УДК 633.11«324»:631.527

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки, сельскохозяйственные науки)

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ (ОБЗОР)

Баюров Леонид Иванович
к. с.-х. н., доцент, заслуженный работник культуры Кубани
SPIN-код: 3777-5470, AuthorID: 270952
Тел.: +7(918)413-51-86, E-mail: leo56@mail.ru
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», г. Краснодар, Россия

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) сохраняет статус одной из ключевых продовольственных культур в мировом масштабе. Являясь первым одомашненным растением, пшеница стала основным продуктом питания во всем мире. Объемы ее производства превышает 770 млн тонн, благодаря ежегодному освоению более 217 млн га посевных площадей. Сегодня на ее долю приходится 20 % калорий и белка, потребляемых людьми. Кроме того, пшеница выступает значимым источником пищевых волокон. В то же время более 720 млн людей страдают от голода, а свыше трех миллиардов не имеют доступа к полноценному здоровому питанию. Таким образом, обеспечение производства и доступности зерна остается ключевым фактором продовольственной безопасности. Ожидается, что к 2050 году, когда население планеты достигнет 9,4 млрд. человек и станет более обеспеченным, спрос на продукты питания возрастет на 60 %. Поэтому главной задачей современной селекции является рост урожайности и повышения устойчивости к стрессам биотической и абиотической природы. Реализация генетического потенциала полигенных признаков при выведении озимой пшеницы достигается за счет внедрения разнообразных стратегий. В данном обзоре дан научный анализ и выбор более эффективных методов селекции пшеницы, направленных на увеличение ее урожайности и резистентности к различным неблагоприятным факторам. Рассматриваются основные способы обогащения генетического разнообразия, создания синтетических форм, трансгенные методы и редактирование генома, что позволяет определить наиболее эффективные способы выведения высокоурожайных сортов пшеницы

Ключевые слова: ПШЕНИЦА, МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ, УРОЖАЙНОСТЬ, УСТОЙЧИВОСТЬ К ЗАБОЛЕВАНИЯМ

http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-222-004

UDC 633.11«324»:631.527

4.1.2. Plant breeding, seed production and biotechnology (biological sciences, agricultural sciences)

CURRENT TRENDS IN WHEAT BREEDING (REVIEW)

Bayurov Leonid Ivanovich
Cand.Agr.Sci., associate Professor, Honored Worker of Culture of the Kuban region
RSCI SPIN-code: 3777-5470, AuthorID: 270952
Tel.: +7(918)413-51-86, E-mail: leo56@mail.ru
Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin", Krasnodar, Russia

Wheat (*Triticum aestivum* L.) retains the status of one of the key food crops on a global scale. As the first domesticated plant, wheat has become a staple worldwide. The volume of its production exceeds 770 million tons, due to the annual development of more than 217 million hectares of sown area. Today, it accounts for 20% of the calories and protein consumed by people. In addition, wheat is a significant source of dietary fiber. At the same time, more than 720 million people suffer from hunger, and over three billion do not have access to a full healthy diet. Thus, ensuring the production and availability of grain remains a key factor in food security. It is expected that by 2050, when the world's population reaches 9.4 billion people and becomes more affluent, the demand for food will increase by 60%. Therefore, the main task of modern breeding is to increase yields and increase resistance to stresses of a biotic and abiotic nature. The realization of the genetic potential of polygenic traits in the breeding of winter wheat is achieved through the introduction of a variety of strategies. This review provides a scientific analysis and selection of more effective wheat breeding methods aimed at increasing its yield and resistance to various adverse factors. The main methods of enriching genetic diversity, creating synthetic forms, transgenic methods and genome editing are considered, which makes it possible to determine the most effective methods of breeding high-yielding wheat varieties

Keywords: WHEAT, BREEDING METHODS, YIELD, AND RESISTANCE TO DISEASES

Введение. Пшеница (*Triticum aestivum* L.) с давних пор удерживает позиции важнейшей сельскохозяйственной культуры планетарного значения. Будучи первым одомашненным растением, оно превратилось в базовый пищевой продукт для населения Земли. Глобальное производство достигает отметки свыше 770 миллионов тонн, что обеспечивается за счет использования посевной площади в более чем 217 миллионов гектаров. На сегодняшний день пшеница покрывает пятую часть всех калорий и белков, потребляемых человеком. Дополнительно она служит важным поставщиком пищевых волокон.

Данная культура демонстрирует исключительную пластичность, успешно возделываясь в самых разных агроэкологических зонах планеты: от прохладных областей умеренного пояса Северного полушария до влажных тропиков. Подобное широкое распространение подтверждает ее способность приспосабливаться к разнообразным почвенно-климатическим факторам, а также свидетельствует о высокой устойчивости и универсальности данного вида. Важными задачами селекционной работы является рост урожайности, повышение устойчивости к болезням и неблагоприятным факторам окружающей среды, а также оценка масштабов программ скрещивания и основных источников генетического материала.

С учетом этого, целью настоящего обзора явился анализ современных тенденций в селекции пшеницы. Задачей исследования явился поиск наиболее эффективных современных методов селекции с учетом их новизны, эффективности научно-практического применения и синергизма в условиях современного ведения производства этой важнейшей зерновой культуры в течение последних 15 лет.

Обсуждение. Как известно, ключевой целью селекционной работы при выведении новых сортов пшеницы, сочетающих в себе высокую урожайность, устойчивость к патогенам и стрессовым факторам внешней среды, использование нового генетического материала и внедрение передовых

биотехнологических подходов. При этом наряду с классическими методами, такими как гибридизация и многоэтапный отбор с последующими самоопылениями для обеспечения генетической однородности и стабильности признаков, все чаще используются инновационные стратегии, направленные на оптимизацию селекционного процесса.

Как отмечают Hale B., et al. (2022) и Hao M., et al (2013), особое распространение получил метод получения удвоенных гаплоидов (DH) – полностью гомозиготных линий, полученных путем удвоения хромосомного набора гаплоидных растений. Они представляют собой уникальный генетический материал, позволяющий существенно ускорить селекционный процесс, снизить его трудоемкость и материальные затраты и создать популяции для их последующего картирования, фено- и генотипирования [20; 21].

По мнению Е. М. Тимоновой и др. (2022), ключевым достоинством получения пыльников пшеницы выступает возможность спонтанного удвоения хромосомного набора. Линии, возникшие таким образом, обладают фертильностью и не нуждаются во внешнем воздействии колхицина или иных препаратов, подавляющих митоз. В основном эти растения цитологически стабильны, за исключением незначительной доли особей с хромосомными аномалиями [8]. Согласно Castillo et al. (2009), источникам, частота спонтанного удвоения у мягкой пшеницы колеблется в широком диапазоне — от 25 до 70 % [14].

Согласно данным Двиведи С.Л. с соавторами (2015), выделяют следующие способы получения удвоенных гаплоидов: 1) отдаленная гибридизация в сочетании с селективной элиминацией хромосом чужеродного вида-опылителя; 2) гиногенез и 3) андрогенез в культуре *in vitro* [17]. При этом, как указывает коллектив авторов во главе Н. В. Петрашом (2023), эффективность использования технологии DH в селекции обусловлена

способностью генотипов к регенерации зеленых растений в процессе *in vitro* андрогенеза [7].

Изучение полного генетического кода растений (секвенирование генома) и точное определение генов, отвечающих за важные для сельского хозяйства качества, позволяет нам целенаправленно выбирать родительские растения для скрещивания. Это дает возможность создавать новые сорта с заранее определенными, желаемыми характеристиками. Так, по данным М.Г. Диващук с коллегами, в настоящее время известно 19 генов Rht, включая семь разновидностей Rht-1 и несколько вариантов Rht-8. Ген Rht-1, влияющий на высоту пшеницы, впервые был открыт в геноме японского сорта Норин 10. В настоящее время именно этот ген активно применяется в программах селекции, направленных на получение низкорослых сортов [2].

Как отмечается в результатах исследования Voss-Fels K.P., et al. (2019), ключевым барьером на пути селекционных процессов выступает продолжительный межгенерационный период. В большинстве случаев традиционные методы селекции сельскохозяйственных растений требуют более десяти лет для создания и внедрения новых сортов. После скрещивания отобранных родительских форм для поиска оптимального генотипа необходимо получение 4–6 поколений. Создание межвидовых гибридов у перекрестноопыляемых видов (в частности, с *Aegilops tauschii*), является критически важным шагом для преодоления недостатков классической селекции, особенно за счет сокращения времени генерации, что способствует более быстрому и результативному выведению сортов, отвечающих современным агротехническим требованиям [30].

Скоростная селекция представляет собой перспективную технологию нового поколения, предполагающую выращивание растений в контролируемых условиях с возможностью их модификации. Этот метод направлен на ускорение селекции благодаря уменьшению временных и матери-

альных затрат на одно поколение. По сравнению с классическим методами, она позволяет сократить время получения одного поколения от 2,5 до 5 раз [13].

Исследования, проведенные Gupta P.K., Langridge P., Mir R.R. и Hospital F., включали в себя такие новые методы селекции растений, как маркерная валидация, возвратное скрещивание и генная пирамидализация, направленные на повышение резистентности растений к бурой листовой ржавчине и мучнистой росе, а также в предотвращении нежелательного доуборочного прорастания зерна. Доказана их высокая эффективность в повышении иммунитета растений к этим патологиям [18; 22].

Группой ученых Ставропольского ГАУ под руководством М. Ю. Балацкого проведена оценка новых сортов твердой озимой пшеницы с улучшенными качественными характеристиками, полученных методом сложной гибридизации с использованием генетических форм из различных географических зон, а также методом хемомутагенеза [1].

Как отмечают Дж. Руан и А. Соннино (2007), картирование генов и маркерная селекция (MAS) является одним из перспективных и эффективных методов селекции на повышение урожайности. Наличие генетических маркеров дает возможность отказаться от традиционного тестирования каждой особи в гибридной популяции. Вместо этого достаточно провести быстрый ДНК-анализ для выявления конкретного маркера и на его основе определить уровень защищенности растения.

Важно, что при этом не происходит модификации самой ДНК и внедрения чужеродных генов; метод опирается исключительно на заранее составленные генетические карты. По сравнению с классическим подходом, этот метод обеспечивает более высокую скорость и результативность селекции. Благодаря анализу ДНК удалось обнаружить множество маркеров в растениях и установить их связь с хозяйственно полезными призна-

ками, ставшей основой для внедрения маркер-ассоциированной селекции (MAS) [27].

Геномное картирование способствует обнаружению ключевых генов и локусов количественных признаков, обусловливающих фенотипическое разнообразие. Это обеспечивает глубокое понимание генетических механизмов контроля ценных хозяйственных свойств и служит теоретической базой для маркерного отбора, выделения генов в чистом виде и изучения организации генома [19].

Исследования Н. В. Новоселовой, А. В. Бакулиной, Ю. В. Чеснокова и других исследователей подтвердили, что внедрение молекулярных маркеров в селекцию весьма перспективно для дальнейшего повышения урожайности. MAS уже доказала свою эффективность для улучшения таких важных признаков мягкой озимой пшеницы, как скороспелость, высота растений, качество зерна и устойчивость к листостебельным заболеваниям. При наличии соответствующих «доноров» генов устойчивости и специфичных молекулярных маркеров, применение данного подхода способствует ускорению и оптимизации процесса селекции сортов, экспрессирующих гены резистентности [9].

По мнению Crossa J., et al. (2017) и Dordevic V., et al. (2019), отличие от традиционной MAS, которая в основном опирается на несколько локусов с большим эффектом для проведения селекции, геномная селекция одновременно использует полногеномные ДНК-маркеры для оценки геномных расчетных селекционных значений по сложным признакам.

Этот подход был разработан в основном для изучения количественных признаков, контролируемых множеством локусов с небольшим эффектом. Преимущество геномной селекции при этом заключается в быстром отборе элитной зародышевой плазмы и ускорении циклов селекции культур, а также в экономии времени и ресурсов, особенно при оценке

признаков на поздних этапах процесса выведения сорта или при оценке такого важного фенотипического признака, как урожайность [15; 16].

Согласно исследованиям Кликочки Х., Цыбульской М., Барчака Б. и др. (2016), даже при внедрении передовых агротехнологий, повышающих продуктивность, создании оптимального температурно-влажностного режима в течение всей вегетации, современные сорта пшеницы не гарантируют получение зерна с высокими качественными характеристиками. В связи с этим для достижения желаемого результата необходимо сосредоточиться на выведении сортов, сочетающих отличные качественные показатели с высокой устойчивостью к изменениям климата [23].

Поэтому сочетание передовых подходов к генетическому картированию MAS со стратегиями селекционного улучшения способен существенно сократить продолжительность селекционных циклов в растениеводстве. Это позволит рациональнее использовать генетический потенциал для создания климатически устойчивых сортов, что в конечном итоге укрепит глобальную продовольственную безопасность [26; 31].

Эффективность различных стратегий селекции пшеницы, направленных на повышение устойчивости к болезням, была предметом ряда отечественных и зарубежных исследований. В частности, Дж. Руткоцки и его коллеги (2015), обнаружили, что геномная селекция может быть столь же успешной, как и фенотипическая, в улучшении устойчивости к стеблевой ржавчине, однако существует риск снижения генетического разнообразия в долгосрочной перспективе [28].

Как отмечено в исследованиях Anderson J.A., Chao S. & Liu S., значительные успехи в борьбе с фузариозной головней (с 30%-ным снижением симптомов заболевания) были достигнуты благодаря интрогрессивной гибридизации ключевого гена устойчивости Fhb1 и использованию связанных с ним диагностических маркеров [11].

В рамках исследований, проведенных Miedaner T., Wilde F., Korzun V. и др., было установлено, что фенотипическая и маркерная селекция позволяют добиться снижения интенсивности поражения озимой пшеницы твердой головней на 6 % и бурой ржавчиной на 5 % – соответственно [24].

Д. О. Долженко и другие сотрудники Самарского НЦ РАН используют в селекции мягкой озимой пшеницы метод MAS для повышения ее резистентности к бурой листовой ржавчине и улучшения хлебопекарных качеств зерна путем введения в ее генотип 6-й хромосомы генома пырея промежуточного (*Agropyron intermedium* (Host) P. Beau). Ученые также изучают возможность сочетания этой хромосомы с другими генами устойчивости (Lr-генами). В результате получены новые линии озимой пшеницы с заданным набором генов против наиболее распространенных патогенов [3].

По мнению Э. Р. Давояна, дикорастущие представители родов Triticum, *Aegilops, Agropiron, Secale, Haynaldia, Villosa* и др., демонстрируют широкое разнообразие агрономических фенотипических характеристик. Они обладают обширным пулом аллельных вариаций, который подлежит исследованию, сохранению и практическому применению для улучшения сортов мягкой пшеницы. Поскольку эти дикие сородичи отлично приспособлены к условиям своего естественного обитания, их потенциал активно используется для передачи генов устойчивости к вредителям и болезням пшеницы.

Большинство исследований, направленных на передачу полезных признаков от диких видов, сосредоточено на резистентности к заболеваниям. Это связано с тем, что запас эффективных генов устойчивости у пшеницы практически исчерпан, а по мере расширения ареала сортов с одинаковыми генами их эффективность снижается из-за преодоления патогенами. Таким образом, недостаток разнообразия генов устойчивости способствует развитию эпифитотий и представляет собой актуальную проблему

селекции. Успешные результаты в этой области могут быть достигнуты только при сохранении и всестороннем изучении природных сородичей по устойчивости к основным возбудителям болезней мягкой пшеницы и другим ценным для селекции признакам [2].

Селекция озимой пшеницы в зоне Северного Кавказа, как указывают И. Р. Манукян и М. А. Басиева, должна быть направлена на выведение сортов, способных стабильно обеспечивать не только высокий урожай, но и хорошо адаптироваться к специфическим почвенно-климатическим условиям региона. Поиск и идентификация генотипов, несущих в себе ценные хозяйственные признаки, такие как низкая высота стебля, стабильная урожайность и устойчивость к фузариозу колоса и другим заболеваниям, является крайне важной и актуальной задачей [5].

Весьма перспективен метод геномного анализа – целевое генотипирование путем секвенирования однонуклеотидных полиморфизмов (ОНП). Этот метод объединяет избирательное изменение отдельных локусов ДНК на основе полимеразной цепной реакции (ПЦР) с последующим детальным секвенированием полученных фрагментов. Изначально академиком РАН Л.А. Беспаловой с коллегами из 3 500 наиболее подходящих ОНП коллекции Научного центра зерна для генотипирования отобрано 200 образцов озимой пшеницы. Полногеномный ассоциативный поиск с применением смешанных линейных моделей позволил установить новые связи между маркерами и такими агрономическими признаками, как сроки колошения, высота растения, качество зерна и устойчивость к болезням. Этот метод подтвердил известные эффекты генов, отвечающих у озимой пшеницы за низкорослость (Rht) и фотопериодическую чувствительность (Ppd) Результаты по гену Ppd-D1 показали статистически значимую связь с урожайностью [12].

Генная инженерия фундаментально опирается на внедрение или исключение генов и их фрагментов в культуру-реципиент посредством био-

технологических методов, что обеспечивает ряд преимуществ перед классической селекцией. По мере развития этих технологий и появления инструментов для точного редактирования генома исследователи получили возможность модифицировать специфические участки ДНК. В связи с этим, по мнению ряда отечественных и зарубежных исследователей, наиболее распространенным и многообещающим подходом является метод CRISPR-Cas, использующий механизмы негомологичного соединения концов и гомологичной репарации для восстановления ДНК, а также ферменты для точечного редактирования оснований [25].

Из шести известных типов белков Cas, благодаря высокой точности, доступности и простоте применения, в селекции растений доминирует тип Cas9, работа с которым обеспечивает наибольшую целевую направленность [4; 10]. Его ключевое преимущество заключается в возможности одновременного воздействия на несколько локусов, что позволяет эффективно группировать «полезные» гены, что существенно ускоряет селекционный процесс, сокращая время на получение сортов с улучшенными качественными показателями и повышенным иммунитетом к болезням [29].

Внедрение перечисленных методов в селекционные программы потребует инвестиций в создание камер искусственного климата для выращивания растений с соответствующими условиями освещения и температуры, которые потребуют большего энергопотребления. Потенциальным решением этой проблемы может стать использование возобновляемых источников энергии, таких как солнечные панели и энергосберегающих светодиодных систем освещения, которые позволяют точно контролировать продолжительность, спектральность и интенсивность светового дня, что благоприятно сказывается на фотосинтезе, росте и развитии растений.

Результаты. Современные успехи в селекции пшеницы открывают перспективы для более экономного использования времени, площадей и ресурсов при создании высокоурожайных сортов. Интеграция ускоренных

методов в селекционные программы станет ключом к повышению темпов генетического прогресса, созданию устойчивых сортов и решению таких глобальных задач, как адаптация к изменению климата и обеспечение продовольственной безопасности. Подобный системный подход позволяет комбинировать сильные стороны разных технологий, формируя надежную базу для современной селекции.

Таким образом, на основе проведенного обзора и анализа выделено несколько групп современных наиболее перспективных селекционных методов дальнейшего совершенствования пшеницы. К ним относятся:

1) *ускорение селекционных циклов*:

- внедрение технологии удвоенных гаплоидов, обеспечивающей получение в одном поколении полностью гомозиготных линий (путем удвоения хромосомного набора гаплоидов, в искусственных условиях или селективным удалением хромосом другого вида при отдаленной гибридизации), тогда как традиционная классическая селекция требует 5–6 ежегодных циклов непрерывного самоопыления;

- ускоренная селекция (спидбридинг) за счет получения нескольких поколений пшеницы в строго контролируемых условиях, например, в теплицах с увеличенным до 22 ч световым днем. Это позволяет уменьшить продолжительность получения одного поколения в 2,5–5 раз в сравнении с обычными условиями, что существенно ускоряет весь процесс селекции. При этом, для сортов озимой пшеницы это коррелирует с ускоренной яровизацией, чтобы обеспечить необходимую реакцию на период зимовки;

2) *повышения точности отбора:*

- маркер-ассоциированная селекция (MAS), которая основана на применении ДНК-маркеров, генетически тесно связанных с генами, определяющими нужные признаки. Он делает возможным проводить селекцию растений по генотипу на ранних этапах развития, не дожидаясь проявления признаков в фенотипе, что особенно важно для сложных трудно измеряе-

мых характеристик, таких, например, как устойчивость к патогенам. MAS широко используется в маркер-вспомогательном беккроссинге для переноса целевых генов от растения-донора к реципиенту, а также для создания «пирамид» генов устойчивости;

- геномный отбор для одновременной оценки многих признаков, который задействует маркеры, охватывающие весь геном растений. Он позволяет с высокой точностью предсказывать общую продуктивную ценность генотипа, учитывая, как взаимодействие между аллелями отдельных генов, так и влияние паратипических факторов окружающей среды;

3) *обогащение генетического пула пшеницы* подразумевает получение синтетической пшеницы путем искусственного скрещивания ее тетраплоидных видов с диплоидным видом – эгилопсом Тауша *(Aegilops tauschii)* – для получения 6n-формы. Это позволяет перенести в пшеницу ценные гены устойчивости к неблагоприятные абиотическим факторам ее дикого родственника;

4) *целенаправленное модифицирование генома* (*геномное редактирование).* Используя такие системы, подобные CRISPR/Cas9, можно осуществлять точную модификацию генов: добавляя новые или удалять нежелательные признаки. Уже реализованы проекты по редактированию генов, влияющих на твердость зерна, уровень содержания амилопектина и массу тысячи зерен. Этот метод демонстрирует высокий потенциал для создания сортов с принципиально новыми свойствами или для точечной корреляции конкретных генетических локусов.

Выводы. За более чем десять тысяч лет пшеница претерпела значительную эволюцию, развиваясь под влиянием как природных факторов, так и целенаправленной работы селекционеров. Благодаря этому было создано множество экотипов, адаптированных к самым разным климатическим и почвенным условиям, обеспечившим широкое распространение

пшеницы по всему миру. На основе проведенного анализа, к наиболее перспективным инновационным методам селекции пшеницы следует отнести:

1) *геномную селекцию*, позволяющую которые на основе полногеномных маркеров и данных о фенотипе, точно прогнозировать ценность растения еще на ранних стадиях вегетации и отбирать лучшие комбинации для скрещивания еще до полного проявления всех фенотипических признаков, которые контролируются полигеномным взаимодействием;

2) *маркер-ассоциированную селекцию (MAS)*, когда на основе ДНК-маркеров в геноме растений выявляют локусы, контролирующих важнейшие хозяйственно полезные признаки растений. Это позволяет селекционерам отбирать растения не только на основе визуальных признаков, но и по генетическим данным, что существенно ускоряет селекционный процесс, повышая его точность, особенно при рецессивном типе наследования признаков.

3) *применение технологии CRISPR/Cas9*, позволяющей целенаправленно модифицировать конкретные участки ДНК, «отключая» определенные гены, исправляя или активируя другие. С ее помощью уже выведены сорта, устойчивые к бурой листовой ржавчине, мучнистой росе, а также изменено соотношение амилозы и амилопектина в крахмале;

4) ускоренную селекцию, позволяющую добиться форсированного перехода растений к репродуктивной фазе (цветению и колошению) на основе создания строго контролируемых условий выращивания (существенное увеличение длительности светового дня с регуляцией светового спектра и суммарного фотопериода, комфортный температурный режим и т. д.).

Селекционеры редко ограничиваются одним методом, предпочитая их комбинирование. Типичный процесс включает предварительный отбор родительских линий с целевыми генами посредством геномной селекции или MAS, последующее введение нового генетического разнообразия че-

рез интрогрессивные формы и финальную корректировку конкретного признака с помощью методов CRISPR/Cas9 и ускоренной селекции.

Следовательно, наиболее эффективной стратегией в селекции пшеницы является синтетический подход, когда существующие традиционные классические методы, такие как гибридизация и беккроссинг, объединяются с современными молекулярными технологиями. Это позволяет успешно справляться с комплексными задачами, выводя сорта, сочетающие высокую урожайность, устойчивость к различным стрессовым факторам и улучшенные качественные характеристики зерна.

Таким образом, современные тенденции в селекции пшеницы не заменяют традиционные методы, а дополняют их, создавая синергетический эффект. Следует, однако, учитывать, что интеграция современных селекционных методов сопряжена с необходимостью значимых финансовых вложений и детального анализа биобезопасности и соответствия нормативным требованиям.

Список литературы:

1. Балацкий М.Ю. Агробиологические особенности новых сортов озимой твердой пшеницы, полученных путем сложных скрещиваний с участием химических мутантов, на черноземе обыкновенном Ставропольского края / М. Ю. Балацкий, А. Л. Кривенко, А. И. Войсковой // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского ГАУ. − 2010. − № 62. − С. 353-365.

2. Давоян Э.Р. Создание нового, генетически разнообразного исходного материала для селекции мягкой пшеницы на основе методов хромосом-ной инженерии и ДНК-маркирования : дисс. ... д-ра биол. наук: 4.1.2. / Давоян Эдвард Румикович [Место защиты: ФГБНУ «Федеральный научный центр риса»]. – Краснодар, 2022. – С. 24-27.

2. Диващук М.Г. Идентичность генов короткостебельности Rht-11 и Rht-b1e / М. Г. Диващук, А. В. Васильев, Л. А. Беспалова, Г. И. Карлов // Генетика. − 2012. − Т. 48. − № 7. − С. 897.

3. Долженко Д.О. Перспективы селекции озимой мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине с использованием молекулярных маркеров / Д. О. Долженко, П. Н. Мальчиков, А. А. Зуева [и др.] // Известия Самарского научного центра РАН. Сельскохозяйственные науки. − 2022. − Т. 1. − № 2. − С. 45-46.

4. Кулуев Б.Р. Редактирование геномов представителей трибы пшеницевые с использованием системы CRISPR/Cas / Б. Р. Кулуев, Е. В. Михайлова, А. Р. Кулуев [и др.] // Молекулярная биология. – 2022. – Т. 56. – № 6. – С. 949-968.

5. Манукян И.Р. Селекция озимой пшеницы на устойчивость к фузариозу колоса для условий предгорной зоны Северного Кавказа / И. Р. Манукян, М. А. Басиева // Вестник АПК Ставрополья. − 2016. −№ 3(23). − С. 194-196.

6. Новоселова, Н.В. Молекулярные маркеры в селекции сортов ячменя, устойчивых к ионной токсичности (обзор) / Н. В. Новоселова, А. В. Бакулина // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2020. – Т. 21, № 1. – С. 7-17.

7. Петраш Н.В. Изучение потенциала исходного селекционного материала пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в андрогенезе in vitro / Н. В. Петраш, Т. Н. Капко, В. В. Советов // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2023;27(8):1022-1030.

8. Тимонова Е.М. Изучение влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза in vitro у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). / Е. М. Тимонова, И. Г. Адонина, Е. А. Салина // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2022;183(1):127-134.

9. Чесноков Ю.В. Молекулярные маркеры в популяционной генетике и селекции культурных растений : монография / Ю. В. Чесноков, Н. В. Кочерина, В. М. Косолапов. – М. : ООО «Угрешская типография», 2019. – 200 с.

10. Aksoy E., Yildirim K., Kavas M., et al. (2022). General guidelines for CRISPR/Cas-based genome editing in plants. Mol. Biol. Rep.49, 12151-12164.

11. Anderson J.A., Chao S., Liu S. Molecular Breeding Using a Major QTL for *Fusarium* Head Blight Resistance in Wheat. Crop Sci. 2007;47: pp. 112-119.

12. Bazhenov M., Bespalova L., Samarina M. Genome-wide association study of agronomic traits in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a custom SNP marker set. BMC Plant Biology. (2025) 25:1279.

13. Bhatta M,, Sandro P, Smith M.R., et al. (2021). Need for speed: manipulating plant growth to accelerate breeding cycles. Curr. Opin. Plant Biol. 60:101986.

14. Castillo A.M., Cistué L., Valles M.P., et al. Chromosome doubling in monocots. In: A. Touraev, B.P. Forster, S.M. Jain (eds). Advances in Haploid Production in Higher Plants. Dordrecht: Springer; 2005. p.329-340.

15. Crossa J., Pérez-Rodríguez P., Cuevas J., et al. (2017). Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. Trends Plant Sci.22, 961-975.

16. Đordevic V., Ceran M., Miladinovic J., et al. (2019). Exploring the performance of genomic prediction models for soybean yield using different validation approaches. Mot. Breeding. 39:74.

17. Dwivedi S.L., Britt A.B., Tripathi L., et al. Haploids: constraints and opportunities in plant breeding. Biotechnology Advances.2015;33(6 Pt 1):812-829.

18. Gupta PK, Langridge P, Mir RR Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities. Molecular Breeding; 2009; 26(2):145-161.

19. Gupta P.K., Kulwal P.L., Jaiswal V. Association mapping in plants in the post-GWAS genomics era. Adv. Genet.104, 2019;75-154.

20. Hale B., Ferrie A.M., Chellamma S., Samuel J.P., Phillips G.C. Androgenesis-based doubled haploidy: Past, present, and future perspectives. Front. Plant Sci. 2022;12:751230.

21. Hao M., Chen J., Zhang L., et al. The genetic study utility of a hexaploid wheat DH population with non-recombinant A-and B-genomes. SpringerPlus. 2013;2(1):131.

22. Hospital F. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. Genetica. 2009;136: 303-310.

23. Klikocka H., Cybulska M., Barczak B., et al. The effect of sulphur and nitrogen fertilization on grain yield and technological quality of spring wheat. Plant, Soil and Environment. 2016; 62(5):230-236.

24. Miedaner T, Wilde F, Korzun V, et al. Marker selection for *Fusarium* head blight resistance based on quantitative trait loci (QTL) from two European sources compared to phenotypic selection in winter wheat. Euphytica. 2009;166: 219-227.

25. Pickar-Oliver A., Gersbach C.A. (2019). The next generation of CRISPR-Cas technologies and applications. Nat. Rev. Mol. Cell Bio.20, 490-507.

26. Raza A., Mubarik M.S., Sharif R., et al. (2023). Developing drought smart, ready to grow future crops. Plant Genome U.S.16:e20279.

27. Ruane J., Sonnino A. Marker-assisted selection as a tool for genetic improvement of crops, livestock, forestry and fish in developing countries: an overview of the issues // In: E.P. Guimaraes, et al. (Eds.): Marker-assisted selection – current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. Rome: FAO, 2007; pp. 3-13.

28. Rutkoski J, Singh RP, Huerta-Espino J, et al. Genetic Gain from Phenotypic and Genomic Selection for Quantitative Resistance to Stem Rust of Wheat. Plant Genome. 2015;8.

29. Samantara K., Bohra A., Mohapatra S.R., et al. (2022). Breeding more crops in less time: a perspective on speed breeding. Biology11:275.2022.

30. Voss-Fels K.P., Stahl A., Wittkop B. et al. (2019). Breeding improves wheat productivity under contrasting agrochemical input levels. Nat. Plants.5, 706-714.

31. Watson A., Hickey L.T., Christopher J., et al. (2019). Multivariate genomic selection and potential of rapid indirect selection with speed breeding in spring wheat. Crop Sci. Breed. Gen.59, 1945-1959.

References

1. Balackij M.YU. Agrobiologicheskie osobennosti novyh sortov ozimoj tverdoj pshenicy, poluchennyh putem slozhnyh skreshchivanij s uchastiem himicheskih mutantov, na chernozeme obyknovennom Stavropol'skogo kraya / M. YU. Balackij, A. L. Krivenko, A. I. Vojskovoj // Politematicheskij setevoj elektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo GAU. − 2010. − № 62. − S. 353-365.

2. Davoyan E.R. Sozdanie novogo, geneticheski raznoobraznogo iskhodnogo materiala dlya selekcii myagkoj pshenicy na osnove metodov hromosom-noj inzhenerii i DNK-markirovaniya : diss. ... d-ra biol. nauk: 4.1.2. / Davoyan Edvard Rumikovich; [Mesto zashchity: FGBNU «Federal'nyj nauchnyj centr risa»]. – Krasnodar, 2022. – S. 24-27.

2. Divashchuk M.G. Identichnost' genov korotkostebel'nosti Rht-11 i Rht-b1e / M. G. Divashchuk, A. V. Vasil'ev, L. A. Bespalova, G. I. Karlov // Genetika. − 2012. − T. 48. − № 7. − S. 897.

3. Dolzhenko D.O. Perspektivy selekcii ozimoj myagkoj pshenicy na ustojchivost' k buroj rzhavchine s ispol'zovaniem molekulyarnyh markerov / D. O. Dolzhenko, P. N. Mal'chikov, A. A. Zueva [i dr.] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. Sel'skohozyajstvennye nauki. − 2022. − T. 1. − № 2. − S. 45-46.

4. Kuluev B.R. Redaktirovanie genomov predstavitelej triby pshenicevye s ispol'zovaniem sistemy CRISPR/Cas / B. R. Kuluev, E. V. Mihajlova, A. R. Kuluev [i dr.] // Molekulyarnaya biologiya. – 2022. – T. 56. – № 6. – S. 949-968.

5. Manukyan I.R. Selekciya ozimoj pshenicy na ustojchivost' k fuzariozu kolosa dlya uslovij predgornoj zony Severnogo Kavkaza / I. R. Manukyan, M. A. Basieva // Vestnik APK Stavropol'ya. − 2016. −№ 3(23). − S. 194-196.

6. Novoselova, N.V. Molekulyarnye markery v selekcii sortov yachmenya, ustojchivyh k ionnoj toksichnosti (obzor) / N. V. Novoselova, A. V. Bakulina // Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka. – 2020. – T. 21, № 1. – S. 7-17.

7. Petrash N.V. Izuchenie potenciala iskhodnogo selekcionnogo materiala pshenicy (*Triticum aestivum* L.) v androgeneze in vitro / N. V. Petrash, T. N. Kapko, V. V. Sovetov // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. 2023;27(8):1022-1030.

8. Timonova E.M. Izuchenie vliyaniya chuzherodnyh translokacij na pokazateli androgeneza in vitro u linij myagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.). / E. M. Timonova, I. G. Adonina, E. A. Salina // Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii. 2022;183(1):127-134.

9. CHesnokov YU.V. Molekulyarnye markery v populyacionnoj genetike i selekcii kul'turnyh rastenij : monografiya / YU. V. CHesnokov, N. V. Kocherina, V. M. Kosolapov. – M. : OOO «Ugreshskaya tipografiya», 2019. – 200 s.

10. Aksoy E., Yildirim K., Kavas M., et al. (2022). General guidelines for CRISPR/Cas-based genome editing in plants. Mol. Biol. Rep.49, 12151-12164.

11. Anderson J.A., Chao S., Liu S. Molecular Breeding Using a Major QTL for *Fusarium* Head Blight Resistance in Wheat. Crop Sci. 2007;47: pp. 112-119.

12. Bazhenov M., Bespalova L., Samarina M. Genome-wide association study of agronomic traits in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a custom SNP marker set. BMC Plant Biology. (2025) 25:1279.

13. Bhatta M,, Sandro P, Smith M.R., et al. (2021). Need for speed: manipulating plant growth to accelerate breeding cycles. Curr. Opin. Plant Biol. 60:101986.

14. Castillo A.M., Cistué L., Valles M.P., et al. Chromosome doubling in monocots. In: A. Touraev, B.P. Forster, S.M. Jain (eds). Advances in Haploid Production in Higher Plants. Dordrecht: Springer; 2005. p.329-340.

15. Crossa J., Pérez-Rodríguez P., Cuevas J., et al. (2017). Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. Trends Plant Sci.22, 961-975.

16. Đordevic V., Ceran M., Miladinovic J., et al. (2019). Exploring the performance of genomic prediction models for soybean yield using different validation approaches. Mot. Breeding. 39:74.

17. Dwivedi S.L., Britt A.B., Tripathi L., et al. Haploids: constraints and opportunities in plant breeding. Biotechnology Advances.2015;33(6 Pt 1):812-829.

18. Gupta PK, Langridge P, Mir RR Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities. Molecular Breeding; 2009; 26(2):145-161.

19. Gupta P.K., Kulwal P.L., Jaiswal V. Association mapping in plants in the post-GWAS genomics era. Adv. Genet.104, 2019;75-154.

20. Hale B., Ferrie A.M., Chellamma S., Samuel J.P., Phillips G.C. Androgenesis-based doubled haploidy: Past, present, and future perspectives. Front. Plant Sci. 2022;12:751230.

21. Hao M., Chen J., Zhang L., et al. The genetic study utility of a hexaploid wheat DH population with non-recombinant A-and B-genomes. SpringerPlus. 2013;2(1):131.

22. Hospital F. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. Genetica. 2009;136: 303-310.

23. Klikocka H., Cybulska M., Barczak B., et al. The effect of sulphur and nitrogen fertilization on grain yield and technological quality of spring wheat. Plant, Soil and Environment. 2016; 62(5):230-236.

24. Miedaner T, Wilde F, Korzun V, et al. Marker selection for Fusarium head blight resistance based on quantitative trait loci (QTL) from two European sources compared to phenotypic selection in winter wheat. Euphytica. 2009;166: 219-227.

25. Pickar-Oliver A., Gersbach C.A. (2019). The next generation of CRISPR-Cas technologies and applications. Nat. Rev. Mol. Cell Bio.20, 490-507.

26. Raza A., Mubarik M.S., Sharif R., et al. (2023). Developing drought smart, ready to grow future crops. Plant Genome U.S.16:e20279.

27. Ruane J., Sonnino A. Marker-assisted selection as a tool for genetic improvement of crops, livestock, forestry and fish in developing countries: an overview of the issues // In: E.P. Guimaraes, et al. (Eds.): Marker-assisted selection – current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. Rome: FAO, 2007; pp. 3-13.

28. Rutkoski J, Singh RP, Huerta-Espino J, et al. Genetic Gain from Phenotypic and Genomic Selection for Quantitative Resistance to Stem Rust of Wheat. Plant Genome. 2015;8.

29. Samantara K., Bohra A., Mohapatra S.R., et al. (2022). Breeding more crops in less time: a perspective on speed breeding. Biology11:275.2022.

30. Voss-Fels K.P., Stahl A., Wittkop B. et al. (2019). Breeding improves wheat productivity under contrasting agrochemical input levels. Nat. Plants.5, 706-714.

31. Watson A., Hickey L.T., Christopher J., et al. (2019). Multivariate genomic selection and potential of rapid indirect selection with speed breeding in spring wheat. Crop Sci. Breed. Gen.59, 1945-1959.