оценки в случае QTL анализа [56] или использование для этих же целей статистических подходов компьютерных программ Structure и TASSEL в полной мере относится и к морфологическим маркерам, особенно при проведении ассоциативного картирования и работе с коллекционными образцами генетических ресурсов культурных растений, сохраняемых в генных банках и используемых в селекционной практике [30]. Полученная с помощью маркерного и QTL анализов, а также посредством ассоциативного картирования, информация может принести прямую пользу и практические выгоды для селекции, простейшая из которых – использование маркеров генов или локусов хромосом для информативного руководства по введению интересующих исследователя аллелей в реципиентные геномы [29]. Кроме того, такая информация открывает отличные перспективы для ее использования с целью правовой защиты вновь создаваемых сортов [57].

Помимо вышеизложенного проблема генетического анализа хозяйственно ценных признаков может быть полем деятельности для дальнейшей методической оптимизации и “наведения мостов” между классической и молекулярной генетикой и селекцией растений. Последующее влияние методов маркерного анализа на генетику и особенно практическую селекцию растений будет зависеть от результатов, которые будут получены, в частности, от выявления возможности или невозможности генотипирования особи по одному генетическому маркеру, и от экономической цены получаемых информативных данных. Тем не менее применение генетических маркеров уже несомненно обогатило и развило целый ряд методов по выявлению и использованию генотипической изменчивости, заключенной в генетическом разнообразии растений [29, 30, 58, 59].

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Серебровский А.С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 342 с.
2. Серебровский А.С., Волкова К.В. Опыт анализа хромосомы двумя сигналами // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. № 1. С. 109–115.
3. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. Glossary of Genetics: Classical and Molecular. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. 553 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-75333-6>
4. Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике. В 2-х томах. М.: ИКЦ “Академ-книга”, 2008. 1201 с.
5. Картель Н.А., Макеева Е.Н., Мезенко А.М. Генетика: энциклопедический словарь. Минск: Беларуская навука, 2011. 992 с.
6. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
7. Гершензон С.М. Основы современной генетики. Киев: Наук. думка, 1983. 560 с.
8. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиогенез, агробиотенос). Кишинев: Штиинца, 1980. 588 с.
9. Johannsen W. Elemente der exakten erblichkeitslehre. Jena: Fischer, 1909. 530 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.94247>
10. Valerik M., Bartos J., Kovarova P. et al. High resolution FISH of super-stretched flow-sorted plant chromosomes // Plant J. 2004. V. 37. P. 940–950.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2003.02010.x>
11. Harrison G.E., Heslop-Harrison J.S. Centromeric repetitive DNA sequences in the genus *Brassica* // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 90. P. 157–165.
<https://doi.org/10.1007/BF00222197>
12. Fukui K., Nakayama S., Ohmido N. et al. Quantitative karyotyping of three diploid *Brassica* species by imaging methods and localization of 45 SrDNA loci on the identified chromosomes // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 96. P. 325–330.
<https://doi.org/10.1007/s001220050744>
13. Snowdon R.J., Friedrich T., Friedt W., Kohler W. Identifying the chromosomes of the A- and C-genome diploid *Brassica* species *B. rapa* (syn. *campestris*) and *B. oleracea* in their amphidiploid *B. napus* // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. P. 533–538.
<https://doi.org/10.1007/s00122-001-0787-y>
14. Alix K., Ryder C., Moore J. et al. The genomic organization of retrotransposons in *Brassica oleracea* // Plant Mol. Biol. 2005. V. 59. P. 839–851.
<https://doi.org/10.1007/s00299-013-1399-0>
15. Alix K., Joets J., Ryder C. et al. The CACTA transposon *Bot1* played a major role in *Brassica* genome divergence and gene proliferation // Plant J. 2008. V. 56. P. 1030–1044.
<https://doi.org/10.1111/j.1365313X.2008.03660.x>
16. Sousa A., Fuchs J., Renner S.S. Molecular cytogenetics (FISH, GISH) of *Coccinia grandis*: a ca. 3 myr-old species of Cucurbitaceae with the largest Y/Autosome divergence in flowering plants // Cytogenet. Genome Res. 2013. V. 139. P. 107–118.
<https://doi.org/10.1159/000345370>
17. Tomas P.A., González G.E., Schrauf G.E., Poggio L. Chromosomal characterization in native populations of *Elymus scabrifolius* from Argentina through classical and molecular cytogenetics (FISH-GISH) // Genome. 2012. V. 55. P. 591–598.
<https://doi.org/10.1007/s11427-012-4348-1>
18. Waddington C.H. An Introduction to Modern Genetics. London: Allen & Unwin, 1939. 441 p.
19. Waddington C.H. The epigenotype // Endeavour. 1942. V. 1. P. 18–20.
20. Waddington C.H. Canalization of development and inheritance of acquired characters // Nature. 1942. V. 150. P. 563–565.
<https://doi.org/10.1038/150563a0>
21. Kalisz S., Purugganan M.D. Epialleles via DNA methylation: consequences for plant evolution // TRENDS in Ecology and Evolution. 2004. V. 19. P. 309–314.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.034>
22. Kimatu J.N., Bao L. Epigenetic polymorphisms could contribute to the genomic conflicts and gene flow barriers resulting to plant hybrid necrosis // African J. Biotechnol. 2010. V. 9. P. 8125–8133.
<https://doi.org/10.5897/AJB10.1043>
23. Zhang M., Kimatu J.N., Xu K., Bao L. DNA cytosine methylation in plant development // J. Genet. Genomics. 2010. V. 37. P. 1–12.
[https://doi.org/10.1016/S1673-8527\(09\)60020-5](https://doi.org/10.1016/S1673-8527(09)60020-5)
24. Séré D., Martin A. Epigenetic regulation: another layer in plant nutrition // Plant Signaling & Behavior. 2019.
<https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1686236>
25. Cahn R.D. Factors affecting inheritance and expression of differentiation: Some methods of analysis // Results and Problems in Cell Differentiation / Eds Beerman W. et al. 1969. V. 1. P. 58.
26. Чесноков Ю.В. Генетические маркеры: сравнительная классификация молекулярных маркеров // Овощи России. 2018. № 3. С. 11–15.
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2018-3-11-15>
27. Чесноков Ю.В. Разновидности сцепления генетических маркеров с целевым геном и локусами хромосом // Агрофизика. 2018. № 2. С. 40–45.
<https://doi.org/10.25695/AGRP.2018.02.06>
28. Чесноков Ю.В. Биохимические маркеры в генетических исследованиях культурных растений // С.-х.

- биология. 2019. Т. 54. № 5. С. 863–874.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.5.863rus>
29. Чесноков Ю.В., Косолапов В.М. Генетические ресурсы растений и ускорение селекционного процесса. М.: ООО “Угрешская типография”, 2016. 172 с.
 30. Чесноков Ю.В., Кочерина Н.В., Косолапов В.М. Молекулярные маркеры в популяционной генетике и селекции культурных растений. М.: ООО “Угрешская типография”, 2019. 200 с.
https://doi.org/10.33814/monography_1614
 31. Morgan T.H. Sex-limited inheritance in *Drosophila* // Science. 1910. V. 32. P. 120–122.
<https://doi.org/10.1126/science.32.812.120>
 32. Sturtevant A.H. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association // J. Experim. Zool. 1913. V. 14. P. 43–59.
<https://doi.org/10.1002/jez.1400140104>
 33. Sax K. The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris* // Genetics. 1923. V. 8. P. 552–560.
 34. Wexelsen H. Linkage between quantitative and qualitative characters in barley // Hereditas (Lund). 1933. V. 17. P. 323–341.
 35. Sturtevant A.H. Thomas Hunt Morgan // Biographical Memoir. Washington D.C.: Nat. Acad. Sci., 1959. P. 281–325.
 36. Жученко А.А. Генетика томатов. Кишинев: Штиинца, 1973. 661 с.
 37. Khush G.S. List of gene markers maintained in the Rice Genetic Stock Center, IRRI // Rice Genet. Newsletter. 1987. V. 4. P. 56–62.
 38. Saito T., Ariizumi T., Okabe Y. et al. TOMATOMA: a novel tomato mutant database distributing micro-tom mutant collections // Plant Cell Physiol. 2011. V. 52. P. 283–296.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcr004>
 39. Neuffer M.G., Coe E.H., Wessler S. Mutants of Maize. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1997. 468 p.
 40. Palmer R.G., Shoemaker R.C. Soybean genetics // Soybean Institute of Field and Vegetative Crops / Eds Hrustic M., Vidic M. and Jackovic D. Novi Sad, Yugoslavia, 1998. P. 45–82.
 41. Бочарникова Н.И. Мутантный генофонд томата и его использование в селекционно-генетических исследованиях // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 644–653.
 42. Бочарникова Н.И. Генетическая коллекция мутантных форм томата и ее использование в селекционно-генетических исследованиях. ВНИИССОК. М.: Изд-во ВНИИССОК, 2011. 120 с.
 43. Smith L., Moseman A.H., Payne K.T., Weibel D.E. Linkage studies in einkorn // J. Amer. Soc. Agron. 1948. V. 40. P. 862–873.
 44. Гончаров Н.П., Шумный В.К. От сохранения генетических коллекций к созданию национальной системы хранения генофондов растений в вечной мерзлоте // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 509–523.
 45. Winter P., Kahl G. Molecular marker technologies for plant improvement // World J. Microbiol. Biotechnol. 1995. V. 11. P. 438–448.
<https://doi.org/10.1007/BF00364619>
 46. Weeden N., Timmerman G., Lu J. Identifying and mapping genes of economic significance // Euphytica. 1994. V. 73. P. 191–198.
<https://doi.org/10.1007/BF00027194>
 47. Eagles H., Bariana H., Ogonnaya F. et al. Implementation of markers in Australian wheat breeding // Aust. J. Agric. Res. 2001. V. 52. P. 1349–1356.
<https://doi.org/10.1071/AR01067>
 48. Lindstrom E.W., Humphrey L.M. Comparative cytogenetic studies of tetraploid tomatoes from different origins // Proc. Intern. Cong. Genet. N.Y. 1932. V. 2. P. 118–119.
 49. McArthur J.W. Linkage groups in the tomato // J. Genet. 1934. V. 29. P. 123–133.
 50. Barton D.W. Comparative effects of X-ray and ultraviolet radiation on the differentiated chromosomes of the tomato // Cytologia. 1954. V. 19. P. 157–175.
<https://doi.org/10.1508/cytologia>
 51. Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller. IV // Kulturpflanze. 1963. V. XI. P. 603–644.
 52. Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller. V // Kulturpflanze. 1964. V. XII. P. 121–152.
 53. Stubbe H. Mutanten der Wildtomate *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. IV // Kulturpflanze. 1965. V. XIII. P. 517–544.
 54. Tanksley S.D., Mutschler M.A. Linkage map of the tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Genetic Maps. 1989. P. 6.3–6.15.
 55. Бочарникова Н.И., Козлова В.М. Мутантные формы томатов (каталог). Кишинев: Штиинца, 1992. 64 с.
 56. Kocherina N.V., Artemyeva A.M., Chesnokov Yu.V. Use of LOD-score technology in mapping quantitative trait loci in plants // Rus. Agricultural Sci. 2011. V. 37. P. 201–204.
<https://doi.org/10.3103/S1068367411030098>
 57. Soller M., Beckmann J.S. Genetic polymorphism in varietal identification and genetic improvement // Theor. Appl. Genet. 1983. V. 67. P. 25–33.
<https://doi.org/10.1007/BF00303917>
 58. Young N.D. A cautiously optimistic vision for marker-assisted breeding // Mol. Breeding. 1999. V. 5. P. 505–510.
<https://doi.org/10.1023/A:1009684409326>
 59. Dekkers J.C., Hospital F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations // Nat. Rev. Genet. 2002. V. 3. P. 22–32.
<https://doi.org/10.1038/nrg701>

Morphological Genetic Markers in Plants

Yu. V. Chesnokov^{a,*}, V. M. Kosolapov^b, and I. V. Savchenko^c

^a*Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, 195220 Russia*

^b*Federal Williams Research Center for Forage Production and Agroecology, Lobnya, Moscow oblast, 141055 Russia*

^c*All-Russian Scientific Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, Moscow, 117216 Russia*

*e-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

The review discusses the possible use of morphological genetic markers in plants. Definitions and terminology of such concepts as “marker”, “phenotype”, “genotype”, “epigenotype” and “genetic marker” are given. The properties and distinguishing features of genetic markers are given. Some mutant marker forms are described and the feasibility of creating and using collections of mutant marker forms for their practical use in genetics and plant breeding is considered. It is indicated, that the main sources of genotypic variation, the basis, reflection and manifestation of which is polymorphism, including marker, which manifests itself not only at the morphological, but also at the biochemical or molecular levels, are mutations and recombinations. The role and significance of the first phenotypic genetic markers obtained from the fruit fly *Drosophila* by means of experimental mutagenesis methods is noted, which allowed T. Morgan and colleagues to establish the exact location of the genes on the linking groups and based on this draw up the first genetic “maps” of *Drosophila* chromosomes. The main disadvantages of morphological genetic markers are that they are few in number and are influenced by environmental factors or depend on the stage of development of the plant or its organ or tissue in which they are found. In addition, they do not cover the entire genome, but are located in certain genomic loci in which the genes are concentrated. This means that it is not possible to use fully morphological markers that do not cover the entire genome for the purpose of genomic genotyping or establishing genetic distances. However, despite these exceptions, morphological markers still remain a relevant and very useful scientific tool in genetic and breeding practice. Many of these markers are genetically linked to important economically significant and agronomic traits, which makes it possible to significantly reduce the cost and simplify the production of new genetically and breeding significant forms. It is noted that the problem of genetic analysis of economically valuable traits can be a field of activity for further methodological optimization and “building bridges” between classical and molecular genetics and plant breeding, as well as other biological disciplines.

Keywords: morphology, phenotype, genetic marker, terminology, marker forms in plants, marker assisted selection.