

На сегодняшний день все более актуальной становится задача по изучению генетики признаков устойчивости растений к различным факторам окружающей среды, а также поиска и сохранения генисточников, обеспечивающих эту резистентность. В связи с этим, накопленная за последние годы информация о дикорастущих растениях, обеспечивающих селекционеров широким спектром потенциально полезных генетических ресурсов, представляется весьма полезной. Такая информация была собрана и обобщена авторами Hajjar R. и Hodgkin T. и представлена в виде обзорной статьи, изложенной ниже (в сокращенном варианте). С полным вариантом можно ознакомиться в журнале *Euphytica* (2007), 156: pp 1-13. REVIEW. Reem Hajjar and Toby Hodgkin. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИКИХ ВИДОВ ДЛЯ УСОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ: ОБЗОР ДОСТИЖЕНИЙ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 20 ЛЕТ

Reem Hajjar и Toby Hodgkin  
Перевод К.С.-Х. Н. Супруновой Т.П.

В данной обзорной статье представлена информация о генах диких видов растений, которые были перенесены в сельскохозяйственные культуры в ходе селекционного процесса за последние 20 лет. За эти годы наблюдалось стабильное увеличение количества новых сортов, содержащих генетический материал диких видов, а также расширился диапазон характеристик тех генов, которые вводятся в культурные сорта. Те сельскохозяйственные культуры (пшеница, томат), чьи дикорастущие сородичи традиционно использовались как источники ценных признаков, по-прежнему остаются приоритетными для переноса новых генов от их диких видов. Несмотря на то, что постоянно улучшаются технологии межвидового скрещивания, вводятся в селекционную практику молекулярные методы, пополняются коллекции в генбанках и все больше публикуется работ с описанием наиболее значимых признаков дикорастущих видов, тем не менее, вклад дикорастущих сородичей культурных растений в усовершенствование новых сортов остается меньше, чем это можно было бы ожидать.

### Введение

Дикорастущие сородичи культурных растений – это ценный источник для расширения генетического разнообразия культурных растений. Впервые дикие виды были использованы для улучшения сортов сахарного тростника еще в первой половине XX столетия, а в 40-х и 50-х годах – для улучшения некоторых зерновых культур. На примере экономики и сельского хозяйства Северной Америки исследователи Prescott-Allen C. и Prescott-Allen R (1986, 1988) показали всю важность дикорастущих видов. Они вычислили, что прибыль от выращенных в США или импортированных зерновых культур, чьи урожайность и качество были улучшены за счет дикорастущих сородичей, увеличилась более чем на 340 миллионов долларов в год.

Существенный прогресс был достигнут за последние 20 лет, как в молекулярных технологиях, так и в процессах гибридизации, особенно отдаленной, которая становится все более доступной для селекционеров при создании новых сортов. Tanksley и McCouch (1997) указывали на потенциальную роль картирования генома для эффективного использования генетического разнообразия диких видов, а также предположили, что продолжающийся отбор дикой генплазмы приведет к открытию новых генов и их использованию. Данная статья представляет собой обзор данных за последние 20 лет по результатам введения генов от дикорастущих видов в те сорта культурных растений, которые составляют основу глобальной продовольственной безопасности.

### Методы

Выбор культурных растений (растительный материал)

В данное исследование были включены 16 культурных видов, предписанных CGIAR (Consultative Group on International Agricultural Research, CGIAR, [www.cgiar.org](http://www.cgiar.org)) как наиболее глобально значимые. Это рис, пшеница, кукуруза, ячмень, сорго обыкновенное, просо, маниок, картофель, нут, вигна, чечевица, соя, бобы, голубиный горох (кайанус), банан и арахис. Также в исследование были дополнительно включены 3 вида, не предписанные CGIAR, а именно: томат, подсолнечник и салат, чьи сорта были значительно улучшены в последнее время за счет их дикорастущих сородичей.

Определение понятий «усовершенствование» и «уровень распространенности».

Понятия «усовершенствование» и «уровень распространенности» культурных растений имеют достаточно большой диапазон и включают несколько ступеней, начиная от простого описания диких видов, следуя через различные стадии идентификации и использования диких генов, заканчивая созданием новых сортов с улучшенными характеристиками. В данной статье авторы фокусируются на конечной стадии – создании новых сортов. Этот определяющий тест на практическую пригодность был также принят за основу Prescott-Allen C. и Prescott-Allen R. (1986, 1988).

#### Источники информации

Источником информации служили опубликованные статьи с использованием базы данных CAB, а также специализированные научные журналы, такие, например, как «Стор Science», которые публикуют информацию о происхождении и родословной различных видов и сортов. Информация о количестве диких видов культурных растений, наиболее часто используемых в селекционных программах, о генах и их характеристиках, которые были перенесены в культурные растения, а также о количестве созданных на их базе сортов была получена из генбанков. Были отмечены трудности в получении информации от селекционеров из частного сектора. Таким образом, собранная информация отражает степень доступности опубликованной литературы и неформального согласованного мнения нескольких селекционеров, и поэтому может быть неполной.

#### Результаты

В этом разделе представлена информация о широком разнообразии диких видов, которые были когда-либо использованы в селекции культурных растений. Достижения в улучшении культурных растений сгруппированы в соответствии с их основными функциями:

- устойчивость к вредителям и болезням;
- устойчивость к абиотическим факторам;
- цитоплазматическая мужская стерильность и восстановление фертильности при получении гибридов;
- улучшение качественных характеристик сортов и гибридов;
- повышение урожайности.

Почти для всех 19 видов культурных растений, представленных в данном обзоре, были найдены примеры использования их диких сородичей для получения новых сортов. Исключение составили соя, голубиный горох, сорго, чечевица, бобы и вигна. Для остальных 13 видов было идентифицировано более 60 их диких разновидностей (с более чем 100 полезных признаков) (табл.1). Дикие виды растений, как и прежде, чаще всего используются, в качестве источника устойчивости к болезням и вредителям, хотя уже существуют примеры использования генов диких сородичей для получения новых сортов с такими характеристиками, как засухо- и солеустойчивость, ЦМС и др.

#### Устойчивость к вредителям и болезням

Уже около ста лет селекционеры используют дикорастущие виды для устойчивости к болезням. В настоящее время продолжается поиск расширенных генных пулов, которые отвечают за устойчивость к биотическим факторам (Brar и Kush, 1997; Rick и Chetelat, 1995). Почти все из взятых в данное исследование видов культурных растений, за исключением ячменя и нута, имеют сорта, обладающие устойчивостью к болезням, которая обуславливается генами, переданными им от диких сородичей. Однако, только кукуруза, банан и арахис обладают устойчивостью к за-

болеваниям как единственным полезным признаком, происходящим от дикарей.

До середины 1980 годов случаи успешного использования генома дикорастущих видов растений с целью предотвращения потерь урожая от вредителей и болезней были единичными. Наиболее значимыми среди них были: *Oryza nivara* S.D.Sharma & Shastri, обеспечившая устойчивость к вирусу травянистой карликовости у риса; *Solanum demissum* Lindl., обеспечившая устойчивость к вирусу картофельной гнили; устойчивость томатов к различным заболеваниям, переданная в основном от *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill; а также устойчивость пшеницы к стеблевой и листовой ржавчине, переданная соответственно от *Agropyron elongatum* Host ex. P.Beauv и *Aegilops umbellulata* Zhuck (Prescott-Allen C. и Prescott-Allen R. 1986).

С тех пор открытие и использование новых генов устойчивости, происходящих от диких видов, с каждым годом все увеличиваются. Примерно раз в год публикуются сообщения об обнаружении нового вида устойчивости к различным биотическим и абиотическим факторам у диких видов томата (Rick и Chetelat, 1995). На сегодняшний день, все гены устойчивости у коммерческих сортов томата берут свое происхождение от их дикорастущих родственных видов. Свыше 40 генов устойчивости происходят от *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill., *L. cheesmanii* Riley, *L. pennellii* (Correll) D'Arcy и нескольких других диких видов (Rick и Chetelat 1995).

Гены дикого риса *O. nivara*, до сих пор обеспечивают современные сорта риса устойчивостью к вирусу травянистой карликовости и другим заболеваниям на миллионах гектаров Южной и Юго-Восточной Азии (Barclay, 2004; Brar и Kush, 1997). Устойчивость картофеля к фитофторе, обусловленная присутствием генов диких видов *Solanum demissum* и *S. stoloniferum* Schitdl и Bche, продолжает быть эффективной в некоторых районах возделывания. В настоящее время 40% всех сортов картофеля, возделываемых в США, имеют в своей родословной *S. demissum*. Наряду с этими дикими видами, *S. chacoense* Bitt., *S. acaule* Bitt., *S. vernei* Bitt. и Wittm., и *S. spengazzinii* Bitt. также обеспечили устойчивость к нескольким видам вирусов и вредителей (Love 1999; Ross 1986).

Селекционеры продолжают идентифицировать и внедрять гены диких видов пшеницы, отвечающие за устойчивость к стеблевой и листовой ржавчине (Hoisington и др., 1999), вирусу желтой карликовости и полосатой мозаике пшеницы (Hoisington и др., 1999). Линии яровой пшеницы, происходящие от *Aegilops tauschii* Coss. и устойчивые к Гессенской мушке, главному насекомому-вредителю, недавно стали доступными для селекционеров (Suszkwi, 2005).

На протяжении многих десятилетий в ходе скрещиваний селекционеры переносили генетический материал диких видов подсолнечника *Helianthus annuus* L. и *H. praecox* Engelm. & A.Gray в новые сорта и гибриды, обеспечивающий их устойчивостью к ложной мучнистой росе, ржавчине, вертициллезному вилту и заразице. В 2005 году было создано несколько сортов подсолнечника, устойчивых к новым штаммам ложной мучнистой росы. Дикие виды подсолнечника оказались устойчивыми к таким гербицидам, как имидазолинон и сульфониломочевина, которые используются против вредителя подсолнечника заразицы (Seiler и Gulya, 2004). Эти гены устойчивости были перенесены в возделываемые гибриды под коммерческим названием «Clearfield», которые, как ожидается, принесут доход в миллионы долларов.

Менее известны культурные сорта маниоки, полученные от скрещивания с *Manihot*

*glaziovii* Mull. Arg. и культивируемые в различных странах Африки, где повсеместно распространены такие заболевания, как вирус мозаики маниоки и бактериальное увядание маниоки. Устойчивость к этим заболеваниям, приобретенная от диких видов, внесла вклад в 40%-е увеличение урожайности этой культуры в Нигерии (Nweke, 2004).

Устойчивость проса к ржавчине и к *Pyricularia grisea* была перенесена от дикорастущих видов. Хотя эта устойчивость к ржавчине была довольно быстро преодолена новыми штаммами возбудителя этого заболевания, однако устойчивость к *Pyricularia* все еще эффективна (Wilson и др., 1991; Wilson и Gates, 1993). Недавний успех в скрещивании между *Sorghum macrosperrum* и *S. bicolor* является многообещающим в деле переноса генов устойчивости к биотическим и абиотическим факторам от дикого вида в культурные сорта сорго обыкновенного (Price et al., 2005).

Дикие несъедобные диплоидные бананы, «Calcutta 4» (*Musa acuminata* Colla), были использованы для получения гибридов, как источник устойчивости к заболеванию черная сигатокка (black Sigatoka), вызываемому грибом *Mycosphaerella fijiensis* (Escalant и др., 2002). Новые поколения этих гибридов, получившие широкое распространение с 1990-х годов, являются устойчивыми к заболеваниям black Sigatoka и фузариозу (Vuylsteke и др., 1993).

Огромное количество современных сортов салата получили свою устойчивость к различным биотическим и абиотическим факторам от своих диких сородичей. Устойчивость сортов салата к мучнистой росе (*Bremia lactucae*) и к тле (*Nasonovia* spp.) берет свое происхождение от диких видов (Crute, 1992; Eenink и др., 1982). Начиная с 1980-ых годов, селекционеры регулярно производят сорта салата с устойчивостью к мучнистой росе, полученной ими от их дикарей, без чего было бы просто невозможно возделывание данной культуры во многих странах Европы. Однако эта устойчивость довольно быстро преодолевается новыми штаммами патогена, поэтому селекционеры вынуждены вновь и вновь возвращаться к диким видам (Crute 1992).

До сегодняшнего дня использование диких видов арахиса не было высокоэффективным. Хотя и были созданы сорта арахиса с устойчивостью к корневой нематоде, происходящей от дикого вида *Arachis cardenasii* Krapov & W.C. Greg (Simpson и Starr, 2001), однако они никогда не выращивались на значительных площадях из-за недостаточной устойчивости к вирусу пятнистой бронзовости томата.

Интрогрессия генов от дикаря *Tripsacum* L. в культурные сорта кукурузы не имела значительных успехов с тех пор, как были созданы сорта с устойчивостью к *Helminthosporium* и *Puccinia* за период с 1950 по 1980 годов. В ближайшем будущем ожидается получение культурных сортов кукурузы с генами от дикого вида *Tripsacum*, которые обеспечат устойчивость к таким неблагоприятным факторам, как засуха и повышенное содержание алюминия в почве, а также создание сортов с повышенными питательными свойствами.

Устойчивость сои к нематоде была успешно передана от многолетней дикой сои, *Glycine tomentella* Hayata (Riggs и др., 1998), однако получение культурных сортов все еще находится на стадии разработки. В настоящее время разрабатываются линии нута, происходящие от *Cicer reticulatum* Ladizinsky и *C. echinospermum* P.H. Davis, и обладающие устойчивостью к корневой нематоде и фитофторе. Однако эти линии все еще проходят серию бэккроссов по восстановлению куль-



турного фенотипа. В настоящее время, селекционерами проводится скрининг дикорастущих видов фасоли на их устойчивость к сетчатой пятнистости, ржавчине, белой гнили, вирусу желтой мозаики, зерновке и насекомым-вредителям хранения зерна (Singh, 2001; Gallepo, 1988).

#### Устойчивость к абиотическому стрессу

Несмотря на то, что существует большое количество диких видов с потенциально полезными признаками устойчивости к неблагоприятным факторам окружающей среды, на данный момент существует только несколько примеров, когда устойчивость к абиотическим факторам была передана от дикорастущих видов в культурные сорта растений (Shannon, 1997). Одним из таких примеров является культурный сорт нута («BG1103») с дикими генами от *Cicer reticulatum* и обладающий устойчивостью к засухе и повышенным температурам. В 2004 году были созданы шесть культурных сортов ячменя с устойчивостью к засухе, полученной от *Hordeum spontaneum* K. Koch. Использование в скрещиваниях дикого риса *O. rufipogon* Griff с устойчивостью к высоким содержаниям азота и сульфата в почвах Вьетнама (Nguyen и др., 2003), а также дикого риса *O. longistaminata* A. Chev. & Roehrich с устойчивостью к засухе на Филиппинах (Brar, 2005) позволило селекционерам получать урожай риса в ранее непригодных районах. Дикие виды томата *L. chilense* и *L. pennellii* использовались селекционерами для получения сортов с повышенной устойчивостью к засухе и засолению почв (Rick and Chetelat, 1995).

В скором времени будут получены культурные сорта подсолнечника и бобов, содержащих гены от их диких сородичей. Гибриды подсолнечника, устойчивые к засолению, которые увеличат урожайность на 25%, все еще находятся на стадии разработки (Lexel и др., 2004), хотя линии-закрепители уже получены (Miller and Seiler, 2003). Культурные сорта бобов с устойчивостью к пониженным температурам, полученной от дикого вида *Phaseolus*, также находятся на стадии получения.

#### Увеличение урожайности

Дикорастущие виды не обладают высокой продуктивностью, и соответственно генами, которые можно было бы передать в культурные виды для повышения их урожайности. Увеличение продуктивности возделываемых культур связано, главным образом, с другими ценными признаками, которые можно получить от их диких видов, а именно, с устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды. Так, например, урожайность культурного сорта нута «BG1103», которая на 40% выше, чем у других сортов, обеспечивается за счет диких генов устойчивости к засухе и повышенным температурам. Другой пример – TMS линия маниоки, полученная от скрещивания с диким видом, дающая 40%-е увеличение урожайности в основном за счет устойчивости к заболеваниям, обеспеченной за счет диких генов (Nweke, 2004). Среди изученных видов культурных растений был обнаружен только один пример сорта, созданного на основе дикой генплазмы, которая обеспечила повышение урожайности. Это сорт риса «NSICRc112», созданный на основе скрещивания *O. sativa* и *O. longistaminata* (Brar 2005).

Тем не менее, становятся известными все больше случаев получения высокоурожайных гибридов с использованием диких сородичей. Например, синтетический гексаплоид пшеницы (SH), являющийся результатом скрещивания между твердой пшеницей и диким сородичем *Aegilops tauschii* (Mujeeb-Kazi и др. 1996), был затем бэккроссирован с элит-

ными сортами пшеницы для получения сортов с улучшенными качественными показателями, с устойчивостью к болезням и высокой урожайностью. В 2003 году в Китае был создан сорт «Chuanmai 42», с урожайностью выше на 20-35%, как результат скрещивания SH пшеницы и местного сорта (CIMMYT, 2004). В настоящее время, селекционеры тестируют и скрещивают около шестисот SH линий с широким диапазоном положительных признаков, таких как устойчивость к заболоченным почвам (Villareal и др., 2001), устойчивость к корневой гнили (*Cochliobolus sativus*) и головне (Neovossia indica) (Mujeeb-Kazi и др., 2001).

Дикий вид сорго *Sorghum arundinaceum* Roem. & Schult явился источником генов, способствующих повышению урожайности гибридов (Jordan et al., 2004). Селекционерами были предложены ряд селекционных программ по использованию дикой генплазмы *Phaseolus* с целью увеличения урожайности культурных сортов (Kelly и др., 1998). Сообщается также о том, что на стадии подготовки находятся культурные сорта фасоли с повышенной урожайностью, полученные на основе дикого колумбийского боба (D. Debouck, персональное сообщение).

Из литературных источников известно, что последовательное введение трех независимых геномных блоков, происходящих от *Solanum pennellii*, зеленоплодного дикого сородича томата, привело к получению гибридов с 50%-м увеличением урожайности по сравнению с ведущими сортами (Gur и Zamir, 2004). Высокоурожайные гибриды, созданные с использованием цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), происходящей от диких видов, также завоевали известность.

#### Цитоплазматическая мужская стерильность и восстановители фертильности

Главное преимущество F<sub>1</sub> гибридов – установление гетерозиса в популяциях, приводящего к повышению урожайности – зачастую достигается через использование ЦМС. Многие дикие виды обладают ЦМС, что было с успехом использовано селекционерами для получения большого количества гибридов и отдельных сортов.

Использование, начиная еще с 1972 года, ЦМС дикого вида подсолнечника *Helianthus annuus* и *H. petiolaris* Nutt привело к тому, что в настоящее время, почти 100% производимого в США подсолнечника, и приблизительно 60-70% подсолнечника, производимого во всем мире, имеют в своей родословной эти дикие виды (G. Seiler, персональное сообщение).

95% гибридов риса, занимающих примерно 45% площадей в Китае, получены с использованием ЦМС при скрещивании с диким рисом *O. sativa* f. *spontanea* L. (Virmani и Shinjo 1988). ЦМС и линии-восстановители фертильности, происходящие от *Pennisetum purpureum* Schum., были использованы для получения первых гибридов зернового и фуражного просо (Hanna 1989). Например, сорт просо «Tifeaf3», выпущенный в 1997 году, дает на 20% фуража больше, чем восприимчивые к заболеванию сорта (Hanna et al. 1997).

#### Улучшение качественных показателей

Томат является классическим примером использования диких видов для улучшения качественных показателей, таких, например, как увеличение растворимости сухого вещества, цвет плодов и адаптация к сбору урожая. Картирование качественных и количественных признаков (QTL картирование) и его анализ привели к идентификации полезных генов, контролирующих такие признаки, как, например, размер плода, в таком, казалось

бы, малообещающем кандидате с маленькими плодами, как *L. pimpinellifolium* (Tanksley и McCouch, 1997).

Ряд других положительных свойств, присущих диким видам, были переданы культурным сортам, например такие, как удвоение содержания белка в бразильском сорте маниоки «ICB 300», который был получен с помощью *Manihot oligantha* Pax. & K. Hoffm. (Nassar, 2003), и повышенное содержание белка в сортах пшеницы, происходящих от *Triticum dicoccoides* (Kornicke) G. Schweinfurth (Hoisington и др., 1999). Сорт синтетической гексаплоидной пшеницы, «Carmona», с наивысшим качеством зерна был создан в Испании. В будущем ожидается получение сортов гексаплоидной пшеницы с более высоким содержанием минеральных компонентов, типа железа и цинка (CIMMYT, 2004).

## Дискуссия

#### Насколько далеко мы продвинулись?

За последние 20 лет практически удвоилось как количество используемых диких видов, так и количество сортов культурных растений, полученных с помощью дикорастущих сородичей, а более ста полезных признаков было передано в культурные сорта. Те культурные растения, чьи дикие разновидности с успехом использовались еще 20 лет назад, по-прежнему остаются приоритетными. Это такие, как томат, пшеница, рис, картофель и подсолнечник. Устойчивость к болезням и вредителям – это основная причина, по которой дикие виды вовлекаются в селекционный процесс. На настоящий момент примерно 80% из 14 культурных видов и сортов, проанализированных нами, обладают устойчивостью не только к биотическим, но и абиотическим факторам, а также улучшенными показателями качества и урожайности.

Большое количество культурных сортов находится на стадии полевых испытаний. Сообщается, что в ближайшие два года будут запущены в производство линии риса, происходящие от скрещивания с *O. glumaepatula* Steud., культурные сорта кукурузы на основе дикого вида *Tripsacum*, а также культурные сорта и гибриды кайянуса, сорго и сои, несущие гены от диких сородичей.

#### Движущие силы и ограничения

Главными лимитирующими факторами при использовании диких видов в селекции являются трудности, связанные с межвидовой гибридизацией. Однако использование эмбриокультуры и ряда других биотехнологических методов могут преодолеть барьеры межвидового скрещивания. В подтверждение эффективности биотехнологических подходов существует целый ряд примеров, среди которых передача устойчивости к вирусу мозаики маниоки как результат скрещивания с *Manihot glaziovii* (Akano и др., 2002), а также получение гибридов между культурными сортами нута и *C. pinnatifidum* Jaub. & Spach, с передачей устойчивости к аскохитозу (Mallikarjuna, 1999).

Такой лимитирующий фактор, как передача потомству нежелательных агрономических признаков от диких видов также ограничивает использование дикой генплазмы. Показательными примерами являются линии хмеля с устойчивостью к паутинному клещу, полученной от диких видов, которые не были использованы в производстве из-за чрезвычайной опушенности листьев и шишек, а также линии нута, полученные от скрещивания между *C. arietinum* L. и *C. reticulatum*, которые не были запущены в дальнейшие полевые испытания из-за очень низкой урожайности. Усилия по преодолению негативных эффектов при межвидовом скрещивании путем бэ-

кроссов являются достаточно дорогостоящими и затратными по времени, и вряд ли они ускорят процесс получения новых сортов на основе межвидовой гибридизации. Молекулярные методы предлагают частичное решение этой проблемы, но, вероятнее всего, эффекты плейотропии генов по-прежнему будут ограничивать использование геномов диких сородичей.

На сегодняшний день количество разновидностей дикорастущих видов растений и их доступность в генбанках не являются лимитирующими факторами для использования их в целях селекции. Кроме того, публикуется множество работ, посвященных изучению потенциально полезных признаков диких видов. Тем не менее, для многих культурных растений, изобилующих большим количеством доступных в генбанках диких разновидностей, до сих пор не создано (или созданы всего лишь единицы) сортов, несущих гены от их диких сородичей, поскольку существует еще целый ряд барьеров (проблемы скрещивания и ассоциированные с этим агрономические проблемы), которые необходимо преодолевать.

Наиболее многообещающими по своему потенциалу в деле использования диких видов являются успехи и прогресс в области изучения генома растения в целом. Если раньше интрогрессию диких генов в культурные виды было достаточно сложно определить обычными генетическими методами, то теперь использование ДНК маркеров и сиквенирование геномов оказывают большую помощь в идентификации нужных генов и отборе по тем признакам, которые трудно определяются фенотипически. Маркер ассоциированная селекция (MAS) не только эффективна и рентабельна, но и высокопроизводи-

тельна и поддается автоматизации (Gupta и др., 2001), позволяющей скрининг больших коллекций. MAS может быть также использована для поддержания рецессивных аллелей в бэккроссных поколениях. Использование технологии полиморфизма единичных нуклеотидных замен – SNP (single nucleotide polymorphism) – имеет огромный потенциал как один из представителей нового поколения маркеров, не ограниченный лимитирующей стадией электрофореза и предлагающий высокую интенсивность маркеров (Koeberner and Summers 2002). Генная инженерия позволяет интродуцировать новые признаки, преодолевая барьеры биологической несовместимости скрещиваемых видов. Однако, скорость введения новых генов с помощью генной инженерии, по сравнению с классическим скрещиванием, несколько преувеличена (Gepts 2002), из-за недостаточной точности интеграции введенного гена, что требует обширного тестирования полученного потомства и дополнительных программ-беккроссов, которые зачастую следуют за успешной трансформацией для интродуцирования трансгенов на желаемую генетическую основу (Gepts, 2002; Zhong, 2001). Но, не смотря на то, что количество молекулярно-генетических методов постоянно растет, однако качественного скачка по ускоренному введению желаемых характеристик в различные культуры пока не произошло.

#### Будущие перспективы

В своей работе селекционеры зачастую больше полагаются на старую парадигму поиска полезных признаков, ассоциированных с дикими видами, нежели на поиск полезных генов. Поскольку фенотипически большинство диких видов имеют низкую урожайность

и низкое качество, ученые редко прилагали усилия для поиска положительных сторон этих признаков. И вследствие этого изучались в основном признаки, контролируемые единичными генами, такие как устойчивость к болезням, которые выявлялись фенотипически у диких видов путем стандартного скрининга. Несмотря на тот факт, что все чаще появляются научные работы, связанные с изучением признаков, контролируемых QTL у диких видов (Tanksley и др., 1996; Sebolt и др., 2000; Nguyen и др., 2003), тем не менее, потенциал новых молекулярных технологий, еще не до конца раскрыт.

Разработка молекулярных технологий, улучшение техник межвидового скрещивания и углубление генетических знаний могут помочь в поиске и освоении новых ценных признаков диких растений. Проблемы, связанные с межвидовыми барьерами и передачей в потомство негативных признаков от дикарей, будут оставаться одними из главных проблем, но для многих культурных видов растений они будут преодолены, и количество новых сортов, несущих дикие гены, будет постоянно увеличиваться, а также будет расти количество вовлекаемых в селекционный процесс дикорастущих видов. В этой связи будет очень актуальным сохранение всего многообразия видов и разновидностей дикорастущих растений, а их консервация in situ и ex situ будет одним из важных направлений работы (Meilleur и Hodgkin, 2004). Однако полная реализация заложенного в диких генах потенциала несомненно зависит от доступности всех ресурсов и поддержки предварительных селекционных программ по введению в действие всех технологий, о которых еще говорили Tanksley и McCouch (1997).

### 1. Использование диких видов за последние 20 лет для получения сортов 13 видов культурных растений, имеющих наибольшую практическую значимость

вид растений	устойчивость к болезням и вредителям	устойчивость к абиотическому стрессу	урожайность	качество	ЦМС или восстановители фертильности	общее количество переданных признаков
маниока	+	-	-	+	-	3
пшеница	+++++	-	+	+	-	9
просо	+	-	-	-	+	3
рис	+++++	+++	+	-	+	12
кукуруза	+	-	-	-	-	2
подсолнечник	+++	+	-	-	+	7
салат	+++	-	-	-	-	2
банан	++	-	-	-	-	2
картофель	+++++	-	-	-	-	12
арахис	+	-	-	-	-	1
томат	+++++	++	-	++	-	55
ячмень	-	+	-	-	-	1
нут	-	+	-	-	-	2

Знак «+» означает количество дикорастущих сородичей, от которых были переданы полезные свойства в сорта культурных видов по каждой категории признаков. Знак «-» означает, что в данной категории признаков от диких видов не было передано ни одного полезного свойства. Общее количество индивидуальных признаков, полученных от диких видов, суммировано в последнем столбце.