

Микроэволюционная дифференциация тетраплоидных видов злаков путем формирования рекомбинантных геномов

Н.И. Дубовец , Е.А. Сычева

Государственное научное учреждение Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

На примере тетраплоидных пшенично-ржаных амфидиплоидов изучен в динамике (F_6-F_{17}) процесс микроэволюционной дифференциации злаков путем формирования рекомбинантных геномов. Получены данные, свидетельствующие о том, что совместное произрастание тетраплоидных амфидиплоидов с наличием в их составе общего (базового) генома и различающихся вторыми (дифференцированными) геномами с высокой долей вероятности ведет к их гибридизации. Образующиеся гибридные формы характеризуются очень широким диапазоном изменчивости, возникающей за счет различных комбинаций хромосом и хромосомных сегментов дифференцированных геномов, при сохранении неизменной структуры базового генома. При этом межгеномные рекомбинации на уровне интактных хромосом характерны для гомеологичных групп с высокой скоростью стабилизации хромосомного состава, рекомбинации на уровне хромосомных сегментов – для групп с низкой скоростью, в которых длительное время сохраняются гетерологичные пары хромосом. Доминирование регуляторных генетических систем базового генома обеспечивает высокий уровень спаривания в мейозе гомеологов гетерологичных пар с последующей межгеномной рекомбинацией на уровне сегментов хромосом. Получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что вновь образованные тетраплоидные формы легко скрещиваются между собой, формируя единую гибридную зону, в которой в ходе смены поколений происходят постоянное перераспределение генетического материала дифференцированных геномов и дальнейшее расширение спектра доступной отбору генотипической изменчивости, вследствие чего такая зона становится потенциальным очагом видообразования. Последующая адаптивная радиация гибридного материала в экологически расчлененной среде осуществляется путем отбора в разных экологических нишах форм с различными вариантами рекомбинантного генома.

Ключевые слова: полиплоидные злаки; микроэволюция; тетраплоидные амфидиплоиды; базовый геном; рекомбинантный геном; межгеномные рекомбинации; C-бэндинг.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Дубовец Н.И., Сычева Е.А. Микроэволюционная дифференциация тетраплоидных видов злаков путем формирования рекомбинантных геномов. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):378-385. DOI 10.18699/VJ16.136

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Dubovets N.I., Sycheva Ye.A. Microevolutionary differentiation of cereal tetraploid species by formation of recombinant genomes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):378-385. DOI 10.18699/VJ16.136

ORIGINAL ARTICLE

Received 10.07.2015 г.

Accepted for publication 11.03.2016 г.

© AUTHORS, 2016

Microevolutionary differentiation of cereal tetraploid species by formation of recombinant genomes

N.I. Dubovets , Ye.A. Sycheva

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

The process of microevolutionary differentiation of cereals by formation of recombinant genomes was studied in dynamics (F_6-F_{17}) with tetraploid wheat-rye amphidiploids as examples. Evidence that joint growing of tetraploid amphidiploids having a common (pivotal) genome in their composition and differing in secondary (differential) genomes leads to their hybridization with high probability has been found. The forms developed are characterized by a very wide range of variability caused by different combinations of chromosomes and chromosome segments in differential genomes yet maintain the same structure of the pivotal genome. Intergenomic recombinations at the level of intact chromosomes were characteristic of homeologous groups with a high rate of stabilization of the chromosomal composition, and recombinations at the level of chromosomal segments, of groups with a low stabilization rate, where heterologous chromosome pairs remained preserved for a long time. Dominance of regulatory genetic systems of the pivotal genome provides a high pairing level of homeologues from heterologous pairs in meiosis followed by intergenomic recombinations at the level of chromosome segments. Experimental data suggest that newly developed tetraploid forms interbreed easily forming a single hybrid zone, where permanent redistribution of genetic material of differential genomes and further range expansion of genotypic variability available to selection take place during alternation of generations whereby such a zone becomes a potential centre of speciation. Subsequent adaptive radiation of hybrid material in an ecologically separated environment occurs by selection of forms with different variants of the recombinant genome in various ecological niches.

Key words: polyploid cereals; microevolution; tetraploid amphidiploids; pivotal genome; recombinant genome; intergenomic recombinations; C-banding.

Иntenсивная селекция на повышение продуктивности зерновых культур с применением современных научно обоснованных подходов привела к замене сортов, созданных в результате комбинирования множества различных генотипов, на генетически однородные. Как следствие этого, значительный резерв генетической изменчивости был утерян и возможности дальнейшего улучшения урожайности и качества традиционными методами оказались в значительной степени лимитированными. Кроме того, генетическая эрозия спровоцировала резкое снижение устойчивости сортов к воздействию биотических и абиотических стрессовых факторов (Ceoloni et al., 2000). Все это вывело на передний план проблему расширения и качественного изменения спектра доступной отбору генотипической изменчивости культурных растений, которая неразрывно связана с поиском новых эффективных методов преобразования их генетической структуры.

В природе наибольшей изменчивостью характеризуются полиплоидные формы растений. Наглядным примером тому служит семейство злаков Poaceae, представителями которого являются и все хлебные зерновые культуры. Многочисленные виды этого семейства довольно равномерно распространены по всем континентам и климатическим зонам, доминируя в травянистом растительном покрове (Ehrendorfer, 1980). В Арктике они часто выходят на первое место среди семейств по числу видов, а в Антарктиде входят в число немногих видов цветковых растений, обитающих на покрытой ледниками территории. Значителен процент злаков и во флоре высокогорных областей, где они достигают верхнего предела существования цветковых растений (Цвелев, 1987). Столь широкий диапазон изменчивости представителей семейства, обусловивший приспособленность к самым разнообразным экологическим нишам, был создан природой из одного стартового набора генетического материала предковой формы, и основным индуктором этой изменчивости послужила полиплоидия. Это дает основание полагать, что потенциал данного способа образования новых видов с неограниченными возможностями адаптации к стрессовым условиям среды используется человеком далеко не в полной мере.

В определенной степени этому способствовало то обстоятельство, что полиплоидии как фактору видообразования долгое время не придавали особого значения (Stebbins, 1971), и лишь недавние исследования структуры геномов с применением молекулярных и компьютерных технологий заставили переосмыслить ее роль в эволюции живого мира. Так, были получены доказательства наличия геномных дупликаций у всех позвоночных, включая человека (*Homo sapiens*) (Wolfe, 2001). Было установлено также, что дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*) с их компактным геномом являются древними тетраплоидами (Wong et al., 2002). Более того, арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*) и рис (*Oryza sativa*), считавшиеся классическими диплоидами

и выбранные для секвенирования по причине маленького размера их геномов, на деле оказались древними полиплоидами (палеополиплоидами) (Arabidopsis Genome Initiative, 2000; Goff, 2002). В итоге следы циклических рекуррентных эпизодов удвоения генетического материала были выявлены в геномах всех растений (Wendel, 2000; Blanc, Wolfe, 2004; Paterson et al., 2004; Cui, 2006).

Обнаружение универсальности феномена геномных дупликаций в эволюции живых систем явилось одним из важнейших достижений геномной эры, возобновивших интерес к полиплоидии, в особенности такой ее форме, как аллополиплоидия. В ходе многочисленных исследований было установлено, что генезис аллополиплоидных форм сопровождается кардинальными геномными преобразованиями и модификациями, которые, с одной стороны, существенно ускоряют эволюционный процесс, с другой – предоставляют богатый материал для отбора (Soltis, Soltis, 2000; Adams, Wendel, 2005; Feldman, Levy, 2005).

Часть этих изменений возникает на ранних стадиях формирования аллополиплоида, и их функция состоит в цитологической и генетической диплоидизации образовавшейся гибридной формы. Другие изменения появляются спорадически на протяжении длительного периода микроэволюционной дифференциации полиплоидных видов, и именно они ответственны за высокую пластичность генома полиплоидов в целом и злаков в частности, вследствие чего представляют наибольший интерес для практической селекции.

Отличительной особенностью этой части изменчивости на полиплоидном уровне является то, что объединение в одном ядре разных геномов открывает широкие возможности для межвидового и межродового переноса генетического материала, реализация которых посредством межгеномных транспозиций, транслокаций и рекомбинаций существенным образом повышает уровень генотипической дифференциации полиплоидных форм.

Дальнейший (и наиболее значимый!) вклад в генерирование изменчивости вносят гибридизационные процессы между уже сформированными первичными полиплоидами, ведущие к образованию вторичных гибридогенных таксонов (Цвелев, 1987; Rieseberg, 1997; Soltis, Soltis, 2009; Abbott et al., 2013). Этому способствует свойство полиплоидии повышать скрещиваемость между видами, а также тот факт, что многие полиплоидные таксоны произрастают в симпатрических популяциях, насчитывающих, как правило, несколько видов с численным преобладанием одного из них, что создает благоприятные условия для гибридизации между ними (Pergino, 1995). Примеры такой гибридизации между тетраплоидными видами *Aegilops* были предоставлены D. Zohary и M. Feldman (1962), исследовавшими естественно произрастающие популяции этого рода злаков в различных районах Израиля, Турции и Греции и обнаружившими много гибридов F₁ и их беккроссных потомков. При этом было установлено, что легче всего скрещиваются тетра-

плоидные виды, имеющие в своем составе один общий геном. Особенностью образующихся при этом аллополиплоидов второго порядка является невероятно широкий диапазон изменчивости гибридного материала. На основе полученных данных авторами была сформулирована гипотеза «pivotal-differential» эволюции полиплоидов, согласно которой все многообразие полиплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* возникло в результате гибридизации небольшого числа первичных тетраплоидов, имевших один общий (pivotal – базовый) геном (A, U или D) и различавшихся вторыми (differential – дифференцированными) геномами. Авторы предположили, что в таких скрещиваниях базовый геном служит буфером, обеспечивающим возможность множественных рекомбинаций между хромосомными наборами дифференцированных геномов, что приводит к формированию многочисленных вариантов нового рекомбинантного генома.

В настоящее время накоплено немало фактов, подтверждающих существование в природе полиплоидных видов злаков с рекомбинантными геномами (Wang et al., 2000; Badaeva et al., 2004; Molnár et al., 2013). В пользу распространенности этого способа видообразования говорят также результаты развернутых недавно работ по филогенетическому анализу дикорастущих представителей трибы Triticeae, свидетельствующие о высокой частоте встречаемости среди них аллотетраплоидных видов с наличием общего генома. Тем не менее этот путь эволюции семейства Poaceae до сих пор остается вне поля зрения исследователей. В то время как молекулярный анализ геномных преобразований, сопровождающих акт полиплоидизации, привел к существенному прорыву в знаниях о генетических механизмах стабилизации генома первичных полиплоидов, процесс стабилизации рекомбинантного генома вторичных аллотетраплоидных форм не изучен даже на хромосомном уровне. Между тем выяснение ключевых этапов процесса формирования рекомбинантного генома полиплоидных злаков может пролить свет на многие неясные моменты эволюционного становления семейства Poaceae, что значительно углубит наши знания о путях микроэволюционной дифференциации его представителей и прояснит многие вопросы, возникающие в ходе филогенетической реконструкции истории семейства.

Кроме того, представляется перспективным использовать этот апробированный природой прием, позволяющий генерировать неограниченный спектр изменчивости гибридного материала, для обновления генофонда зерновых культур. В связи с этим выявление закономерностей и клеточных механизмов формирования рекомбинантного генома злаков приобретает особую актуальность в качестве основы для разработки новых более эффективных методов преобразования генетической структуры растений.

Исходя из вышеизложенного, мы поставили перед собой цель воспроизвести в эксперименте модель «pivotal-differential» эволюции полиплоидных видов злаков и детально исследовать процесс стабилизации рекомбинантных геномов на хромосомном уровне. Выявленные в ходе проведенных исследований закономерности образования межгеномных рекомбинаций описаны в ряде предыдущих публикаций (Badaev et al., 1992; Dubovets,

2001; Дубовец и др., 2008; Dubovets et al., 2008). В данной статье основное внимание уделено процессам генерирования генетической изменчивости в ходе смены поколений гибридных форм, а также роли рекомбинантного генома в эволюции семейства Poaceae.

Материалы и методы

Модельной системой для исследования процесса стабилизации рекомбинантных геномов злаков служили тетраплоидные пшенично-ржаные амфидиплоиды (тритикале), полученные нами путем гибридизации гексаплоидных тритикале с диплоидной аллоплазматической рожью (Бормотов и др., 1988). Гибриды F_1 от таких скрещиваний содержат в кариотипе диплоидный набор хромосом ржи и гаплоидные наборы хромосом A- и B-геномов пшеницы (ABRR). В последующих поколениях тетраформ в каждой гомеологической группе пшеничного компонента кариотипа происходит замещение одного из гомеологов на соответствующий гомолог, в результате чего формируется рекомбинантный геном, составленный разными сочетаниями пар хромосом A- и B-геномов пшеницы, причем теоретически возможны 128 таких сочетаний (Lukaszewski et al., 1984). В эксперимент были включены три формы тетраплоидных тритикале, ПРАТ12, ПРАТ16 и ПРАТ72, каждая из которых представляет собой потомство одного растения F_2 , репродуцируемое в условиях свободного опыления. Анализ хромосомного состава гибридов в ряду поколений (F_6 , F_{10} , F_{14} – F_{17}) выполняли с помощью метода С-бэндинга (Badaeva et al., 1994). Препараты готовили из меристемы главного корешка пророщенных зерновок, случайно отобранных из общей массы собранного урожая. Для кариотипирования использовали только качественные препараты с хорошим разбросом хромосом в пределах метафазных пластинок и четко выраженным рисунком С-бэндинга. По каждой форме очередного поколения набирали не менее 30 таких препаратов, то есть анализировали не менее 30 растений. Поскольку процесс формирования рекомбинантных геномов у всех трех форм протекал сходным образом, для расчета доли растений с гетерогеномными парами и хромосомными абберациями использовали объединенные в пределах каждого поколения данные. Ошибку выборочной доли рассчитывали с использованием стандартных алгоритмов (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Первый анализ хромосомного состава, проведенный в F_6 гибридов, показал, что каждая из трех форм представляет собой популяцию растений с различными вариантами кариотипа (Badaev et al., 1992). В каждом варианте геном ржи был представлен полностью, а пшеничный компонент образован определенным сочетанием хромосом A- и B-геномов. Всего в исследованном материале было выявлено 30 вариантов таких сочетаний, различия между которыми были обусловлены главным образом разными комбинациями хромосом A- и B-геномов во 2-, 3- и 7-й гомеологических группах, в то время как состав остальных групп практически полностью стабилизировался (рис. 1).

Поскольку первоначально предполагалось, что конечным этапом стабилизации хромосомного состава тетраплоидных тритикале является подбор пар гомологов во

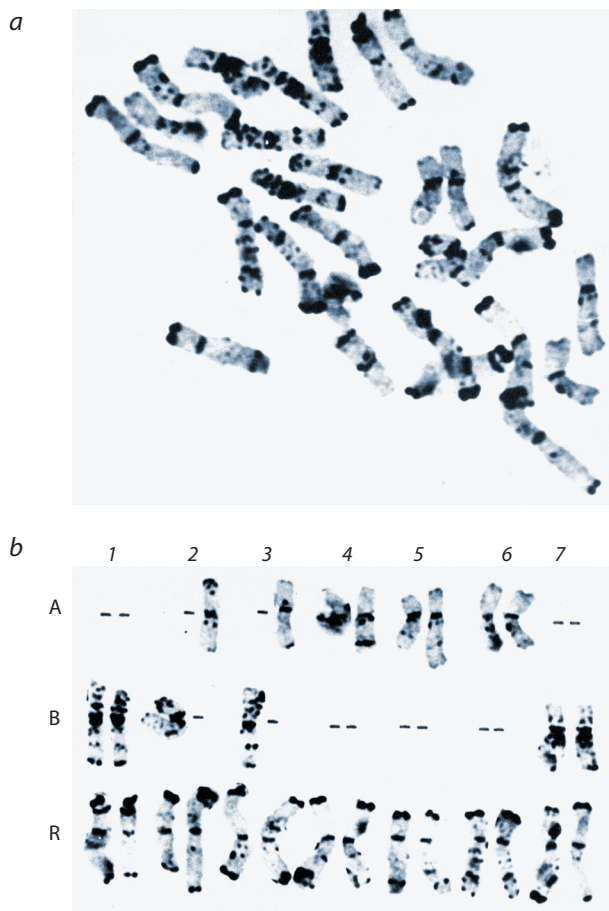


Fig. 1. A tetraploid triticale of generation F_6 : (a) metaphase plate; (b) mitotic karyogram: an unstable chromosome set with heterogenomic compositions of homeologous groups 2 and 3.

всех гомеологических групп пшеничного компонента кариотипа (рис. 2), на основании полученных данных был сделан вывод о незавершенности процесса стабилизации хромосомного состава исследованных форм.

Следующий хромосомный анализ популяций был выполнен на материале F_{10} . В исследованном материале по-прежнему наблюдались растения с нестабильным кариотипом, количество которых составило 48,9 %. Аналогичная картина была обнаружена и в последующих поколениях (F_{14} – F_{17}) (рис. 3), в которых было выявлено от 35 (F_{16}) до 52 (F_{17}) вариантов кариотипа.

Сохранение в отдельных группах гетерологичных пар хромосом существенным образом расширяет спектр генетической изменчивости гибридного материала, поскольку в данной ситуации вместо 128 (2^7) теоретически возможных сочетаний хромосом А- и В-геномов пшеницы могут возникнуть 2187 (3^7) таких сочетаний.

При сопоставлении результатов кариотипирования различных поколений тетраформ выясняется, что в пределах популяций F_6 и F_{10} одинаковые варианты кариотипа составляют лишь 31,2 % от общего числа выявленных; у популяций F_{10} и F_{14} этот показатель равен 37,0 %; F_{14} и F_{15} – 30,2 %; F_{15} и F_{16} – 26,7 %; F_{16} и F_{17} – 33,8 %, т. е. между поколениями наблюдаются существенные различия по

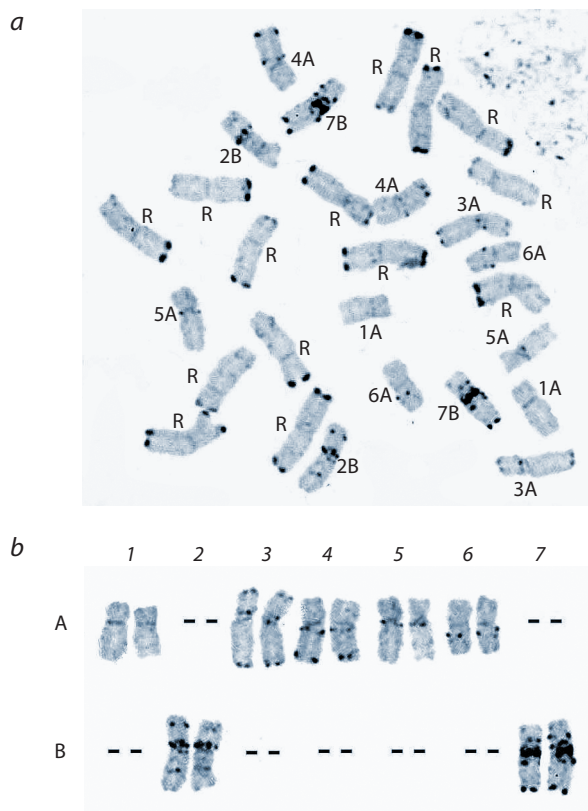


Fig. 2. A tetraploid triticale with a stable chromosome set: (a) metaphase plate; (b) mitotic karyogram of wheat chromosomes.

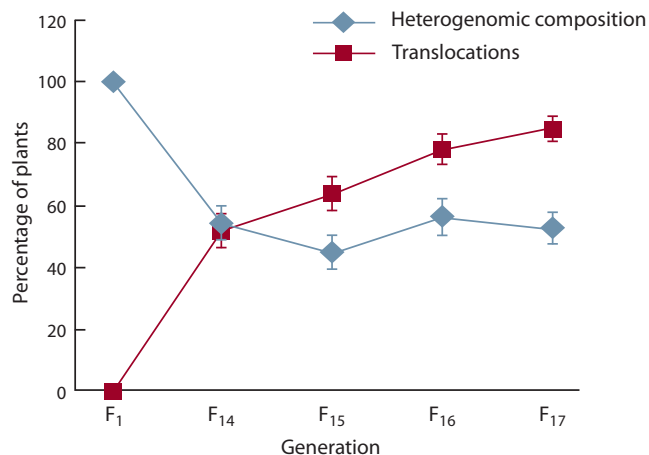


Fig. 3. Time variation of the percentage of plants with heterogenomic compositions of homeologous groups and chromosomal aberrations in tetraploid triticale populations.

хромосомному составу. Особенно ярко эти различия проявляются при сопоставлении гибридов F_6 и F_{17} : в данном случае общими являются лишь 20,6 % вариантов. На основании этих данных можно сделать вывод, что в ходе смены поколений тетраплоидных тритикале происходят постоянное перераспределение генетического материала

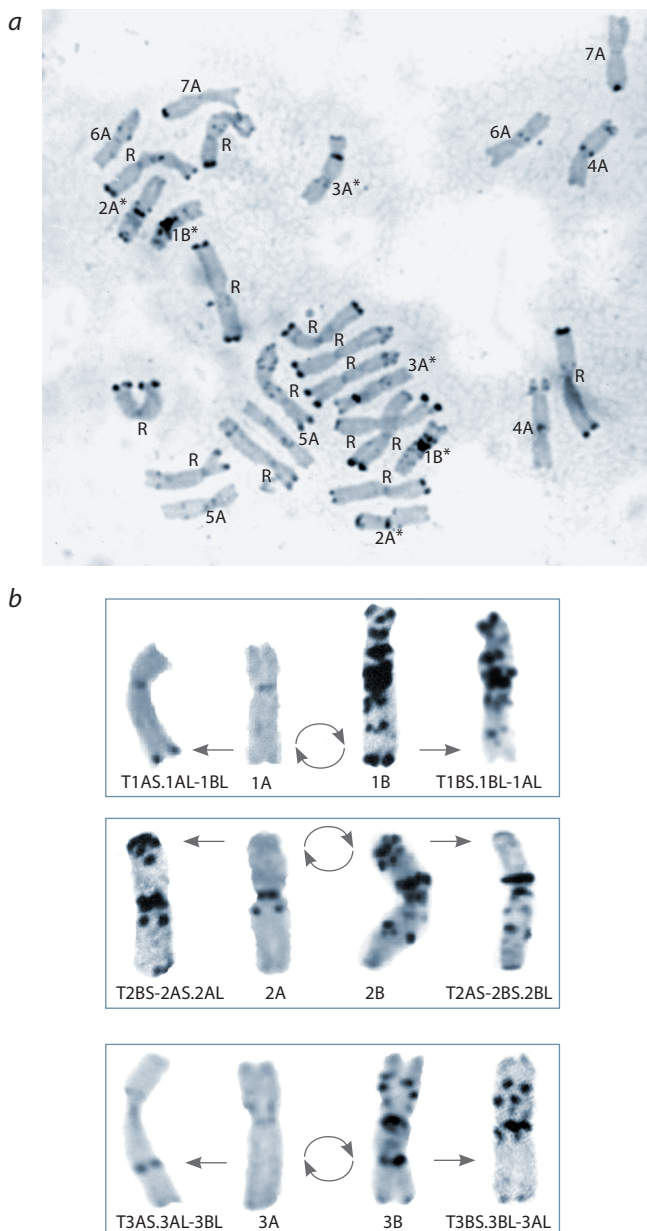


Fig. 4. Structural rearrangement of wheat chromosomes in the chromosome sets of tetraploid triticale.

(a) Chromosome set with pairs of aberrant chromosomes 1B5.1B1L-1A1L, 2B5-2A5.2A2L, and 3A5.3A1L-3B1L (indicated with asterisks); (b) schematic presentation of the formation of chromosomal aberrations.

А- и В-геномов пшеницы и дальнейшее расширение спектра генотипической изменчивости гибридного материала.

Другая особенность процесса формирования кариотипа тетраформ – появление хромосом пшеницы с модифицированной структурой. Если в ранних поколениях гибридов наблюдались единичные растения с модифицированными хромосомами, то в F₁₄ каждое второе растение характеризовалось наличием того или иного типа хромосомных aberrаций, а в ряде случаев и нескольких типов (рис. 4, а). Это побудило нас в дальнейшем вести детальный учет всех возникающих в популяциях тетраплоидных тритикале хромосомных aberrаций. При этом

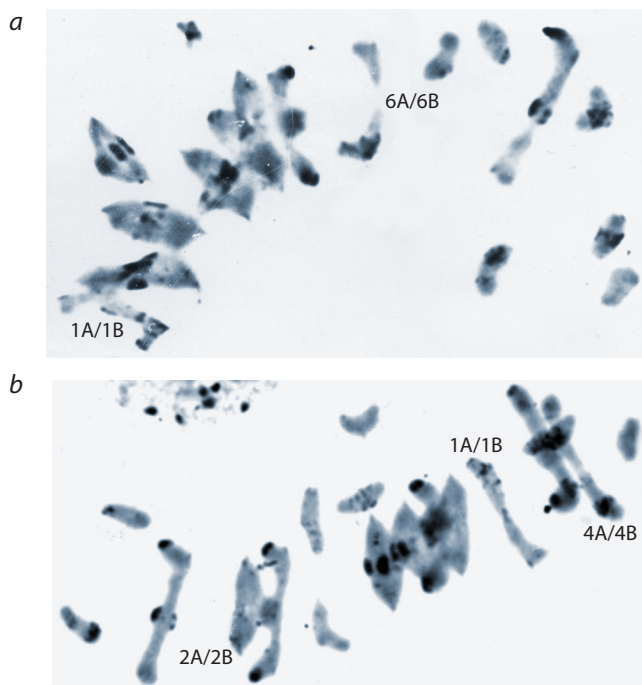


Fig. 5. Meiotic metaphase I in ABRR hybrids.

(a) Meiocyte with two heteromorphic bivalents; (b) meiocyte with three heteromorphic bivalents.

выяснилось, что модификациям подвергаются хромосомы лишь тех гомеологических групп, для которых характерно сохранение гетерогенного состава. Если сопоставить это наблюдение с характером структурных изменений, то становится очевидным, что эти изменения представляют собой реципрокные транслокации, образовавшиеся в ходе спаривания гомеологических хромосом А- и В-геномов пшеницы (рис. 4, б). Факт спаривания гомеологов пшеницы в мейозе тетраплоидных тритикале как у гибридов F₁, так и выделенных из популяций линий с гетерогенным составом отдельных гомеологических групп был подтвержден нами экспериментально в ходе анализа микроспорогенеза с использованием метода С-бэндинга (рис. 5) (Сычева, Дубовец, 2003). Наблюдаемый же в ходе смены поколений неуклонный рост количества растений с aberrантными хромосомами (в F₁₇ их доля составила уже 84,4 % от общего числа) свидетельствует о том, что синapsис гомеологических хромосом А- и В-геномов пшеницы в мейоцитах тетраплоидных тритикале, как правило, завершается образованием рекомбинантных вариантов, содержащих генетический материал обоих геномов.

Главным регулятором хромосомного спаривания и рекомбинации у пшеницы является локус *Ph1*, расположенный в длинном плече хромосомы 5В (Sears, 1976). Анализ синapsиса у отдаленных гибридов пшеницы, содержащих лишь гаплоидные наборы хромосом, показал, что спаривание гомеологов происходит как при наличии, так и в отсутствие *Ph1*-локуса. Однако в первом случае после разрушения синapsитомного комплекса биваленты распадаются на униваленты, что свидетельствует о репарации двунилевых разрывов ДНК с участием сестринских хроматид. Во втором случае, при отсутствии *Ph1*-локуса, репарация

может происходить с участием гомеологов, вследствие чего возникают транслокации (Greer et al., 2012). Исходя из этого, высокую частоту реципрокных обменов между гомеологами А- и В-геномов пшеницы у тетраплоидных тритикале F_1 можно объяснить полным подавлением действия *Ph1*-локуса геномом ржи (Cuadrado, Romero, 1988), а также моносомным состоянием хромосомы 5В, а у гибридов более поздних поколений – отсутствием этой хромосомы в кариотипах растений.

Необходимо отметить, что гомеологичная рекомбинация играет очень важную роль в становлении генома тетраплоидных тритикале. Во-первых, синاپсис гомеологов обеспечивает правильную их сегрегацию во время деления клетки, повышающую шанс образования функциональных гамет и обуславливающую тем самым частичную фертильность гибридов ранних поколений. Во-вторых, формирование рекомбинантного генома за счет межгеномных рекомбинаций на уровне не только целых хромосом, но и их сегментов существенным образом повышает генетическую дифференциацию гибридного материала.

Так, в популяции ПРАТ 12 (F_{17}) в ходе хромосомного анализа 28 растений было выявлено 22 варианта кариотипа, из них 16 вариантов принадлежали единичным растениям, остальные 6 отмечены у двух растений каждый. Однако эти два растения с одинаковым вариантом кариотипа (одинаковым сочетанием хромосом А- и В-геномов) ни в одном из шести случаев не были идентичны друг другу вследствие наличия разных типов хромосомных aberrаций. Так, у одного растения с вариантом кариотипа 1В 2А 3А 4А 5А 6А 7А все хромосомы имели интактную структуру, в то время как у второго были идентифицированы транслоцированные хромосомы 1В и 2А. Одно растение с вариантом кариотипа 1А 2А 3А 4А 5А 6А 7В имело транслоцированную хромосому 2А, а второе – хромосомы 2А, 3А, 7В и т. д. Это означает, что все эти растения принадлежат разным цитотипам. Если учесть при этом, что метод С-бэндинга позволяет выявлять лишь часть структурных преобразований хромосом, причем без учета размеров транслоцированных сегментов, которые у разных растений могут в значительной степени варьировать (Lapinsky, Schwarzacher, 1998), то истинное количество цитотипов в данной популяции должно быть на порядок выше. Аналогичную ситуацию можно проследить и в других популяциях.

Таким образом, результаты проведенных нами исследований целиком и полностью подтверждают основные положения сформулированной Zohary и Feldman гипотезы «pivot-differential» эволюции полиплоидных видов злаков и свидетельствуют о том, что гибридизация тетраплоидных амфидиплоидов на основе базового генома приводит к образованию гибридных форм, характеризующихся очень широким диапазоном изменчивости, возникающей за счет различных комбинаций хромосом и хромосомных сегментов исходных гаплоидных дифференцированных геномов при сохранении неизменной структуры базового генома. Вновь образованные рекомбинантные формы легко скрещиваются между собой, формируя гибридную зону, в которой в ходе смены поколений происходят постоянное перераспределение генетического материала

дифференцированных геномов и дальнейшее расширение спектра доступной отбору генотипической изменчивости. При этом если исходить из положения, сформулированного нами ранее в результате анализа собственных и литературных данных, что направление стабилизации хромосомного состава группы определяется селективными преимуществами, которые получает растение при наличии в кариотипе того или иного гомеолога (Дубовец и др., 2008; Dubovets et al., 2008), естественно ожидать, что гибридизация на основе базового генома одних и тех же первичных тетраплоидных форм в разных экологических нишах приведет к отбору различных вариантов формируемого рекомбинантного генома. Это будет способствовать быстрой микроэволюционной дифференциации гибридных форм и возникновению на их основе новых таксономических единиц.

На ранних этапах эволюции семейства Poaceae широкие возможности для такой гибридизации существовали в конце мелового периода, когда вследствие ухудшения общеземных климатических условий злаки вместе с другими группами спускавшихся с гор покрытосеменных растений стали осваивать низкогорья и равнины, на которых появились свободные экологические ниши за счет вымирания более специализированных растений мезозойской эры (Цвелев, 1987). Столкновение миграционных потоков приводило к образованию различных гибридных форм, на основе которых возникли сначала первичные аллотетраплоиды, а затем и вторичные гибридогенные таксоны, в том числе таксоны рекомбинантного типа. При этом логично предположить, что гибриды с рекомбинантными геномами, характеризующиеся максимальным размахом генетической изменчивости и, как следствие этого, высокой пластичностью и адаптивностью, обладали повышенной конкурентоспособностью при освоении новых территорий.

Важно подчеркнуть, что активные гибридизационные процессы в семействе Poaceae продолжают и в настоящее время, причем, как свидетельствуют литературные данные, естественная гибридизация достигает наибольших масштабов на стыке флористических областей. В качестве примера можно привести агростофлору Дальневосточного региона России, расположенную на границах сибирской, восточноазиатской, берингийской и арктической флор. Наличие широкомасштабных процессов гибридизации в этом регионе было прослежено Н.С. Пробатовой (2007) в пределах родов *Poa* (особенно в секциях *Poa* и *Stenopoa*), *Agrostis* (секция *Trichodium*), *Alopecurus* (секция *Alopecurus*), *Elymus* (секция *Gouldardia*), *Hierochloë*, *Puccinellia*, *Calamagrostis* и др. Автор отмечает, что большие возможности гибридизации в этих родах способствуют «сглаживанию» морфологических границ между многими видами и даже секциями, вследствие чего гибридогенные виды бывает затруднительно отнести к той или иной группе родства. Примечательно также то, что большинство этих таксонов характеризуется широкой («веерной») экологической адаптацией, причем наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции, по свидетельству автора, наблюдаются у видов-тетраплоидов, что предполагает наличие у них рекомбинантных геномов.

К сожалению, среди вышеперечисленных таксонов агростофлоры Дальневосточного региона геномный состав установлен пока лишь у представителей родов *Elymus* и *Agrostis*, причем у них идентифицированы тетраплоидные виды с наличием общего генома (Yan et al., 2011), что позволяет с уверенностью утверждать, что продолжающийся процесс микроэволюционной дифференциации этих родов осуществляется путем формирования рекомбинантных геномов. Что касается дифференциации остальных таксонов, то образование у них гибридных форм с рекомбинантными геномами мы можем лишь предполагать. Тем не менее тот факт, что первые же результаты развернутых недавно работ по филогенетическому анализу дикорастущих злаков продемонстрировали высокую частоту встречаемости у них тетраплоидных форм с наличием общего генома, дает основания полагать, что данный тип гибридогенного видообразования широко распространен в семействе Poaceae. Следует лишь оговорить, что вследствие низкой фертильности гибридов ранних поколений он в большей степени должен быть присущ многолетникам, которые, во-первых, бывают стерильными лишь при первом цветении, но в последующие годы могут полностью или хотя бы частично восстанавливать фертильность (Цвелев, 1987), во-вторых, могут компенсировать низкую фертильность переходом к вегетативному размножению с помощью длинных корневищ (вегетативный апомиксис), что, в частности, было обнаружено Н.С. Пробатовой (2007) при гибридогенезе зубровок (*Hierochloë*).

В связи с этим нельзя не упомянуть также о таком позволяющем избежать стерильности способе размножения растений, как агамоспермия (гаметофитный апомиксис), которая довольно широко распространена в семействе Poaceae. К тому же исследованиями последних лет показано, что переход на апомиксическое размножение обратим: возврат к половому воспроизводству обеспечивается тем, что детерминация гаметофитного апомиксиса связана с эпигенетическими механизмами регуляции, которые предполагают наличие факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных растений и приводящих ее в стабилизированное состояние на определенных эволюционно значимых отрезках времени (Grimanelli et al., 2001; Koltunov, Grossniklaus, 2003).

Таким образом, низкая фертильность ранних поколений рекомбинантных форм злаков не является непреодолимым барьером на пути их эволюционирования и становления в качестве самостоятельных таксономических единиц.

Представленные данные свидетельствуют о том, что у злаков в ходе видообразования происходит чередование процессов дивергенции (кладогенеза) и конвергенции, осуществляемой за счет слияния путем гибридизации отдельных филогенетических ветвей. Если изобразить эти процессы схематично, то получится не классическое филогенетическое «дерево», а сложная сеть переплетающихся филумов, вследствие чего и появился термин «сетчатая», или «ретикулярная», эволюция (Goh et al., 2013; Hunt et al., 2014). И хотя у теории «сетчатой» эволюции было немало противников, постепенное накопление данных о существенной роли гибридизационных процессов

и полиплоидии в эволюционном становлении цветковых растений в целом и семейства Poaceae в частности привело к тому, что в настоящее время сторонниками этой теории являются многие ведущие филогенетики мира. Что касается наших исследований, то они служат дополнительным и весьма весомым аргументом в пользу «сетчатого» видообразования в эволюционном становлении столь важного для удовлетворения потребностей человека и формирования естественных растительных сообществ семейства.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin R.K., Dieckmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Cahan S.H., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Väinölä R., Wolf J.B., Zinner D. Hybridization and speciation. *J. Evol. Biol.* 2013;26(2):229-246. DOI 0.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
- Adams K.L., Wendel J.F. Polyploidy and genome evolution in plants: Genome studies and molecular genetics. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2005;8(1):135-141. DOI 10.1016/j.pbi.2005.01.001
- Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature.* 2000;408(6814):796-815. DOI 10.1038/35048692
- Badaev N.S., Badaeva E.D., Dubovets N.I., Bolsheva N.L., Bormotov V.E., Zelenin A.V. Formation of a synthetic karyotype of tetraploid triticale. *Genome.* 1992;35(2):311-317. DOI 10.1139/g92-047
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Samatadze T.E., Zoshchuk S.A., Shostak N.G., Chikida N.N., Zelenin A.V., Raupp W.J., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster. *Plant Syst. Evol.* 2004;246(1-2):45-76. DOI 10.1007/s00606-003-0072-4
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill D.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* 1994;192(1):117-145. DOI 10.1007/BF00985912
- Blanc G., Wolfe K.H. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes. *Plant Cell.* 2004;16(7):1667-1678. DOI 10.1105/tpc.021345
- Bormotov V.E., Shcherbakova A.M., Dubovets N.I. Alloplasmic rye in tetraploid triticale breeding. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology.* 1988;6:31-35.
- Ceoloni C., Forte P., Ciaffi M., Nanno M., Bitti A., De Vita P., D'Agidino M.G. Chromosomally engineered durum wheat: The potential of alien gene introgressions affecting disease resistance and quality. *Proc. Seminar on durum wheat improvement in the mediterranean region: new challenges, Spain, Zaragoza, 12-14 April, 2000*;363-371.
- Cuadrado M.C., Romero C. Different genetic systems in rye affecting homoeologous pairing in wheat-rye combinations. *Genome.* 1988;30(5):793-796. DOI 10.1139/g88-127
- Cui L., Wall P.K., Leebens-Mack J.H., Lindsay B.G., Soltis D.E., Doyle J.J., Soltis P.S., Carlson J.E., Arumuganathan K., Barakat A., Albert V.A., Ma H., dePamphilis C.W. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res.* 2006;16(6):738-749. DOI 10.1101/gr.4825606
- Dubovets N. I. Tetraploid triticales as a model of cereals hybrid genome formation. *Proc. 11th EWAC Conference, Novosibirsk, 24–28 July 2000 / Ins. Cytol. & Genet. SB RAS, Novosibirsk, Russia, Cer. Res. Dep., John Innes Centre, Norwich, UK. Eds T.A. Pshenichnikova, A.J. Worland. EWAC NEWSLETTER. 2001;21-24.*

- Dubovets N.I., Sycheva E.A., Solovey L.A., Shtyk T.I., Bondarevich E.B. Recombinant genome of cereals: The pattern of formation and the role in evolution of polyploid species. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2008;44(1):54-61.
- Dubovets N. I., Sycheva E.A., Solovey L. A., Shtyk T.I., Bondarevich E.B. Recombinant genome of cereals: The pattern of formation and the role in evolution of polyploid species. *Russ. J. Genet.* 2008;44(1):44-50. DOI 10.1134/S1022795408010067
- Ehrendorfer F.L. Polyploidy and distribution. *Polyploidy-Biological Relevance*. N.Y.: Plenum Press, 1980;45-60.
- Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109(1-3): 250-258. DOI 10.1159/000082407
- Goff S.A., Ricke D., Lan T.H., Presting G., Wang R., Dunn M., Glazebrook J., Sessions A., Oeller P., Varma H., Hadley D., Hutchison D., Martin C., Katagiri F., Lange B.M., Moughamer T., Xia Y., Budworth P., Zhong J., Miguel T., Paszkowski U., Zhang S., Colbert M., Sun W.L., Chen L., Cooper B., Park S., Wood T.C., Mao L., Quail P., Wing R., Dean R., Yu Y., Zharkikh A., Shen R., Sahasrabudhe S., Thomas A., Cannings R., Gutin A., Pruss D., Reid J., Tavtigian S., Mitchell J., Eldredge G., Scholl T., Miller R.M., Bhatnagar S., Adey N., Rubano T., Tusneem N., Robinson R., Feldhaus J., Macalima T., Oliphant A., Briggs S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. *ssp. japonica*). *Science*. 2002;296(5565):92-100. DOI 10.1126/science.1068275
- Goh W.L., Chandran S., Franklin D.C., Isagi Y., Koshy K.C., Sungkaew S., Yang H.Q., Xia N.H., Wong K.M. Multi-gene region phylogenetic analyses suggest reticulate evolution and a clade of Australian origin among paleotropical woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). *Plant Syst. Evol.* 2013;299(1):239-257. DOI 10.1007/s00606-012-0718-1
- Greer E., Martin A., Pendle A., Colas I., Jones A.M., Moore G., Shaw P. The *Ph1* locus suppresses Cdk2-type activity during premeiosis and meiosis in wheat. *Plant Cell*. 2012;24(1):152-162. DOI 10.1105/tpc.111.094771
- Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniklaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes. *Trends Genet.* 2001;17(10): 597-604. DOI 10.1016/S0168-9525(01)02454-4
- Hunt H.V., Badakshi F., Romanova O., Howe C.J., Jones M.K., Heslop-Harrison J.S. Reticulate evolution in *Panicum* (Poaceae): the origin of tetraploid broomcorn millet, *P. miliaceum*. *J. Exp. Bot.* 2014; 65(12):3165-3175. DOI 10.1093/jxb/eru161
- Koltunov A.M., Grossniklaus U. Apomixis: a developmental perspective. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2003;54:547-574. DOI 10.1146/annurev.arplant.54.110901.160842
- Lakin G.F. *Biometriya [Biometrics]*. Moscow, Vysshaya shkola, 1990.
- Lapinsky B., Schwarzacher T. Wheat-rye chromosome translocations in improved lines of 4x-triticale. *Plant cytogenetics: Proc. Spring Symp. Cieszyn, 19-22 May 1997*. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Slaskiego. 1998;210-215.
- Lukaszewski A.J., B. Apolinarska B., Gustafson J.P., Krolow K.D. Chromosome constitution of tetraploid triticale. *Z. Pflanzenguchtg.* 1984;93(3):222-236.
- Molnár I., Šimkova H., Leverington-Waite M., Goram R., Cseh A., Vrána J., Farkas A., Doležel J., Molnár-Láng M., Griffiths S. Syntenic relationships between the U and M genomes of *Aegilops*, wheat and the model species *Brachypodium* and rice as revealed by COS markers. *PLoS One*. 2013;8(8):e70844. DOI 10.1371/journal.pone.0070844
- Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004;101(26):9903-9908. DOI 10.1073/pnas.0307901101
- Perrino P. Collection and use of genetic resources of *Triticum*. *Evolution und Taxonomie von pflanzen genetischen Ressourcen*. Festschrift für Peter Hanelt. Gatersleben, Germany, 5-6 Dezember, 1995; 179-202.
- Probatova N.S. Khromosomnye chisla v semeystve Poaseae i ikh znachenie dlya sistematiki, filogenii i fitogeografii (na primere zlakov Dalnego Vostoka Rossii) [Chromosome numbers in the family Poaceae and their implications for taxonomy, phylogeny and phytogeography (by the example of Russian Far East cereals)]. *Komarovskie chteniya [Komarov Readings]*. Vladivostok, Dalnauka, 2007;55:9-103.
- Rieseberg L.H. Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997;28(1):359-389. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.359
- Sears E.R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Annu. Rev. Genet.* 1976;10(Part 4):31-51.
- Soltis P.S., Soltis D.E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97(13): 7051-7057. DOI 10.1073/pnas.97.13.7051
- Soltis P.S., Soltis D.E. The role of hybridization in plant speciation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2009;60(1):561-588. DOI 10.1146/annurev.arplant.043008.092039
- Stebbins G.L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. London: Arnold, 1971.
- Sycheva E. A., Dubovets N.I. Tetraploid triticale as an object for cytogenetic investigations. I. Studies of the role of individual wheat chromosomes in the regulation of meiotic pairing. *Vestsi NAN Belarusi. Ser. biyal. navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*. 2003;2:52-55.
- Tzvelev N.N. Sistema zlakov (Poaceae) i ikh evolyutsiya [The system of grasses (Poaceae) and their evolution]. Leningrad, Nauka, 1987.
- Wang J.-B., Wang C., Shi S.H., Zhong Y. Evolution of parental ITS regions of nuclear rDNA in allopolyploid *Aegilops* (Poaceae) species. *Hereditas*. 2000;133(1):1-7. DOI 10.1111/j.1601-5223.2000.t01-1-00001.x
- Wendel J.F. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.* 2000; 42(1):225-249. DOI 10.1023/A:1006392424384
- Wolfe K.H. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nat. Rev. Genet.* 2001;2(5):333-341. DOI 10.1038/35072009
- Wong S., Butler G., Wolfe K.H. Gene order evolution and paleopolyploidy in hemiascomycete yeasts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002; 99(16):9272-9277. DOI 10.1073/pnas.142101099
- Yan C., Sun G., Sun D. Distinct origin of the Y and St genome in *Elymus* species: Evidence from the analysis of a large sample of St genome species using Two Nuclear Genes. *PLoS One*. 2011;6(10): e26853. DOI 10.1371/journal.pone.0026853
- Zohary D., Feldman M. Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops* – *Triticum*) group. *Evolution*. 1962;16(1):44-61.