

ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.1/.8+577.2+58

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ МЕЖВИДОВОЙ
ГИБРИДИЗАЦИИ, ЕЕ РОЛЬ В ВИДООБРАЗОВАНИИ
И ФЕНОТИПИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ РАСТЕНИЙ

© 2019 г. А. В. Родионов^{1,2,*}, А. В. Амосова³, Е. А. Беляков⁴, П. М. Журбенко¹,
Ю. В. Михайлова^{1,2}, Е. О. Пунина¹, В. С. Шнеер¹, И. Г. Лоскутов^{2,5}, О. В. Муравенко³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, 197376 Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра цитологии и гистологии,
Санкт-Петербург, 199034 Россия

³Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта, Москва, 119991 Россия

⁴Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская область, 152742 Россия

⁵Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: avrodionov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2018 г.

После доработки 03.09.2018 г.

Принята к публикации 09.10.2018 г.

Обзор посвящен генетическим последствиям межвидовой гибридизации и обсуждению ее роли в видообразовании и повышении генетического разнообразия растений, в том числе разнообразия сортов и видов сельскохозяйственных культур и садовых растений. Объединение в одном ядре двух или более геномов разного происхождения в первых поколениях гибридов обычно сопровождается феноменом “геномного шока”, следствием которого являются разнообразные генетические и эпигенетические изменения. В результате появляется уникальный по множественности вариантов материал для естественного отбора организмов, в разной степени адаптированных к новым условиям среды. В изолированных популяциях растений с разнообразными дестабилизированными гибридными по происхождению геномами при участии отбора и вследствие дрейфа генов постепенно будут накапливаться генные и хромосомные различия, включающие в действие все новые и новые репродуктивные изолирующие механизмы, усиливающие степень генетической изоляции новой расы, нового линнеевского вида. Сохранению отобранных новых геномных и эпигеномных комбинаций способствует постепенная стабилизация генома на стадии эуполиплоида и последующая вторичная диплоидизация генома и кариотипа. Вероятно, все сельскохозяйственные культуры и сорта садовых растений, так же как многие интродуценты и компоненты адвентивной флоры, прошли в своей истории через межвидовые скрещивания, как целенаправленно проводившиеся селекционерами при выведении современных сортов, так и скрещивания, в которые вступали ранее географически изолированные друг от друга виды растений, непреднамеренно объединенные на аптекарских огородах и в ботанических садах, на полях и приусадебных участках, на нарушенных землях вокруг селений. При этом фенотипическое и генетическое разнообразие культиваров возникает не только в результате сочетания разнообразных аллелей, уже существовавших в геномах “родительских” видов, но и есть следствие появления у гибридов первых поколений новых геномных и эпигеномных вариантов, прямых или отдаленных последствий постгибридизационного “геномного шока”, творческую роль которого мы бы хотели подчеркнуть.

Ключевые слова: эволюция, межвидовая гибридизация, криптическая анеуплоидия, эволюция геномов и кариотипов, транспозоны, транскриптом, протеом, метаболом.

DOI: 10.1134/S0016675819030159

Впервые возможность появления новых морфологических форм растений в результате межвидовой гибридизации, причем растений, не только сочетающих в себе признаки родительских видов, но и обладающих “еще несколькими

хорошими качествами, особенно отличающимися его от всех других видов”, была показана почти 250 лет тому назад. Межвидовые гибриды табака целенаправленно получил и исследовал адъюнкт Ботанического сада Академии наук в Санкт-Пе-

тербурге Иозеф Кёльрейтер. Он писал: “Каждому столетию свойственны свои новые открытия, и нет такой страны на свете, которая, имея науки и искусства в цветущем состоянии и гений, не угнетенный принуждением и недостатками, не могла бы их проявить. Открытиями современного века являются: *бастардные растения*, установление настоящего строения пыльцы, ⟨...⟩, наличие опыления растений единственно только посредством насекомых и др., и *самое удивительное из них, быть может еще гораздо более неожиданное, это полнейшее превращение одного естественного вида растений в другое, которое я с полным правом смею приписывать себе* (курсив наш). И если ученый мир этим создаст со временем для народа удовольствие или пользу, то это надо приписать Российской академии наук, на службе которой я имел честь эту работу выполнить” (цит. по переводу статьи Кёльрейтера на современный язык, опубликованному в издании 1940 г.¹ [1]).

Впоследствии проблема эта — межвидовая гибридизация и ее роль в формо/видообразовании и прогрессивной эволюции у растений — неоднократно обсуждалась. Обсуждение это прошло через несколько ключевых этапов:

1. Исследование феномена межвидовой и межлинейной гибридизации у растений Г. Менделем, Г. де Фризом, К.Э. Корренсом, У. Бэтсоном показало, что гибридизация есть путь к раскрытию наследственно определяемого разнообразия растений, что, собственно, и привело к появлению генетики. На III конференции по гибридизации и селекции растений в Лондоне в июле 1906 г. У. Бэтсон, президент конференции, в своем обращении к участникам, названном “The Progress of Genetic Research”, декларировал, что исследования по гибридизации растений уже привели к появлению нового научного направления, предмет которого — изучение явлений наследственности и изменчивости — появилась новая наука, у которой еще нет короткого и ясного названия. Бэтсон предложил назвать ее “Genetics” (от прилагательного genetic — “относящийся к основам бытия” [2]), в свою очередь, от “Genesis” — названия 1-й книги Моисеевой, “Бытие” в русском переводе). Выступление Бэтсона было настолько ярким и убедительным, что У. Уилкс (W. Wilks), подготовив к изданию том с материалами конференции, дал ему название “Report of the Third International Conference 1906 on Genetics; Hybridization (the cross-breeding of genera or species), the

crossbreeding of varieties, and general plant-breeding” — напомним, что истинное название конференции было “III конференция по гибридизации и селекции растений”.

2. Формулирование Лотси принципа, что эволюция возможна только путем гибридизации, только так может возникнуть новая комбинация признаков [3]. *Evolution by means of hybridization* — формулировка яркая, запоминающаяся, но важно помнить, что речь здесь идет не об отдаленной гибридизации — Лотси, в духе времени, понимает вид “узко”, как жорданон; как мы бы сейчас сказали “чистую линию”, группу морфологически сходных растений, не дающих расщепления признаков при скрещивании. Основная идея Лотси о роли гибридогенеза в эволюции растений была расширена и развита М.Г. Поповым [4, 5] и Е. Андерсоном [6], полагавшими, что именно гибридогенез сыграл основную роль в генезисе евроазиатской флоры и в появлении покрытосеменных.

3. Гипотеза Винге [7] о возможности возникновения новых видов в результате отдаленной гибридизации при условии, что у гибрида произойдет полиплоидизация кариотипа. В своих размышлениях Винге отталкивался от наблюдений Розенберга [8] и Федерлей [9]. Розенберг изучал поведение хромосом в мейозе у двух видов росянок, *Drosera longifolia* и *D. rotundifolia*, и у их гибрида. В диплоидном кариотипе *D. longifolia* было 40 хромосом, в кариотипе *D. rotundifolia* — 20. В первом делении мейоза у первого вида можно видеть 20 бивалентов, у второго — 10 бивалентов, у гибридов спаривание хромосом в мейозе было нарушено, гибриды были почти стерильны. Федерлей наблюдал аналогичное явление у бабочек-кисточниц из рода *Pygaera* — гибриды между видами *P. anachoreta*, *P. curtula* и *P. pigra* были бесплодны, у них была нарушена конъюгация хромосом в мейозе. Отталкиваясь от этих наблюдений, Винге [7] высказал гипотезу, что попарное расположение хромосом в мейозе I — важнейший этап в жизни размножающихся половым путем организмов. Он предположил, что за время соматической жизни в хромосомах накапливаются мутации, утрачивается часть генетического материала, но во время попарной конъюгации хромосом благодаря взаимодействию гомологов происходит репарация мутаций по “нормальной” копии. Это умозрительное построение, с одной стороны, объясняло нарушения плодовитости при инцухте (репарация невозможна из-за того, что гомологи несут одинаковые дефекты) и при отдаленных скрещиваниях (хромосомы различны, не могут конъюгировать и потому репарация не происходит). Отсюда можно было сделать вывод, что если у отдаленного гибрида произойдет удвоение числа хромосом (полиплоидизация), то восстановится конъюгация гомологов в мейозе I, появится возможность для репарации мутаций, следова-

¹ Впервые (в переводе с немецкого на русский язык XVIII в.) статья опубликована под названием “Господина профессора Кёльрейтера уведомление о разведении нового табаку с красными цветами и описание онаго” — Труды Вольного Экономического Общества к поощрению в России земледелия и домостроительства 1772 года. Часть XX. В Санкт-Петербурге при Морском Шляхетском Кадетском Корпусе. С. 1–23.

тельно, отдаленный гибрид станет фертильным — так могут возникать новые виды. Гипотеза Винге о том, что полиплоидизация есть путь к преодолению стерильности отдаленных гибридов, нашла блестящее подтверждение в работах Г.Д. Карпенченко, получившего плодовой межродовой полиплоидный гибрид *Raphanobrassica* [10].

4. Новый этап в понимании значения и места, которое межвидовая гибридизация играла в прогрессивной эволюции растений, связан с развитием полногеномного секвенирования и методов молекулярной цитогенетики. Стало ясно, что представители всех сейчас существующих филогенетических ветвей цветковых растений прошли через этапы межвидовой гибридизации и полногеномной дупликации геномов. Именно с ними связаны явления сальтационного видообразования в духе мутационной теории Г. де Фриза [11, 12] и многие нетривиальные явления, обусловленные мутационной и эпигенетической модификацией геномов [12].

КАК ЧАСТО ВСТРЕЧАЮТСЯ ГИБРИДОГЕННЫЕ ТАКСОНЫ В ПРИРОДЕ?

Определить, какой вид произошел в результате отдаленной гибридизации, можно с помощью трудоемкого, но эффективного метода геномного анализа, предложенного Кихара [13], или с помощью методов кариогеномики (GISH и FISH) [14, 15], или путем секвенирования нового поколения [16]. В рамках каждого из таких трудоемких исследований удастся обосновать гибридное происхождение только одного, двух, нескольких видов. Поэтому при ответе на поставленный вопрос попробуем положиться на мнение опытных флористов, устанавливающих гибридное происхождение того или иного вида по габитусу. Сводка данных подобного рода сделана [17]: среди 37 тыс. видов флоры Европы, Северной Америки и части Австралии, относящихся к 3212 родам из 282 семейств сосудистых растений, виды гибридного происхождения были отмечены в 40% семейств и 16% родов со средней частотой 9 гибридогенных видов на 100 видов негибридного происхождения. Большинство предполагаемых гибридов — межвидовые в пределах одного рода; межродовые гибриды тоже не редкость — их 3.5%. Чаще других гибриды отмечают ботаниками в семействах Poaceae, Asteraceae и Orchidaceae.

Говоря о гибридах, мы должны различать гомоплоидные гибриды, т.е. гибриды, сохранившие уровень плоидности, характерный для родительских видов, и гибриды-аллополиплоиды (амфи-диплоиды). Если у жизнеспособного гомоплоидного гибрида родительские кариотипы существенно различались, в мейозе у таких гибридов могут возникать проблемы с конъюгацией и сегрегацией гомологичных хромосом. Такие ги-

бриды будут продуцировать гаметы с несбалансированным хромосомным набором, но могут и дать начало длительно существующему, отличному от родителей по морфологии и имеющему свой отдельный ареал вегетативно или апомиктически размножающемуся клону. Если кариотипы родителей почти не различаются, то гомоплоидные гибриды могут быть плодовиты и сохранять способность к возвратному скрещиванию с родительскими видами. Примером может быть пион-эндемик Грузии *Paeonia × chamaeleon* — вид гибридного происхождения, дающий всхожие семена как при самоопылении, так и при скрещивании с “родителями” *P. caucasica* и *P. mlokosewitschii* [18]. Этот тип гибридизации назван “интрогрессивной гибридизацией” [6], поскольку, как правило, сопровождается включением некоторой части генов одного родительского вида в геном другого, что ведет к увеличению генетического разнообразия и появлению у родительских видов новых, ранее не приписуемых им черт. Если кариотипы “родителей” заметно различаются, гибриды F₁ будут почти полностью стерильны, как это наблюдается, например, у гибридов *Elymus glaucus × E. multisetus*, но, тем не менее, единичные гаметы со сбалансированными хромосомными наборами, изредка продуцируемые такими гибридами, могут принимать участие в возвратных скрещиваниях. В результате возникают более или менее плодовые интрогрессивные гибриды с восстановленной фертильностью [19]. Те из них, кто будет иметь особый ареал и образ (набор признаков), отличный от родительского, могут быть признаны систематиками как новый вид, подвид или форма [20]. Этот способ видообразования называется рекомбинационным [19].

Иногда зоны интрогрессивной гибридизации охватывают огромные пространства. Так, в Восточной Европе и Западной Сибири после отступления ледника сомкнулись и частично перекрылись ранее разделенные ледником ареалы ели европейской (*Picea abies*) и ели сибирской (*P. obovata*). Природные гибриды между этими двумя видами морфологически и по молекулярным маркерам ядерного генома (аллозимы, микросателлиты) уклоняются то в сторону одного, то в сторону другого предка и распространены в полосе, протянувшейся с северо-запада на юго-восток от Мурманской области до Пермской области и Башкирии [21, 22]. Гибридные расы носят название ели финской (*P. fennica*) — считается, что это молодой, не до конца сформировавшийся гибридогенный вид [22]. Реальное распространение гибридов *P. abies × P. obovata*, вероятно, еще шире, чем выявляется при морфологическом анализе, так как характерные для североевропейских популяций гаплотипы митохондриальной ДНК распространены среди фенотипически типичной сибирской ели до левого берега Оби включительно [21].

КАК ЧАСТО ВСТРЕЧАЮТСЯ ПОЛИПЛОИДЫ В ПРИРОДЕ?

По Винге и Карпеченко, перспективные акты межвидовой гибридизации должны сопровождаться полиплоидизацией генома. Полиплоиды могут возникать, например, в результате слияния нередуцированных гамет. Удвоение числа хромосом в гаметах может быть связано с процессами, происходящими как на премейотическом, так и на мейотическом этапах формирования половых клеток [23–25]. Частота продуцирования гамет с удвоенным числом хромосом находится под генетическим контролем и может быть изменена отбором [24, 25]. Первую мутацию, влияющую на частоту нередуцированных гамет, названную *dy* (“dyad”), обнаружил в 1931 г. С. Горовиц (S. Horigowitz) [см.: 26] и детально исследовали Сатина и Блэйкли [26]. Среди особей, полученных из облученной пыльцы дурмана *Datura stramonium* ($2n = 24$), были найдены растения, у которых в мегаспорогенезе и микроспорогенезе нормально проходило разделение хромосом только в первом мейотическом делении, второе же отсутствовало, хроматиды не расходились. У мутанта в мегагаметофите было 8 ядер, в каждом 24 хромосомы. В микроспорогенезе интеркинез, судя по всему, был замещен настоящей интерфазой, поскольку после того один из продуктов 1-го деления элиминировался, второй претерпевал последовательно три митотических деления, каждая микроспора содержала 12 пар хромосом [26].

Дальнейшие исследования показали, что частота нередуцированных гамет ассоциирована прежде всего, с генами и комбинациями генов, продукты которых связаны с синтезом и работой циклин-зависимых киназ (CDKs), циклинов (CYCs), а также с генами, ответственными за синтез мейоз-специфичных когезинов, такими как гены *afd1* (“absence of first division1”) и *rec8* [27], особенно в сочетании мутаций по этим генам с мутациями генов, блокирующими появление двунитевых разрывов (напр.: *spo 11-1*, “sporulation 11-1”) и ведущими к замене второго мейотического деления митотическим (ген *osd1*, omission of second division 1) [28, 29]. Возможно, появление половых клеток с нередуцированным числом хромосом может быть индуцировано некоторыми аллелями гена *ameiotic1* (*am1*), мутации которого нарушают переход от митотического деления клетки к мейотическому, влияя на такие ключевые этапы мейоза, как связь теломеров с ядерной оболочкой, формирование характерного расположения хромосом в профазе мейоза (“букета”), синاپсис гомологов, сборку мейоз-специфичных когезиновых комплексов на бивалентах [24, 25, 30]. Так, гомозиготная потеря генов *tam* (синтез протеинов CYCA1 и CYCA2) ведет к появлению 30% нередуцированных гамет; утрата генов *osd1*

приводит к тому, что число гамет с нередуцированным числом хромосом достигает 85–100% [24, 29]. У мутантов *Arabidopsis* по гену *AtPS1* (*Arabidopsis thaliana* PARALLEL SPINDLES) в мейозе II неправильно ориентированы веретена деления — в результате возникают не тетрады, а диады с диплоидным набором хромосом [31].

Расчеты показывают, что у диплоидов частота появления нередуцированных гамет сравнительно высока — около 0.6% [32]. У дикорастущих Brassicaceae 96% растений разных видов продуцировали нередуцированные гаметы. Обычно частота их менее 1%, однако примерно у 7% индивидуумов доля нередуцированных гамет была более 5% [33]. У межвидовых гибридов эта величина возрастает в среднем до 27.5% [32].

Попробуем оценить, как часто встречаются полиплоиды в природе? Кариологи Мюнцинг [34] и Дарлингтон [35] полагали, что около половины цветковых растений — полиплоиды. Грант [36] считал полиплоидами все растения, в кариотипе которых $2n = 28$ и более. Такой расчет дал 47% полиплоидов. Позднее Голдблатт [37] предложил считать полиплоидами все растения, в кариотипах которых более 18 хромосом — таких около 70%. Очевидно, что эти оценки частоты встречаемости полиплоидов среди растений основывались на предположениях, справедливость которых трудно обосновать. Разумный критерий предложили Вуд и соавт. [38] — они подсчитывали долю полиплоидных видов только в тех родах, где наблюдаются полиплоидные ряды и вид с наименьшим числом хромосом можно считать диплоидом. Такой расчет показал, что 15% видов цветковых растений полиплоиды. У папоротников доля полиплоидов выше и достигает 31%. В родах покрытосеменных, основное число хромосом у которых было низким ($x = 2-7$), доля полиплоидных видов возрастала до 50%.

УМОЗРИТЕЛЬНЫЕ ГИПОТЕЗЫ О РОЛИ ПОЛИПЛОИДОВ В ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Широкое распространение полиплоидов, особенно среди растений, обитающих в экстремальных условиях и на краю ареалов, может означать, что именно с полиплоидами связана прогрессивная эволюция растений и освоение новых экологических ниш [37–40]. Популярности такого мнения способствует ряд обстоятельств. Прежде всего в соответствии с синтетической теорией эволюции, репродуктивная изоляция является непременным условием дивергенции геномов, а полиплоиды, как раз, часто репродуктивно изолированы от родителей [41]. У полиплоидов гибридного происхождения (аллополиплоидов) разнообразие аллелей теоретически должно быть выше, чем у каждой из родительских форм, а значит, больше

материала для отбора [42]. Для аллополиплоидных гибридов характерен гетерозис [43]. Наконец, наличие нескольких аллелей одного гена в геноме у аллополиплоидов создает условия для дивергенции генов и приобретения ими новых функций, что существенно, если мы говорим о прогрессивной эволюции [12, 44].

С другой стороны, большое число полиплоидов в природе совсем не значит, что они играют выдающуюся роль в эволюции растений. Вполне возможно, что их много потому, что они легко возникают при межвидовой гибридизации, но не дают ничего принципиально нового, являясь терминальными ветвями, этакими “*evolutionary dead-ends*” на филогенетическом древе [45]. Это мнение подтверждают характеристики синтетических алло- и автополиплоидов, полученных в эксперименте, — в большинстве случаев они не отличаются принципиально от своих диплоидных предков и не имеют перед ними преимуществ [12]. Наличие нескольких копий генов в одном геноме должно вести к тому, что мутации в геномах полиплоидов будут “забуферены” и не будут проверены отбором — поэтому у полиплоидов должен быть ограниченный эволюционный потенциал. Особенно неперспективными в плане эволюционного успеха кажутся автополиплоиды, так как у них серьезные проблемы с правильным расхождением хромосом в мейозе I из-за высокого числа мультивалентов [46].

ПОЛНОГЕНОМНЫЕ ДУПЛИКАЦИИ (WGD) В ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ПОЛНОГЕНОМНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ

Результаты секвенирования геномов представителей всех основных ветвей цветковых растений дали ответ на вопрос о роли, которую сыграли полногеномные дубликации геномов в прогрессивной эволюции цветковых растений. Оказалось, что все цветковые растения прошли через один или несколько раундов полиплоидизации (полногеномной дубликации) генома [47, 48]. Время, когда имели место многие из зарегистрированных актов WGD в разных филогенетических ветвях растений, примерно соответствует границе мелового периода и палеогена и границам других геологических эпох. Заманчиво думать, что именно WGD была тем фактором, который дал им больше шансов выжить в изменившихся экологических условиях [48].

На важное обстоятельство обратили внимание Шранц и соавт. [49]. Они показали, и дальнейшие расчеты [50–52] подтвердили их умозаключение, что период, когда в филогенетических ветвях происходили WGD, как правило, отстоит от этапа сальтационного видообразования (диверсификации) на несколько десятков миллионов лет.

СОСТОЯНИЕ “ГЕНОМНОГО ШОКА” У ГИБРИДОВ И НЕОПОЛИПЛОИДОВ: ГЕНОМНЫЕ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВАРИАЦИИ

Рассмотрим генетические процессы, которые сопровождают случаи межвидовой гибридизации и полногеномной дубликации (полиплоидизации) геномов растений, и процессы, которые предшествуют и/или способствуют видообразованию у растений. Прежде всего отметим, что в интерфазных ядрах гибридов родительские геномы занимают разное положение в ядре. Это показано для полученных в экспериментах гибридов злаков *Hordeum chilense* × *Secale africanum*, *Hordeum vulgare* × *Secale africanum*, *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* [53, 54], для аллополиплоидного генома *Zingiber pisidica* [55, 56], для гибридов *Brassica carinata* × *Orychophragmus violaceus* и *Brassica rapa* × *Isatis indigotica* [57, 58]. Когда один из субгеномов аллополиплоида гетерохроматинизирован, его хромосомы большей частью связаны с ламинной [59], но в интерфазе у злака *Z. pisidica* каждый из его 2-хромосомных субгеномов занимает половину ядра, свое полушарие, и следов гетерохроматинизации одного из субгеномов не видно [55, 56]. Клеточные механизмы такого разделения субгеномных территорий неизвестны.

Появление гибридного кариотипа часто сопровождается проблемами с расхождением хромосом в митозе и мейозе и постепенной элиминацией хромосом одного из родителей, вплоть до того, что потомству может достаться только гаплоидный набор хромосом [59, 60]. Этот феномен впервые описали Клаусен и Манн [61], изучавшие кариотипы гибрида *Nicotiana tabacum* × *N. glauca*, и позднее Каша и Као [62], исследовавшие гибриды *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum*. Особенно часто потеря хромосом одного из родителей наблюдалась у межродовых гибридов, таких как *Triticum* × *Agropyron* [58–60], *Triticum* × *Secale* [63, 64], *Brassica* × *Orychophragmus* [65]. Чаще теряются хромосомы отцовского генома. Поскольку потеря хромосом происходит постепенно и в разных делениях соматических клеток может быть утрачена та или иная хромосома, в гибридном растении разные клоны клеток могут иметь разные наборы хромосом. Иногда потеря хромосом тканеспецифична. Так, у гибридов F₁ *Hordeum marinum* × *H. vulgare* св. Tuleen 346 в эндосперме элиминируются хромосомы *H. vulgare*, а в эмбриональных тканях постепенно теряются хромосомы *H. marinum* [66].

Анеуплоиды, даже у высокополиплоидных растений, часто уступают по жизнеспособности полиплоидам со сбалансированными кариотипами. Важнейшим селектирующим фактором при этом является необходимость сохранения “правильной” дозы генов [67, 68], а несбалансированная утрата только одной из гомеологичных хро-

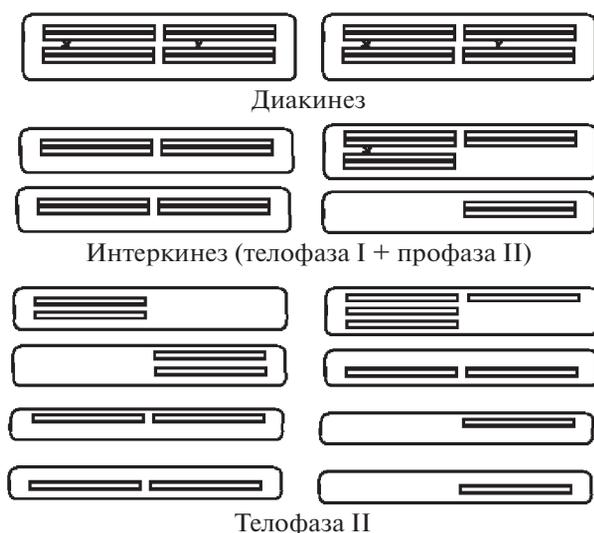


Рис. 1. Неправильное расхождение хромосом и хроматид в анафазе I и анафазе II аллополиплоида может вести к криптической анеуплоидии, полиплоидизации и гаплоидизации кариотипа. Вверху – тетраплоид, $2n = 4$, $x = 1$ в диакинезе. Гомологи объединены в пары хиазмами. В середине – интеркинез – слева после корректного расхождения гомологов, справа одна пара гомологов разошлась неправильно. Внизу хромосомный состав клеток в телофазе II. Слева две верхних клетки – криптическая анеуплоидия, две нижних – “правильный” набор хромосом. Справа сверху вниз: криптическая анеуплоидия в ядре с удвоенным набором хромосом; ниже – “норма”, ниже две клетки с гаплоидным набором хромосом.

мосом должна вести к нарушениям дозы генов по многим сотням и тысячам генов одновременно – например, у пшеницы *Triticum aestivum* ($2n = 42$) в среднем на одну хромосому приходится примерно 4.5 тыс. генов [69]. Одним из способов борьбы за сохранение “правильной” дозы генов является феномен “компенсированной” или “криптической” анеуплоидии – замещение утраченной хромосомы/пары хромосом из субгенома одного из родителей дополнительной хромосомой/дополнительной парой гомеологичных хромосом другого субгенома [24, 70, 71]. Механизм этого явления неизвестен. Мы полагаем, что здесь должна работать модель “два минуса = плюс” (рис. 1). Суть ее в том, что неправильное расхождение одной из пар гомологичных хромосом в мейозе I или нерасхождение сестринских хроматид одной из хромосом в мейозе II может быть компенсировано неправильным расхождением хромосом или хроматид гомеолога в том же мейозе. Дальше, вероятно, вступает в действие стабилизирующий отбор на стадии микро- или макроспор – гаметы с несбалансированными хромосомными наборами могут быть менее успешны в оплодотворении, чем криптически анеуплоидные гаметы.

По нашему мнению, эта модель подтверждается известным, но далеко не тривиальным фактом. Мейоз у растений нередко протекает с разного рода отклонениями: низкая частота хиазм и преждевременное расхождение или, наоборот, нерасхождение сестринских хроматид в мейозе II приводит к нарушению регулярной сегрегации, к полисомиям и анеуплоидиям, к тому, что некоторые хромосомы или хроматиды попадают в микроядра и элиминируются. Эта нерегулярность поведения хромосом в мейозе наблюдается и в инбредных линиях и особенно часто у гибридов и аллополиплоидов (обзор многих подобных случаев см.: [72]). Например, распространенный от Юкона до Калифорнии мятлик *Poa juncifolia* (= *P. ampla*), в 90–95% случаев размножающийся апомиктически, при апомиктическом размножении имеет относительно стабильный кариотип с $2n = 63$, но 5–9% образцов этого вида – прошедшее через мейоз половое поколение – получает разнообразное, не очень сбалансированные кариотипы с $2n = 56, 60–63, 66, 70, 82–84, 90–93, 98–102, 126, 147$ и заметно уступает апомиктическому поколению по жизнестойкости [73].

Естественным следствием нестабильного расхождения хромосом является то, что даже у диплоидных растений, например у “хороших” видов *Clematis* с $2n = 16$, выполненных семян завязывается только 28–80%; у межвидовых гибридов в разных комбинациях, конечно же, еще меньше – 1–13% [74].

Проблемы с сегрегацией хромосом в митозе и мейозе у гибридов связаны с тем, что в ходе дивергенции видов у растений очень быстро изменяются как последовательности центромерной ДНК, так и те домены центромерных белков CENH3 и CENP-C, которые с этой ДНК взаимодействуют [60, 75, 76]. Предполагается, что быстрая эволюция центромерной ДНК и взаимодействующих с ДНК доменов центромерных белков – явления связанные. По-видимому, комплементарная комбинация видоспецифичной центромерной ДНК и видоспецифичных белков центромеры способствует быстрому расхождению хромосом в мейозе, в результате чего лучшие по качеству центромеры с большей вероятностью попадают в клетки макроспоры и передаются потомству [75]. С другой стороны, такие кинетохоры, в которых центромерные ДНК и цен-протеины не очень подходят друг другу, будут недостаточно хорошо работать или кинетохоры не будут формироваться вообще [60], как это происходит у межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* [76] или у гибридов, полученных от скрещивания злаков, дивергировавших 50–60 млн лет назад, таких как *Triticum* × *Pennisetum* [59] или *Avena* × *Pennisetum* [77].

Для того чтобы гомологичные хромосомы правильно расходились в мейозе I, необходимо, что-

бы в профазе произошло спаривание гомологов, попарное расположение которых будет сохраняться вплоть до анафазы I. Связаны гомологи друг с другом в большинстве случаев в местах хиазм, которые в свою очередь сохраняются до анафазы благодаря тому, что сестринские хроматиды в каждом гомологе сохраняют связь друг с другом благодаря когезинам. Когда начинается расхождение гомологов в анафазе I, гомологи могут разойтись только если когезия между сестринскими хроматидами терминально от хиазм будет снята, что делается при участии фермента сепаразы, но при этом в центромерном районе каждой хромосомы связь между хроматидами должна сохраняться до анафазы II [78]. Последнее необходимо для формирования двунаправленного веретена и правильного расхождения хроматид во 2-м делении мейоза и обеспечивается особым белком шугошином [25, 79].

Проблема в том, что в полиплоидных геномах в мейозе могут синаптировать не только гомологи, но и гомеологи, в результате появляются мультиваленты. Несколько кроссинговеров, произошедших в мультиваленте, в которых обмены прошли между гомологами и гомеологами, различающимися инверсиями, могут привести к появлению ацентрических и полицентрических хромосом, неспособных к правильному расхождению. Как следствие, появляются продукты мейоза с несбалансированными наборами хромосом. Показано, что у ресинтезированных неополплоидов частота появления мультивалентов и нарушений в расхождении хромосом, частота появления невыполненной пыльцы заметно выше, чем у стабилизированных эуполплоидов [80–83]. Один из способов стабилизировать полиплоидный кариотип заключается в подавлении спаривания гомеологов. Действие это контролируется многими генами (pairing control genes, PCGs), из которых лучше всего исследован доминантный локус *Ph1* (Pairing homoeologous 1) у пшениц [84]. Локус этот представляет из себя кластер генов, кодирующих циклин-зависимые киназы, гомологичные кластеру *Cdk2* млекопитающих, влияющему на конденсацию хромосом, конъюгацию гомологов и рекомбинацию [25, 85, 86]. Делеция *Ph1* локуса у пшениц ведет к синапсису и рекомбинации гомеологов. Напротив, введение в геном дополнительных копий этого локуса снижает частоту спаривания гомеологов, но иногда избыточные копии могут дать и обратный эффект [86]. Высокую частоту мультивалентов и обменов участками гомеологичных хромосом в мейозе I у аллогексаплоидного вида *Avena sativa* объясняют тем, что геном *Avena* потерял локус *Ph1* [87].

Ph1 не единственный локус, влияющий на частоту гомеологического спаривания у пшеницы, идентифицированы локус *Ph2* и другие локусы, картированные на хромосомах 5AL, 5DL, 5AS,

3DS, 3AS, 3AL, 3BL, 3DL, но они слабо изучены и их отсутствие не компенсирует потерю локуса *Ph1* [86, 88].

Частоту появления гамет с несбалансированными хромосомными наборами можно снизить за счет увеличения интерференции — в этом случае в мультивалентах будет происходить по одному кроссинговеру [83]. Снижение частоты рекомбинации у полиплоидов в сравнении с их диплоидными предками наблюдается часто [83, 85].

Не только кариотипы, но и геномы неополплоидов крайне нестабильны. Неополплоиды и “старые” аллополиплоиды постепенно теряют часть дублированных генов. Например, геном бананов *Musa acuminata* ($2n = 22$) 75–100 млн лет назад прошел через три раунда аллополиплоидизации и состоит сейчас из 36542 протеин-кодирующих генов. Большинство из них (65.4%) представлены в геноме лишь одной копией, и только 10% сохранили все 4 копии предковых геномов [68]. Аллополиплоидный геном пшеницы *T. aestivum* утратил 10–16 тыс. генов, ранее бывших в геномах ее диплоидных предков [69]. Сравнение аллополиплоидных геномов однодольных, розид и астерид показало, что во всех филогенетических ветвях растений пути к локальной диплоидизации генома одинаковы: гены, вовлеченные в процессы регуляции (“response to stimulus”), имеют тенденцию сохраняться в большом числе копий, а гены, продукты которых участвуют в метаболических и каталитических процессах, быстро теряют паралоги и “диплоидизируются” [68, 69, 89, 90]. Прежде всего “диплоидизируются” те протеин-кодирующие гены, продукты которых работают как гомодимеры (гомополимеры). Гены, продукты которых работают в составе гетерополимеров, чаще сохраняются в виде паралогов [89, 90].

По мере существования аллополиплоида “диплоидизируются” также и гены, транскрибируемые РНК-полимеразами I и III, — гены 18S-5.8S-26S рРНК и 5S рРНК [15, 16, 55, 70, 71, 91–94] и, вероятно, snoRNA-гены [91]. У *Zingiber pisidica*, аллополиплоида, возникшего в результате гибридизации *Z. biebersteiniana* и *Colpodium* sp., утрачены гены 35S рРНК *Z. biebersteiniana* и осталось только минорное число генов 5S рРНК этого вида [55]. У всех полиплоидных видов *Avena*, как гексаплоидов, так и тетраплоидов с геномной конституцией ABC и AC, сохранилось только 1.4–2% генов C-субгенома, причем все они несут множественные мутации, как замены, так и делеции, и, по-видимому, уже не работают в аллополиплоидном геноме [92, 93]. В геноме аллотетраплоидного вида *Iris versicolor* все гены 18–26S рРНК произошли от вида *I. virginica*, локусы второго предка — *I. setosa* не обнаружены. При этом у аллополиплоида сохранились оба локуса генов 5S рРНК *I. virginica*, но лишь один из двух локусов 5S рРНК *I. setosa* [94].

Отметим, что быстрая потеря генов рРНК одного из предков аллополиплоидного генома происходит не всегда. Ее нет или она идет медленно, например, у аллополиплоидных пионов [95, 96].

Механизмы потери генов полиплоидами ясны только в самых общих чертах [97]. Можно думать, что потери генов происходят благодаря проходящим в мейозе рекомбинациям по прямым повторам, лежащим на флангах генов. Возможно, в “вырезании” гена могут активно участвовать ДНК-транспозоны, обладающие необходимым инструментарием для такой операции [98]. Неравный кроссинговер можно рассматривать как механизм потери генов только в сочетании с гипотезой, что продукт неравного кроссинговера, хромосома, потерявшая ген, имеет большие шансы участвовать в оплодотворении, чем ее гомолог, увеличившийся после неравного обмена.

Более привлекательным нам кажется предположение, что “депаралогизация” генома полиплоида происходит благодаря механизмам, подобным работающим в геноме нематод, где при дифференцировке соматических клеток регулярно вырезается из генома 1–2 тысячи протеин-кодирующих генов [99]. Это могла бы быть система, напоминающая CRISP [100], основанная на некодирующих РНК типа miRNA, siRNA или piRNA, система, направленная на маркирование и вырезание неработающих копий протеин-кодирующих генов и в некоторых случаях – на вырезание транспозонов. Низкий уровень транскрипции одного из паралогов, его полная или частичная гетерохроматинизация были бы признаками, которые служили сигналами для эксцизии паралога CRISP-подобной системой – ранее было показано, что из генома аллополиплоида чаще всего теряются гены того субгенома, который менее активно транскрибируется [94, 101, 102].

Кроме эксцизии, при пошаговой диплоидизации генома полиплоида, первоначально гены могут теряться в функциональном смысле, сначала прекращая транскрипцию вследствие эпигенетических изменений или мутаций [97] и лишь затем вырезаясь и выбрасываясь.

В ряде случаев в геномах первых поколений гибридов наблюдается экспансия транспозонов, у гибридов из родов *Nicotiana* и *Helianthus*, по-видимому, сопровождающаяся мутациями в протеин-кодирующих генах и транспозициями [103, 104]. Однако происходит это не всегда. Так, у ресинтезированных *T. aestivum* [105] и *Brassica napus* [106], у неополплоида *Spartina anglica* [107] экспансии транспозонов не произошло. В других случаях у гибрида активируются только некоторые транспозоны, например, *gypsy*-транспозон у *Aegilops*, в то время как транспозоны других семейств остаются иммобилизованными [108].

В стабилизированных геномах действуют механизмы защиты от экспансии транспозонов: инактивация своих “доместицированных” транспозонов в соматических клетках происходит путем метилирования их ДНК и подавления их транскрипции при участии белка ARGONAUTE4 и РНК-полимеразы V и считываемых с транспозонов 24-нуклеотидных молекул siRNA – процесс называется RNA-directed DNA methylation (RdDM) [109, 110]. siRNA из соматических клеток материнского растения поступает затем в эмбрион и в эндосперм, обеспечивая их нормальное развитие [111]. В инактивации транспозонов задействован и механизм триметилирования H3K27 посредством POLYCOMB REPRESSIVE COMPLEX 2 (PRC2) [112]. Отцовское растение также принимает участие в инактивации транспозонов. В этом случае сначала в ядре соматической клетки пыльцевой трубки активируется транскрипция “доместицированных” транспозонов, их транскрипты деградируют с образованием 21-нуклеотидной siRNA, которая поступает в спермии генеративной клетки и затем в эмбрион и эндосперм, инактивируя там транспозоны и обеспечивая нормальное развитие [110, 113, 114]. По-видимому, экспансия транспозонов у гибридов связана с проблемами в идентификации чужеродных транспозонов как материала, который должен быть инактивирован и уничтожен – прежде чем РНК-копия чужеродного транспозона будет разрезана, ее надо распознать и “запятнать” специальными микроРНК, что, вероятно, сделать удастся не всегда.

Объединение в одном ядре двух разнородных геномов, как правило, но не всегда, приводит к неаддитивному изменению транскрипции геномов “родителей” [115]. Классическим примером подавления транскрипции генов одного из “родителей” и сохранения уровня транскрипции генов другого предка является открытое М.С. Навашиным явление ядрышкового доминирования у гибридов [116]. Этот феномен, как мы сейчас знаем, лишь иногда связан с инактивацией рРНК [117], но чаще происходит потеря рРНК одного из родителей [55, 93, 118].

У аллополиплоидных гибридов *Arabidopsis* около 5% генов (около 1300 генов) изменяют уровень экспрессии, причем в большинстве случаев это изменение связано с репрессией генов одного из родителей. Чаще репрессируются гены, полученные гибридом от *A. thaliana*, вида, морфологические признаки которого подавлены у гибрида [119]. Причины неаддитивности транскрипции субгеномов у аллополиплоидов неясны. Скорее всего дело в неравном родстве субгеномов с цис- и транс-факторами, регулируемыми транскрипцию, активаторами и сайленсерами транскрипции [120]. Как полагают, одним из факторов, определяющим, какие гены будут транскрибироваться у гибрида, а какие не будут, может быть насыщен-

ность субгенома транспозонами. Транспозоны, как правило, метилированы, их транскрипция и, в какой-то степени, транскрипция соседних генов подавлена – возможно, в этом причина неравной и неаддитивной транскрипции субгеномов у полиплоида [120, 121].

Разнообразие транскрипта неополплоида в сравнении с родителями возрастает благодаря альтернативному сплайсингу [122, 123]. Так, у ресинтезированных *Brassica napus*, в сравнении с родительскими генами, после гибридизации и полиплоидизации изменялся сплайсинг 26–30% генов [123]. Действительно, благодаря альтернативному сплайсингу два исходно одинаковых гена могут продуцировать зрелую транслируемую РНК с разной комбинацией экзонов. В пределе, это могут быть две совершенно разные молекулы иРНК, с взаимоисключающим набором экзонов. Новые возможности для появления генов с новыми функциями создает сохранение в одном из вариантов транскриптов каких-то ранее не транслируемых интронов. Наконец, разные функции могут быть связаны просто с разными сайтами полиаденилирования. Фиксация двух разных паттернов сплайсинга в дублированных копиях генов в двух гомеологах полиплоида – путь к разделению функций этих генов в ближайшем будущем.

Изменения транскрипта у межвидовых гибридов не обязательно коррелируют с изменениями протеома. Исследование протеомов аллополиплоидов *Arabidopsis*, *Triticum*, *Gossypium*, *Tragopogon* показало, что протеомы в целом более стабильны, чем транскриптомы, характеристики их в основном аддитивно отражают протеомы “родительских” видов (обзор: [124]). Однако некоторые интересные и, может быть, важные отличия в представленности отдельных протеинов в протеоме гибридов тем не менее показаны. Так, геном хлопка *Gossypium hirsutum* состоит из А- и D-субгеномов, но экспрессируются они с разной эффективностью. В протеоме аллополиплоида доминируют протеины D-субгенома, протеины А-субгенома представлены в меньшей степени [125]. В некоторых случаях аллополиплоид продуцирует протеины, которые отсутствуют в протеоме его диплоидных предков [126, 127], механизмы этого явления вероятно связаны с новыми вариантами посттранскрипционной модификации протеинов у гибридов [127]. Объединение в одной клетке гомеологичных неаддитивно транскрибируемых геномов или неаддитивно транслируемых транскриптомов может создавать на основе гибридогенных протеомов новые регуляторные сети, адекватные новому состоянию организма и среды его обитания [125, 128].

Сравнение протеомов аллополиплоидов и автополиплоидов дает ожидаемый результат – протео-

мы автополиплоидов всегда меньше отличаются от протеомов диплоидных предков [127, 128].

Из общих соображений ясно, что изменения протеома и разная представленность субгеномов в протеоме аллополиплоидов может сказываться на метаболоме гибридогенного вида. Исследования в этом направлении имеют значение прежде всего потому, что метаболомные профили полиплоидов и их диплоидных предков могут быть индикаторами устойчивости природных рас и культурных растений к биотическим и абиотическим стрессам [129, 130], а также инструментом при поиске продуцентов биологически активных веществ [131]. Действительно показано, что, например, аллотетраплоидные растения *Artemisia annua* продуцируют больше терпеноидов и сапонинов на единицу веса, чем диплоидные представители рода [132]. *Centaureum pannonicum*, аллополиплоидный гибрид двух тетраплоидных видов *C. erythraea* и *C. littorale*, имеет очевидные неаддитивные количественные изменения метаболомного профиля в сравнении с родительскими видами [133]. Сравнительное исследование метаболомных профилей комплекса видов *Brachypodium distachyon*, *B. stacei* и *B. hybridum*, из которых первые два являются диплоидными предками третьего, показало видоспецифичную картину метаболомных профилей, в частности, содержание цитруллина, играющего важную роль в транспорте азота и являющегося важным биохимическим индикатором устойчивости растения к засолению и засухе, было значительно выше у аллополиплоида [134].

Автоплоидия в меньшей степени, но также может влиять на метаболитный профиль полиплоида. Так, тетраплоидные автополиплоиды *Catharanthus roseus* продуцировали больше винбластина, чем его диплоидные предки [135]. Мишра с соавт. [136] сообщили, что автополиплоидные растения снотворного мака *Papaver somniferum* отличаются значительно большим содержанием морфина в сравнении с диплоидными.

СТАБИЛИЗИРОВАННЫЙ ГЕНОМ ЭУПОЛИПЛОИДА И ПОСТЕПЕННАЯ ДИПЛОИДИЗАЦИЯ КАРИОТИПА

Первый шаг к диплоидизации полиплоидного генома реализуется за счет pairing control genes. Поколение за поколением подавление спаривания гомеологов в мейозе, постепенная утрата части генов и части хромосом одного из субгеномов неополплоида стабилизирует геном гибрида. На этой стадии кариотип аллополиплоида выглядит как кариотип типичного полиплоида, у которого можно более или менее надежно идентифицировать гомологичные и гомеологичные хромосомы. Мы называем такие кариотипы эуполиплоидами [40, 137, 138].

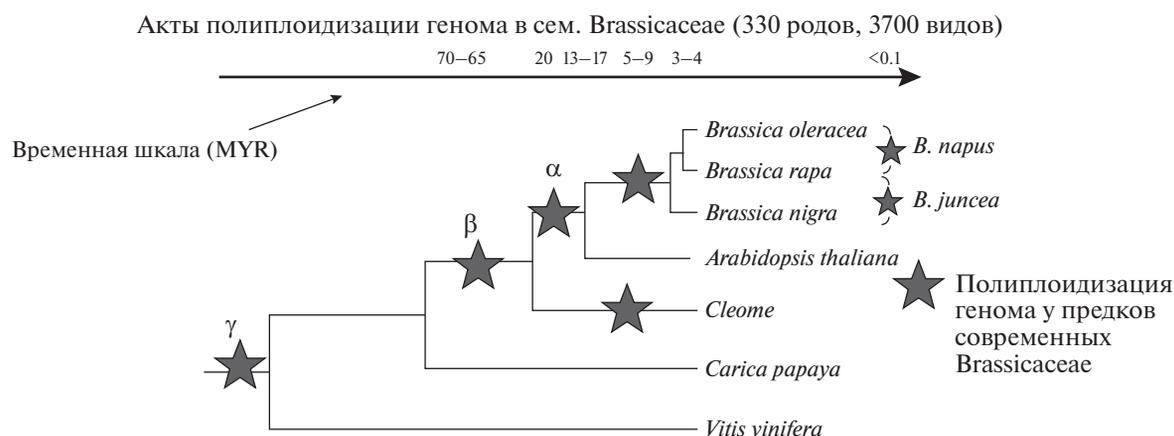


Рис. 2. Акты полиплоидизации генома у Brassicaceae (по Jenczewski et al. [162], модифицировано).

У эуполиплоидов разные судьбы. Некоторые из них могут участвовать в следующих актах отдаленных скрещиваний, сопровождающихся полногеномной дупликацией второго и следующих порядков, как это произошло, например, при формировании генома *T. aestivum* ($2n = 42$, $x = 7$) или происходило и происходит с геномами видов рода *Brassica* (рис. 2, 3).

Но у эуполиплоида возможна и иная судьба. Со временем некоторые хромосомы эуполиплоида вовлекаются в хромосомные перестройки. По-

степенно, или сальтационно, за счет транслокаций, делеций и инверсий кариотип перестраивается, идет редукция числа хромосом. При этом в геноме можно выделить горячие точки хромосомных перестроек в центромерных и субтеломерных районах и такие районы, где группы сцепления (геномные блоки) относительно константны. Транслокации не обязательно реципрокны — у полиплоидных видов *Avena* фрагменты С-субгенома транслоцируются на хромосомы А- и D-субгеномов, но не наоборот [87]. Часто транслоцируется целое плечо хромосомы, происходит встраивание целых хромосом в центромерные районы других хромосом [139, 140].

Постепенная диплоидизация генома эуполиплоида за счет транслокаций превращает его в кариотип, с кариологической (цитологической) точки зрения не отличимый от диплоидного, с некоторым, характерным для рода, относительно низким базисным основным числом хромосом. Смотря на такой кариотип, например, на типичный для злаков кариотип *Avena longiglumis* с $2n = 14$, $x = 7$ [87] или кариотипы *Zingiber biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* с $2n = 4$, $x = 2$ [55, 56, 141], трудно себе представить, что геномы всех этих видов прошли через 4–5 событий полногеномных дупликаций. Полиплоидная природа таких кариотипов может быть выявлена только в сравнительных геномных исследованиях. Такие геномы и такие кариотипы называют палеополиплоидными. Достигшие уровня эуполиплоида или уровня палеополиплоида группы родства вновь вступают в гибридизацию, и цикл повторяется вновь: межвидовая гибридизация — геномный шок — постепенная стабилизация кариотипа и генома — вторичная диплоидизация — межвидовая гибридизация [12, 138].

По всей видимости, всплеск изменчивости в период геномного шока является тем этапом, на котором, волею случая, возникают новые состоя-

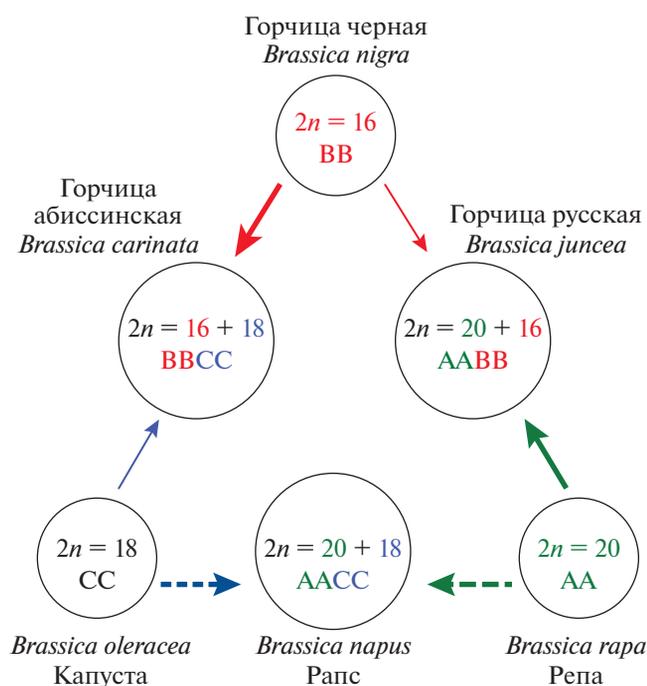


Рис. 3. Межвидовая гибридизация, сопровождаемая полиплоидизацией и появлением новых видов в роде *Brassica*.

ния генома и кариотипа. Произошедшие преобразования определяют, обречены ли носители именно этих геномов в складывающихся экологических условиях на судьбу эволюционно-стазисной филогенетической ветви, или среди их потомков пойдут активные процессы адаптивной радиации и таксонообразования. Можно допустить, по крайней мере в части случаев, что именно цитологическая вторичная диплоидизация генома и кариотипа является пусковым механизмом видообразования [142], с некоторой вероятностью связанного с достижением принципиально нового состояния фенотипа (специфического комплекса морфологических и физиологических признаков, характерных, скажем, для семейства). В другом случае хромосомные расы, более или менее высокие полиплоиды, будут давать новые формы, заслуживающие статуса новых видов, подвидов или вариаций, но в течение десятков миллионов лет сохраняющих фенотипы без очевидных признаков эволюции, называемой прогрессивной, с покорностью неся не всегда справедливое именование “evolutionary dead-ends” [45].

АЛЛОПОЛИПЛОИДИЗАЦИЯ ГЕНОМОВ И ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КУЛЬТИВАРОВ

На полях и пашнях, в садах и на нарушенных землях вокруг селений земледельцев в результате их жизнедеятельности росли растения разных видов, ранее географически изолированные друг от друга, что создавало условия для спонтанной и, в других случаях, для преднамеренной гибридизации. Благодаря описанным выше явлениям, сопровождающим состояние “геномного шока”, акты внутривидовой и межвидовой, более или менее отдаленной гибридизации, давали обширный материал для последующей целенаправленной или непреднамеренной селекции [143, 144]. Засоренные сопутствующими видами поля пионеров земледелия создавали условия для процесса “преддоместикации” [144], непреднамеренного отбора у первично сорных растений признаков и свойств (типа потери ломкости колоса у сорно-полевой ржи), сделавших их экономически значимыми растениями. Особое внимание на это в свое время обратил Н.И. Вавилов [145].

Надо отметить также начавшуюся в Европе с XIV в. и развернувшуюся в XVI в. тенденцию создавать ботанические сады, сначала с целью практической, как аптекарские огороды, а затем и коллекционной — как место, где совмещены живые диковинки со всей Европы, из новооткрытых земель Юго-Восточной Азии, Нового Света, Австралии [146]. Это создало условия для появления новых форм отдаленных гибридов — спонтанная гибридизация растений в ботанических садах — относительно частое явление, это одна из

актуальных проблем сохранения видового разнообразия *ex situ* [147].

Межвидовые и внутривидовые скрещивания как при целенаправленных попытках создания новых сортов, так и при спонтанной гибридизации инвазионных видов сопровождались состоянием “геномного шока”, непредсказуемыми изменениями генома, эпигенома, транскриптома, протеома, метаболома, фенотипа культиваров и в сравнении с их “дикими” предками, из этого разнообразия вычленились и отбирались носители отдельных элементов того комплекса признаков, который принято называть “синдромом доместикации” [148], среди которых можно выделить высокую фертильность, морфологический полиморфизм, адаптивную пластичность, часто, особенно у огородных культур, аллометрический рост в сравнении с “дикими” предками.

Выше показано, что одним из признаков синдрома “геномного шока”, характерного для первых поколений гибридов, является экспансия транспозонов. Сравнение культурных растений и их дикорастущих родственников определенно показывает, что в истории многих культиваров был этап экспансии транспозонов [149, 150]. Инсерции некоторых из транспозонов влияли на фенотип. Изучение мутаций, приведших к доместикации сельскохозяйственных культур [151], показало, что из 60 проанализированных генов, связанных с признаками синдрома доместикации, 35 несли одонуклеотидные замены в сравнении с “дикими” предками, 23 гена имели индели и у 9 генов мутация была вызвана инсерциями транспозонов. Поскольку, по крайней мере, часть инделей также могла быть следствием вырезания и встраивания транспозонов, более чем в 15% случаев признаки доместикации были следствием экспансии транспозонов. Ярким примером такого случая является инсерция транспозона *Hopscotch* в регуляторную часть гена *teosinte branched1 (tb1)*, произошедшая у предков кукурузы [152].

Инсерция MITE-транспозона в 3'-конец гена *CrabApple Fruit Size (CAFS)* генома яблони, продукт которого, микро-РНК *miRNA172p*, ингибирует трансляцию семейства генов *APETALA2 (AP2)*, что влечет за собой увеличение размера яблока. Транспозон внедрился в геном яблони на Тянь-Шане, где-то на границе современных Казахстана и Китая. Увеличение размера плода сделало яблоню привлекательной сельскохозяйственной культурой, 4–6 тыс. лет назад начавшей распространяться по Евразии по Великому шелковому пути [153].

В ряде случаев коммерческую ценность имеют бессемянные сорта. Инсерция LTR-ретротранспозона *dem1* в 4-й интрон гена *MdPI* (кодирует MADS box-фактор транскрипции) инактивирует этот ген, что наблюдается у бессемянного сорта

яблок Rae Ime, инсерция того же транспозона в 6-й интрон того же гена обнаружена у бессемянных сортов яблок Spencer Seedless и Wellington Bloomless [154].

LTR-транспозон Rider встроился в *sun*-локус хромосомы 7 *Solanum lycopersicum*, контролирующей транспорт ауксина, и принес с собой несколько генов хромосомы 10 — в результате появилась линия томатов с удлинёнными плодами [155].

Тысячи сортов винограда разделяются на две группы — виноград бывает красный и белый. Цвет ягоды определяется наличием или отсутствием антоцианина в шкурке ягоды. Показано, что все исследованные белые сорта винограда, но не красные сорта, имеют инсерцию LTR-ретротранспозона *Gret1 (gypsy)* перед ATG — старт-кодоном (положение –181) гена *YMYBA1*, что блокирует транскрипцию этого гена [156, 157]. В сортах Flame Muscat (окрашенная форма сорта мускат александрийский), Ruby Oguuama (окрашенная форма сорта Italia), нестабильно окрашенные формы муската Brown и Black Frontignac, выращиваемые в Лангедоке, вторично утратили транспозон, от которого остался лишь один LTR, что привело к частичной реверсии окрашивания [157, 158]. Похожее событие, но с обратным результатом, произошло в геноме цветной капусты *Brassica oleracea* var. *botrytis* — здесь инсерция ДНК-транспозона *Harbinger* в регуляторную часть гена *BoMyb2* дает пурпурную окраску растению [159].

Салман-Минков и соавт. [160] показали, что среди одомашненных видов растений полиплоиды встречаются достоверно чаще, чем среди представителей тех же таксонов в природе. Особенно много полиплоидов среди клубневых и корневишных культур, среди тех культур, что выращиваются для получения волокон, среди злаков. Полиплоидизация кариотипов доместивированных растений, вероятно, имела важное значение и поддерживалась искусственным отбором по нескольким причинам, среди которых более крупные размеры полиплоидов в сравнении с их диплоидными предками, а также то, что полиплоидные виды, как правило, репродуктивно изолированы от диплоидных родственников [161].

Резюмируя этот раздел обзора, еще раз подчеркнем, что многие из характеристик синдрома “доместикации” культурных растений, значительно отличающие их от их диких предшественников, по-видимому, проявились в фенотипе как непосредственный или отдаленный результат межвидовой гибридизации и лишь потом были подобраны сознательным или бессознательным отбором.

В заключение отметим, что комплекс разнообразных генетических и эпигенетических событий, сопровождающих межвидовую гибридизацию, может быть основной причиной бросающего-

ся в глаза морфологического и генетического разнообразия культурных растений. Селекция экономически важных видов, на всех этапах своего развития, неотделима от межлинейной, межсортовой, межвидовой гибридизации. Такие межвидовые и внутривидовые скрещивания должны сопровождаться состоянием “геномного шока”, непредсказуемыми изменениями генома, эпигенома, транскриптома, протеома, метаболома, фенотипа культуриваров и адвентивных видов в сравнении с их “дикими” предками, из этого разнообразия постепенно вычленились и отбирались носители отдельных привлекательных элементов того комплекса признаков, который принято называть “синдромом доместикации”.

Авторы благодарны И.Н. Голубовской за ценные советы, данные при чтении рукописи первой версии этой статьи. Часть описанных в работе исследований выполнена с использованием оборудования ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Работа поддержана грантами РФФИ 17-00-00340 КОМФИ (17-00-00336, 17-00-00337, 17-00-00340), 18-04-01040, 18-34-00257.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кёльрейтер И. Предложение культуры нового бабстардного табака с красными цветами и его описание // Кёльрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1940. С. 61–69.
2. Bateson B. William Bateson, F.R.S. Naturalist: His Essays & Addresses, Together with a Short Account of His Life. Cambridge: Univ. Press, 1928. P. 93.
3. Lotsy J.P. Evolution by Means of Hybridization. The Hague: Martinus Nijhoff, 1916. 166 p.
4. Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1927. Т. 17. № 1. С. 221–290.
5. Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд.-во АН СССР, 1963. 135 с.
6. Anderson E. Introgressive Hybridization. N.Y., L.: Hafner Publ. Co., 1969. 109 p.
7. Winge Ø. The chromosomes: their numbers and general importance // Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg. 1917. V. 13. P. 131–275.
8. Rosenberg O. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia* Kungliga // Svenska Vetenskaps-Akademiens Skrifter Naturskyddsarenden Handlingar. 1909. V. 43. P. 1–64.
9. Federley H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde // Z. induktive Abstammungs und Vererbungslehre. 1913. Bd. 9. S. 1–110.
10. Karpechenko G.D. Hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. // J. Genetics. 1924. V. 14. P. 375–396.

11. *De Vries H.* Species and Varieties, their Origin by Mutation. Chicago: Open Court Publ. Co., 1905. 847 p.
12. *Soltis D.E., Visger C.J., Marchant D.B., Soltis P.S.* Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm // *Amer. J. Bot.* 2016. V. 103. P. 1146–1166. doi 10.3732/ajb.1500501
13. *Kihara H., Ono T.* Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten // *Z. wiss. Biologie, Abt. 1927.* Bd. 4. № 3. S. 475–481.
14. *Зеленин А.В., Родионов А.В., Большева Н.Л. и др.* Истоки “генома”: происхождение и эволюция термина // *Молек. биол.* 2016. Т. 50. № 4. С. 611–620.
15. *Bolsheva N.L., Melnikova N.V., Kirov I.V. et al.* Evolution of blue-flowered species of genus *Linum* based on high-throughput sequencing of ribosomal RNA genes // *BMC Evol. Biol.* 2010. V. 17. № 2. P. 253. doi 10.1186/s12862-017-1105-x
16. *Oxelman B., Brysting A.K., Jones G.R. et al.* Phylogenetics of allopolyploids // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2017. V. 48. P. 543–557.
17. *Whitney K.D., Ahern J.R., Campbell L.G. et al.* Patterns of hybridization in plants // *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2010. V. 12. P. 175–182.
18. *Пунина Е.О., Мордак Е.В., Тимухин И.Н., Литвинская С.А.* Конспект нотовидов рода *Raeonia* L. (Raeoniaceae) Кавказа и Крыма // *Новости систематики высших растений.* 2011. Т. 42. С. 120–131.
19. *Yakimowski S.B., Rieseberg L.H.* The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology // *Amer. J. Bot.* 2014. V. 101. P. 1247–1258. doi 10.3732/ajb.14002
20. *Камелин Р.В.* Особенности видообразования у цветковых растений // *Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение* № 1. 2009. С. 141–149.
21. *Мудрик Е.А., Шатохина А.В., Полякова Т.А. и др.* Генетический статус ели на северной границе ареала в европейской части России // *Биологич. ресурсы: изучение, использование, охрана.* Вологда: ВоГУ, 2016. С. 85–88.
22. *Орлова Л.В., Егоров А.А.* К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // *Новости систематики высших растений.* 2011. Т. 42. С. 5–23.
23. *Tamayo-Ordóñez M.C., Espinosa-Barrera L.A., Tamayo-Ordóñez Y.J. et al.* Advances and perspectives in the generation of polyploid plant species // *Euphytica.* 2016. V. 209. P. 1–22.
24. *De Storme N., Mason A.* Plant speciation through chromosome instability and ploidy change: cellular mechanisms, molecular factors and evolutionary relevance // *Curr. Plant Biol.* 2014. V. 1. P. 10–33. doi.org/10.1016/j.cpb.2014.09.002
25. *Симановский С.А., Богданов Ю.Ф.* Генетический контроль мейоза у растений // *Генетика.* 2018. Т. 54. № 4. С. 397–411.
26. *Satina S., Blakeslee A.F.* Cytological effects of a gene in *Datura* which causes dyad formation in sporogenesis // *Botan. Gazette.* 1935. V. 96. P. 521–532. doi.org/10.1086/334498
27. *Golubovskaya I.N., Hamant O., Timofejeva L. et al.* Alleles of *afd1* dissect REC8 functions during meiotic prophase I // *J. Cell Sci.* 2006. V. 119. P. 3306–3315. doi 10.1242/jcs.03054
28. *Chelysheva L., Diallo S., Vezon D. et al.* AtREC8 and AtSCC3 are essential to the monopolar orientation of the kinetochores during meiosis // *J. Cell Sci.* 2005. V. 118. P. 4621–4632.
29. *d’Erfurth I., Cromer L., Jolivet S. et al.* The CYCLIN-A CYCA1;2/TAM is required for the meiosis I to meiosis II transition and cooperates with OSD1 for the prophase to first meiotic division transition // *PLoS Genet.* 2010. V. 6. P. e1000989.
30. *Pawlowski W.P., Wang C.-J.R., Golubovskaya I.N. et al.* Maize AME10TIC1 is essential for multiple early meiotic processes and likely required for the initiation of meiosis // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 3603–3608. doi 10.1073/pnas.0810115106
31. *Andreuzza S., Siddiqi I.* Spindle positioning, meiotic nonreduction, and polyploidy in plants // *PLoS Genet.* 2008. V. 4. P. e1000272. doi 10.1371/journal.pgen.1000272
32. *Ramsey J., Schemske D.W.* Neopolyploidy in flowering plants // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 589–639.
33. *Kreiner J.M., Kron P., Husband B.C.* Frequency and maintenance of unreduced gametes in natural plant populations: associations with reproductive mode, life history and genome size // *New Phytol.* 2017. V. 214. P. 879–889. doi 10.1111/nph.14423
34. *Müntzing A.* The evolutionary significance of autopolyploidy // *Hereditas.* 1936. V. 21. P. 263–378.
35. *Darlington C.D.* Recent Advances in Cytology. Philadelphia: Blakiston, 1937. 671 p.
36. *Grant V.* The Origins of Adaptations. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1963. 606 p.
37. *Goldblatt P.* Polyploidy in angiosperms: monocotyledons // *Polyploidy: Biological Relevance* / Ed. Lewis W.H. N.Y.: Plenum Press, 1980. P. 219–239.
38. *Wood T.E., Takebayashi N., Barker M.S. et al.* The frequency of polyploid speciation in vascular plants // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 13875–13879. doi 10.1073/pnas.0811575106
39. *Пробатова Н.С.* Хромосомные числа в семействе Роасеае и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // *Комаровские чтения. Вып. 55. Владивосток, 2007.* С. 9–103.
40. *Шнеер В.С., Пунина Е.О., Родионов А.В.* Внутривидовые различия в плоидности и их таксономическая интерпретация // *Бот. журн.* 2018. Т. 103. № 5. С. 555–585.
41. *Segraves K.A., Anneberg T.J.* Species interactions and plant polyploidy // *Amer. J. Bot.* 2016. V. 103. P. 1326–1335. doi 10.3732/ajb.1500529
42. *Bansal P., Kaur P., Banga S.K., Banga S.S.* Augmenting genetic diversity in *Brassica juncea* through its resynthesis using purposely selected diploid progenitors // *Int. J. Plant Breed.* 2009. V. 3. P. 41–45.
43. *Fu D., Xiao M., Hayward A. et al.* What is crop heterosis: new insights into an old topic // *J. Appl. Genet.* 2015. V. 56. P. 1–13. doi 10.1007/s13353-014-0231-z
44. *Flagel L.E., Wendel J.F.* Gene duplication and evolutionary novelty in plants // *New Phytol.* 2009. V. 183. P. 557–564. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.02923.x

45. Arrigo N., Barker M.S. Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 140–146. doi 10.1016/j.pbi.2012.03.010
46. Kostoff D. Studies on polyploid plants // *J. Genet.* 1938. V. 37. P. 129–209.
47. Spoelhof J.P., Soltis P.S., Soltis D.E. Pure polyploidy: closing the gaps in autopolyploid research // *J. Syst. Evol.* 2017. V. 55. P. 340–352. doi.org/10.1111/jse.12253
48. Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy // *Nat. Rev. Genet.* 2017. V. 18. P. 411–424. doi 10.1038/nrg.2017.26
49. Schranz M.E., Mohammadin S., Edger P.E. Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD radiation lag-time model // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 147–153. doi 10.1016/j.pbi.2012.03.011
50. Tank D.C., Eastman J.M., Pennell M.W. et al. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications // *New Phytol.* 2015. V. 207. P. 454–467. doi 10.1111/nph.13491
51. Clark J.W., Donoghue P.C. Constraining the timing of whole genome duplication in plant evolutionary history // *Proc. Biol. Sci.* 2017. V. 284. P. 20170912. doi 10.1098/rspb.2017.0912
52. Clark J.J., Dodsworth S., Chase M.W. Time-calibrated phylogenetic trees establish a lag between polyploidisation and diversification in *Nicotiana* (Solanaceae) // *Plant Syst. Evol.* 2017. V. 303. P. 1001–1012. doi.org/10.1007/s00606-017-1416-9
53. Leitch A.R., Schwarzacher T., Mosgöller W. et al. Parental genomes are separated throughout the cell cycle in a plant hybrid // *Chromosoma.* 1991. V. 101. P. 206–213.
54. Schwarzacher T., Heslop-Harrison J.S., Anamthawat-Jónsson K. Parental genome separation in reconstructions of somatic and premeiotic metaphases of *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* // *J. Cell Sci.* 1992. V. 101. P. 13–24.
55. Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingera trichopoda* ($2n = 8$) // *Genome.* 2003. V. 46. P. 156–163.
56. Родионов А.В., Коцѣруба В.В., Ким Е.С. и др. Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // *Цитология.* 2013. Т. 55. № 4. С. 225–229.
57. Tu Y., Sun J., Liu Y. et al. Production and characterization of intertribal somatic hybrids of *Raphanus sativus* and *Brassica rapa* with dye and medicinal plant *Isatis indigotica* // *Plant Cell Rep.* 2008. V. 27. P. 873–883. doi 10.1007/s00299-008-0513-1
58. Ding L., Zhao Z.G., Ge X.H., Li Z.Y. Different timing and spatial separation of parental chromosomes in intergeneric somatic hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus* // *Genet. Mol. Res.* 2014. V. 13. P. 2611–2618. doi 10.4238/2014
59. Gernand D., Rutten T., Varshney A. et al. Uniparental chromosome elimination at mitosis and interphase in wheat and pearl millet crosses involves micronucleus formation, progressive heterochromatinization, and DNA fragmentation // *Plant Cell.* 2005. V. 17. P. 2431–2438.
60. Wang N., Dawe R.K. Centromere size and its relationship to haploid formation in plants // *Mol. Plant.* 2018. V. 11. P. 398–406. doi 10.1016/j.molp.2017.12.009
61. Clausen R.E., Mann M.C. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1924. V. 10. P. 121–124.
62. Kasha K.J., Kao K.N. High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Nature.* 1970. V. 225. P. 874–876.
63. Голубовская И.Н. Цитогенетика отдаленных гибридов пшеницы и перспективы их использования в селекции // *Цитогенетика пшеницы и ее гибридов.* М.: Наука, 1971. С. 243–286.
64. Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов // *Генетика.* 1967. Т. 3. № 1. С. 25–33.
65. Cheng B.F., Séguin-Swartz G., Somers D.J. Cytogenetic and molecular characterization of intergeneric hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus* // *Genome.* 2002. V. 45. P. 110–115.
66. Finch R.A. Tissue-specific elimination of alternative whole parental genomes in one barley hybrid // *Chromosoma.* 1983. V. 88. P. 386–393.
67. Henry I.M., Dilkes B.P., Tyagi A.P. et al. Dosage and parent-of-origin effects shaping aneuploid swarms in *A. thaliana* // *Heredity.* 2009. V. 103. P. 458–468. doi 10.1038/hdy.2009.81
68. D'Hont A., Denoeud F., Aury J.-M. et al. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants // *Nature.* 2012. V. 488. P. 213–217. doi 10.1038/nature11241
69. Brenchley R., Spannagl M., Pfeifer M. et al. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing // *Nature.* 2012. V. 491. P. 705–710. doi 10.1038/nature11650
70. Xiong Z., Gaeta R.T., Pires J.C. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2011. V. 108. P. 7908–7913. doi 10.1073/pnas.1014138108
71. Lipman M.J., Chester M., Soltis P.S., Soltis D.E. Natural hybrids between *Tragopogon mirus* and *T. miscellus* (Asteraceae): a new perspective on karyotypic changes following hybridization at the polyploid level // *Amer. J. Bot.* 2013. V. 100. P. 2016–2022. doi 10.3732/ajb.1300036
72. Pagliarini M.S. Meiotic behavior of economically important plant species: the relationship between fertility and male sterility // *Genet. Mol. Biol.* 2000. V. 23. P. 997–1002.
73. Clausen J. Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas // *Euphytica.* 1961. V. 10. P. 87–94.
74. Шевченко С.В., Зубкова Н.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Clematis* L. (сем. Ranunculaceae Juss.) // *Тр. Никитск. бот. сада.* 2008. Т. 129. С. 6–21.
75. Talbert P.B., Bryson T.D., Henikoff S. Adaptive evolution of centromere proteins in plants and animals // *J. Biol.* 2004. V. 3. P. 18.

76. *Ishii T., Karimi-Ashtiyani R., Houben A.* Haploidization via chromosome elimination: means and mechanisms // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2016. V. 67. P. 421–438. doi 10.1146/annurev-arplant-043014-114714
77. *Sanei M., Pickering R., Kumke K. et al.* Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2011. V. 108. P. 498–505. doi 10.1073/pnas.1103190108
78. *Duro E., Marston A.L.* From equator to pole: splitting chromosomes in mitosis and meiosis // *Genes Dev.* 2015. V. 29. P. 109–122. doi 10.1101/gad.255554.114
79. *Hamant O., Golubovskaya I., Meeley R. et al.* A REC8-dependent plant Shugoshin is required for maintenance of centromeric cohesion during meiosis and has no mitotic functions // *Current Biol.* 2005. V. 15. P. 948–954.
80. *Zhang H., Bian Y., Gou X. et al.* Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2013. V. 110. P. 3447–3452. doi 10.1073/pnas.1300153110
81. *Henry I.M., Dilkes B.P., Tyagi A. et al.* The *BOY NAMED SUE* quantitative trait locus confers increased meiotic stability to an adapted natural allopolyploid of *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2014. V. 26. P. 181–194. doi 10.1105/tpc.113.120626
82. *Hollister J.D.* Polyploidy: adaptation to the genomic environment // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1034–1039.
83. *Lloyd A., Bomblies K.* Meiosis in autopolyploid and allopolyploid *Arabidopsis* // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2016. V. 30. P. 116–122. doi 10.1016/j.pbi.2016.02.004
84. *Riley R., Chapman V., Belfield A. M.* Induced mutation affecting the control of meiotic chromosome pairing in *Triticum aestivum* // *Nature.* 1966. V. 211. P. 368–369.
85. *Griffiths S., Sharp R., Foote T.N. et al.* Molecular characterization of Ph1 as a major chromosome pairing locus in polyploid wheat // *Nature.* 2006. V. 439. P. 749–752.
86. *Grusz A.L., Sigel E.M., Witherup C.* Homoeologous chromosome pairing across the eukaryote phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017. V. 117. P. 83–94. doi 10.1016/j.ympev.2017.05.025
87. *Nikoloudakis N., Katsiotis A.* Comparative molecular and cytogenetic methods can clarify meiotic incongruities in *Avena* allopolyploid hybrids // *Caryologia.* 2015. V. 68. P. 84–91.
88. *Cifuentes M., Grandont L., Moore G. et al.* Genetic regulation of meiosis in polyploid species: new insights into an old question // *New Phytol.* 2010. V. 186. P. 29–36. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.03084.x
89. *Chen E.C., Najar C.F.B.A., Zheng C. et al.* The dynamics of functional classes of plant genes in rediploidized ancient polyploids // *BMC Bioinformatics.* 2013. V. 14. Suppl. 15. P. S19. doi 10.1186/1471-2105-14-S15-S19
90. *Veitia R.A.* Gene duplicates: agents of robustness or fragility? // *Trends Genet.* 2017. V. 33. P. 377–379. doi 10.1016/j.tig.2017.03.006
91. *Scannell D.R., Byrne K.P., Gordon J.L. et al.* Multiple rounds of speciation associated with reciprocal gene loss in polyploid yeasts // *Nature.* 2006. V. 440. P. 341–345.
92. *Тюна Н.Б., Ким Е.С., Лоскутов И.Г., Родионов А.В.* К происхождению полиплоидов в роде *Avena* L.: молекулярно-филогенетическое исследование // *Тр. по прикл. бот., генет. и селек.* 2009. Т. 165. С. 13–20.
93. *Rodionov A.V., Krainova L.M., Kim E.S. et al.* The origin of few polyploid *Avena* species inferred from an ITS polymorphism study // *The 10th International Oat Conference: Innovation for Food and Health “OATS 2016”.* Saint Petersburg, 2016. P. 88–89.
94. *Lim K.Y., Matyasek R., Kovarik A., Leitch A.* Parental origin and genome evolution in the allopolyploid *Iris versicolor* // *Ann. Bot.* 2007. V. 100. P. 219–224. doi 10.1093/aob/mcm116
95. *Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F.* Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1995. V. 92. P. 6813–6817.
96. *Пунина Е.О., Мачс Э.М., Крапивская Е.Е. и др.* Межвидовая гибридизация в роде *Paeonia* (Paeoniaceae): полиморфные сайты в транскрибируемых спейсерах генов 45S рРНК как индикаторы происхождения природных и искусственных гибридов пионов // *Генетика.* 2012. Т. 48. № 7. С. 812–826.
97. *Albalat R., Cañestro C.* Evolution by gene loss // *Nat. Rev. Genet.* 2016. V. 17. P. 379–391. doi 10.1038/nrg.2016.39
98. *Muñoz-López M., García-Pérez J.L.* DNA transposons: nature and applications in genomics // *Curr. Genomics.* 2010. V. 11. P. 115–128. doi 10.2174/138920210790886871
99. *Wang J., Gao S., Mostovoy Y. et al.* Comparative genome analysis of programmed DNA elimination in nematodes // *Genome Res.* 2017. V. 27. P. 2001–2014. doi 10.1101/gr.225730.117
100. *Qiu G.H.* Genome defense against exogenous nucleic acids in eukaryotes by non-coding DNA occurs through CRISPR-like mechanisms in the cytosol and the bodyguard protection in the nucleus // *Mutat. Res. Rev. Mutat. Res.* 2016. V. 767. P. 31–41. doi 10.1016/j.mrrev.2016.01.001
101. *Flagel L.E., Wendel J.F.* Evolutionary rate variation, genomic dominance and duplicate gene expression evolution during allotetraploid *Cotton* speciation // *New Phytol.* 2010. V. 186. P. 184–193. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.03107.x
102. *Schnable J.C., Springer N.M., Freeling M.* Differentiation of the maize subgenomes by genome dominance and both ancient and ongoing gene loss // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2011. V. 108. P. 4069–4074. doi 10.1073/pnas.1101368108
103. *Ungerer M.C., Strakosh S.C., Zhen Y.* Genome expansion in three hybrid sunflower species is associated with retrotransposon proliferation // *Curr. Biol.* 2006. V. 16. P. R872–R873.
104. *Petit M., Guidat C., Daniel J. et al.* Mobilization of retrotransposons in synthetic allotetraploid tobacco //

- New Phytol. 2010. V. 186. P. 135–147. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.03140.x
105. Ben-David S., Yaakov B., Kashkush K. Genome-wide analysis of short interspersed nuclear elements SINES revealed high sequence conservation, gene association and retrotranspositional activity in wheat // Plant J. 2013. V. 76. P. 201–210. doi 10.1111/tpj.12285
 106. Sarilar V., Palacios P.M., Rousselet A. et al. Allopolyploidy has a moderate impact on restructuring at three contrasting transposable element insertion sites in re-synthesized *Brassica napus* allotetraploids // New Phytol. 2013. V. 198. P. 593–604. doi 10.1111/nph.12156
 107. Parisod C., Salmon A., Zerjal T. et al. Rapid structural and epigenetic reorganization near transposable elements in hybrid and allopolyploid genomes in *Spartina* // New Phytol. 2009. V. 184. P. 1003–1015. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.03029.x
 108. Senerchia N., Felber F., North B. et al. Differential introgression and reorganization of retrotransposons in hybrid zones between wild wheats // Mol. Ecol. 2016. V. 25. P. 2518–2528. doi 10.1111/mec.13515
 109. Matzke M.A., Mosher R.A. RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity // Nat. Rev. Genet. 2014. V. 15. P. 394–408. doi 10.1038/nrg3683
 110. Fultz D., Choudury S.G., Slotkin R.K. Silencing of active transposable elements in plants // Curr. Opin. Plant Biol. 2015. V. 27. P. 67–76. doi 10.1016/j.pbi.2015.05.027
 111. Grover J.W., Kendall T., Baten A. et al. Maternal components of RNA-directed DNA methylation are required for seed development in *Brassica rapa* // Plant J. 2018. Mar 23. doi 10.1111/tpj.13910
 112. Gehring M. Genomic imprinting: insights from plants // Annu. Rev. Genet. 2013. V. 47. P. 187–208. doi 10.1146/annurev-genet-110711-155527
 113. Martinez G., Panda K., Köhler C., Slotkin R.K. Silencing in sperm cells is directed by RNA movement from the surrounding nurse cell // Nature Plants. 2016. V. 2. P. 16030. doi 10.1038/nplants.2016.30
 114. Borges F., Parent J.S., van Ex F. et al. Transposon-derived small RNAs triggered by miR845 mediate genome dosage response in *Arabidopsis* // Nat. Genet. 2018. V. 50. P. 186–192. doi 10.1038/s41588-017-0032-5
 115. Yoo M.J., Liu X., Pires J.C. et al. Nonadditive gene expression in polyploids // Annu. Rev. Genet. 2014. V. 48. P. 485–517. doi 10.1146/annurev-genet-120213-092159
 116. Navashin M. Chromosome alterations caused by hybridisation and their bearing upon certain general genetic problems // Cytologia. 1934. V. 5. P. 169–203.
 117. Pikaard C.S. Genomic change and gene silencing in polyploids // Trends Genet. 2001. V. 17. P. 675–677.
 118. Rodionov A.V., Gnutikov A.A., Kotsinyan A.R. et al. ITS1-5.8S rDNA-ITS2 sequence in 35S rRNA genes as a marker for reconstruction of phylogeny of grasses (Poaceae Family) // Biol. Bull. Rev. 2017. V. 7. № 2. P. 85–102.
 119. Wang J., Tian L., Lee H.S. et al. Genome wide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids // Genetics. 2006. V. 172. P. 507–517. doi.org/10.1534/genetics.105.047894
 120. Bottani S., Zabet N.R., Wendel J.F., Veitia R.A. Gene expression dominance in allopolyploids: hypotheses and models // Trends Plant Sci. 2018. Feb 9. P. S1360–1385(18)30014-1. doi 10.1016/j.tplants.2018.01.002
 121. Hollister J.D., Gaut B.S. Epigenetic silencing of transposable elements: a trade-off between reduced transposition and deleterious effects on neighboring gene expression // Genome Res. 2009. V. 19. P. 1419–1428. doi 10.1101/gr.091678.109
 122. Zhang C., Yang H., Yang H. Evolutionary character of alternative splicing in plants // Bioinform. Biol. Insights. 2015. V. 9. (Suppl 1). P. 47–52. doi 10.4137/BBI.S33716
 123. Zhou R., Moshgabadi N., Adams K.L. Extensive changes to alternative splicing patterns following allopolyploidy in natural and re-synthesized polyploids // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2011. V. 108. P. 16122–16127. doi 10.1073/pnas.1109551108
 124. Soltis D.E., Misra B.B., Shan S. et al. Polyploidy and the proteome // Biochim. Biophys. Acta. 2016. V. 1864. P. 896–890. doi 10.1016/j.bbapap.2016.03.010
 125. Hu G., Houston N.L., Pathak D. et al. Genomically biased accumulation of seed storage proteins in allopolyploid cotton // Genetics. 2011. V. 189. P. 1103–1115. doi 10.1534/genetics.111.132407
 126. Islam N., Tsujimoto H., Hirano H. Proteome analysis of diploid, tetraploid and hexaploid wheat: towards understanding genome interaction in protein expression // Proteomics. 2003. V. 3. P. 549–557.
 127. Koh J., Chen S., Zhu N. et al. Comparative proteomics of the recently and recurrently formed natural allopolyploid *Tragopogon mirus* (Asteraceae) and its parents // New Phytol. 2012. V. 196. P. 292–305. doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04251.x
 128. Ng D.W., Zhang C., Miller M. et al. Proteomic divergence in *Arabidopsis* autopolyploids and allopolyploids and their progenitors // Heredity. 2012. V. 108. P. 419–430. doi 10.1038/hdy.2011.92
 129. Onda Y., Hashimoto K., Yoshida T. et al. Determination of growth stages and metabolic profiles in *Brachypodium distachyon* for comparison of developmental context with Triticeae crops // Proc. Biol. Sci. 2015. V. 282(1811). Pii: 20150964. doi 10.1098/rspb.2015.0964
 130. Pasquet J.-C., Chaouch S., Macadre C. et al. Differential gene expression and metabolomic analyses of *Brachypodium distachyon* infected by deoxynivalenol producing and non-producing strains of *Fusarium graminearum* // BMC Genomics. 2014. V. 15. P. 629. doi 10.1186/1471-2164-15-629
 131. Rai A., Saito K., Yamazaki M. Integrated omics analysis of specialized metabolism in medicinal plants // Plant J. 2017. V. 90. P. 764–787. doi 10.1111/tpj.13485
 132. Banyai W., Sangthong R., Karaket N. et al. Overproduction of artemisinin in tetraploid *Artemisia annua* L. // Plant Biotechnol. 2010. V. 27. P. 427–433. doi.org/10.5511/plantbiotechnology.10.0726a
 133. Banjanac T., Dragičević M., Šiler B. et al. Chemodiversity of two closely related tetraploid *Centaurium* species and their hexaploid hybrid: Metabolomic search for high-resolution taxonomic classifiers // Phyto-

- chemistry. 2017. V. 140. P. 27–44. doi 10.1016/j.phytochem.2017.04.005
134. López-Álvarez D., Zubair H., Beckmann M. et al. Diversity and association of phenotypic and metabolomic traits in the close model grasses *Brachypodium distachyon*, *B. stacei* and *B. hybridum* // Ann. Bot. 2016. V. 119. P. 545–561. doi 10.1093/aob/mcw239
 135. Xing S.H., Guo X.B., Wang Q. et al. Induction and flow cytometry identification of tetraploids from seed-derived explants through colchicine treatments in *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. // J. Biomed. Biotechnol. 2011:793198. doi 10.1155/2011/793198
 136. Mishra B.K., Pathak S., Sharma A. et al. Modulated gene expression in newly synthesized autotetraploid of *Papaver somniferum* L. // South African J. Bot. 2010. V. 76. P. 447–452. doi.org/10.1016/j.sajb.2010.02.090
 137. Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С. и др. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1598–1608.
 138. Родионов А.В. Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавилов. журн. генет. и селек. 2013. Т. 17. № 4(2). С. 916–929.
 139. *The International Brachypodium Initiative*. Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon* // Nature. 2010. V. 463. P. 763–768. doi 10.1038/nature08747
 140. Salse J. Deciphering the evolutionary interplay between subgenomes following polyploidy: A paleogenomics approach in grasses // Amer. J. Bot. 2016. V. 103. P. 1167–1174. doi 10.3732/ajb.1500459
 141. Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е. и др. Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingeria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1506–1515.
 142. Dodsworth S., Chase M.W., Leitch A.R. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of angiosperms? // Bot. J. Linn. Soc. 2016. V. 180. № 1. P. 1–5. doi.org/10.1111/boj.12357
 143. Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 7043–7050.
 144. Hughes C.E., Govindarajulu R., Robertson A. et al. Serendipitous backyard hybridization and the origin of crops // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. P. 14389–14394.
 145. Вавилов Н.И. Пять континентов. Л.: Наука, 1987. 213 с.
 146. Любарский Г.Ю. Рождение науки. Аналитическая морфология, классификационная система, научный метод. М.: Языки славянской культуры, 2015. 192 с.
 147. Maunder M., Hughes C., Hawkins J.A., Culham A. Hybridization in *ex situ* plant collections: conservation concerns, liabilities, and opportunities // Ex situ Plant Conservation: Supporting Species Survival in the Wild / Eds Guerrant E.O.J., Havens K., Maunder M. Washington: Island Press, 2004, P. 19–438.
 148. Hammer K. Das domestikationssyndrom // Kulturpflanze. 1984. Bd. 32. S. 11–34.
 149. Negi P., Rai A.N., Suprasanna P. Moving through the stressed genome: emerging regulatory roles for transposons in plant stress response // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 1448. doi 10.3389/fpls.2016.01448
 150. Oliver K.R., McComb J.A., Greene W.K. Transposable elements: powerful contributors to angiosperm evolution and diversity // Genome Biol. Evol. 2013. V. 5. P. 1886–1901. doi 10.1093/gbe/evt141
 151. Meyer R.S., Purugganan M.D. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification // Nat. Rev. Genet. 2013. V. 14. P. 840–852. doi 10.1038/nrg3605
 152. Studer A., Zhao Q., Ross-Ibarra J., Doebley J. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1* // Nat. Genet. 2011. V. 43. P. 1160–1163. doi 10.1038/ng.942
 153. Yao J.-L., Xu J., Cornille A. et al. A microRNA allele that emerged prior to apple domestication may underlie fruit size evolution // Plant J. 2015. V. 84. P. 417–427. doi 10.1111/tpj.13021
 154. Yao J.-L., Dong Y., Morris B.A. Parthenocarpic apple fruit production conferred by transposon insertion mutations in a MADS-box transcription factor // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 1306–1311. doi 10.1073/pnas.98.3.1306
 155. Xiao H., Jiang N., Schaffner E. et al. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit // Science. 2008. V. 319. P. 1527–1530. doi 10.1126/science.1153040
 156. Kobayashi S., Goto-Yamamoto N., Hirochika H. Retrotransposon-induced mutations in grape skin color // Science. 2004. V. 304. P. 982.
 157. Walker A.R., Lee E., Bogs J. et al. White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes // Plant J. 2007. V. 49. P. 772–785.
 158. Kobayashi S., Goto-Yamamoto N., Hirochika H. Association of VvmybA1 gene expression with anthocyanin production in grape (*Vitis vinifera*) skin – color mutants // J. Jpn Soc. Hort. Sci. 2005. V. 74. P. 196–203.
 159. Chiu L.W., Zhou X., Burke S. et al. The purple cauliflower arises from activation of a MYB transcription factor // Plant Physiol. 2010. V. 154. P. 1470–1480. doi 10.1104/pp.110.164160
 160. Salman-Minkov A., Sabath N., Mayrose I. Whole-genome duplication as a key factor in crop domestication // Nature Plant. 2016. V. 2 № 8. P. 16115. 1-. doi 10.1038/nplants.2016.115
 161. Köhler C., Scheid O.M., Erilova A. The impact of the triploid block on the origin and evolution of polyploid plants // Trends Genet. 2010. V. 26. P. 142–148. doi 10.1016/j.tig.2009.12.006
 162. Jenczewski E., Chevre A.M., Alix K. Chromosomal and gene expression in *Brassica* allopolyploids // Polyploids and hybrid genomics / Eds Chen Z.J., Bichler J.A. Ames: Wiley-Blackwell, 2013. P. 171–186.

Genetic Consequences of Interspecific Hybridization, Its Role in Speciation and Phenotypic Diversity of Plants

A. V. Rodionov^{a, b, *}, A. V. Amosova^c, E. A. Belyakov^d, P. M. Zhurbenko^a, Yu. V. Mikhailova^{a, b},
E. O. Punina^a, V. S. Shneer^a, I. G. Loskutov^{b, e}, and O. V. Muravenko^c

^aKomarov Botanical Institute, St. Petersburg, 187376 Russia

^bSt. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

^cEngelhardt Institute of Molecular Biology, Moscow, 119991 Russia

^dPapanin Institute of Biology of Inland Waters, Yaroslavskaya oblast, Borok, 152742 Russia

^eVavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, 190000 Russia

*e-mail: avrodionov@mail.ru

The genetic consequences of interspecies hybridization and its role in speciation and genetic diversity of plants have been reviewed. The combination in one nucleus of two or more different genomes is usually accompanied by the phenomenon of “genomic shock”, which results in a variety of genetic and epigenetic changes. New features allow adaptation in a varying degree to new environmental conditions. As a result, a unique material for the natural selection of plants appears. In isolated populations of plants with diverse destabilized hybrid genomes, with the participation of selection and gene drift, genetic and chromosomal differences will gradually be accumulated, incorporating more and more mechanisms of reproductive isolation that enhance the degree of genetic isolation of the new race, the new Linnaean species. The preservation of the selected new genomic and epigenetic combinations is facilitated by gradual stabilization of the genome at the stage of the eupolyploid and subsequent secondary diploidization of the genome and karyotype. Probably all agricultural crops and varieties of garden plants, many alien and adventive species have interspecific crossings in their history, both purposefully conducted by breeders during artificial selection of modern varieties, and accidentally crossed previously geographically isolated plant species in fields, gardens and disturbed lands around villages. Moreover, the phenotypic and genetic diversity of cultivars arises not only as a result of the combination of various alleles that already existed in the genomes of the parent species, but there is a consequence of the appearance of new genomic and epigenetic variants, direct or remote consequences of “genomic shock” in hybrids of the first generations.

Keywords: evolution, hybrids, cryptic aneuploidy, evolution of genomes and karyotypes, transposons, transcriptome, proteome, metabolome.