

## О РОЛИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Л.А. Першина

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: pershina@bionet.nsc.ru

Рассмотрено развитие представлений о роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений, начиная с работ Карла Линнея. Подчеркнута роль дубликации геномов на ранних этапах эволюции эукариот, обобщены данные о путях видообразования с участием отдаленных гибридов и полиплоидов у растений. Приведены примеры гомоплоидного гибридного пути видообразования, недавнего видообразования на основе аллополиплоидов у покрытосеменных растений, обсуждены вопросы образования и распространенности разных типов полиплоидов среди высших растений.

**Ключевые слова:** отдаленная гибридизация, полиплоидия, высшие растения, видообразование.

### Развитие представлений о роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции

Значение отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции оценивалось по мере накопления фактов о распространенности отдаленных гибридов и полиплоидов среди растений разных таксономических групп во флорах всего мира, а также механизмах их образования в экспериментальных условиях.

Впервые комплексная работа в этом направлении была выполнена 250 лет назад К. Линнеем. На основании изучения особенностей строения цветка льнянки (*Linaria vulgaris*) Линней предположил, что этот вид произошел в результате межвидовой гибридизации. Его заинтересовала отдаленная гибридизация, и он провел скрещивания по получению искусственного гибрида между видами козлобородника *Tragopogon pratensis* × *T. porrifolius*, у самоопыленных потомков которого изучал особенности проявления признаков. Возможность образования новых видов на основании межвидовой гибридизации Линней сформулировал в работе «О существовании пола у растений», за которую в 1760 г. был удостоен премии Санкт-Петербургской Академии наук ([www.philos.msu.ru/libfiles/Linney1](http://www.philos.msu.ru/libfiles/Linney1)).

Вслед за К. Линнеем свои соображения о роли межвидовой гибридизации в видообразовании растений высказал член Санкт-Петербургской Академии наук И. Кельрейтер, автор работ по отдаленной гибридизации табака, продемонстрировавший в 1765 г. возможность ресинтеза вида при возвратных скрещиваниях межвидовых гибридов с материнским видом (Лобашев, 1967). Позднее другой член этой же Академии П. Паллас в 1784 г. развил идею о роли отдаленных скрещиваний в происхождении пород домашних животных (Вавилов, 1960).

К воззрениям Палласа критически отнесся Ч. Дарвин, обобщивший результаты работ по отдаленной гибридизации растений и животных, выполненных к середине девятнадцатого столетия, в главе «Гибридизация» своего труда «О происхождении видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (Дарвин, 1991). Судя по приведенным и обсужденным в этой главе данным, у Дарвина не было достаточных оснований придавать особое значение роли отдаленной гибридизации в эволюции.

Вместе с тем Ч. Дарвина интересовала возможность использования признаков стерильности у отдаленных гибридов в качестве критерия для определения видовой принадлежности их родительских форм. В связи с этим он

рассматривал следующие вопросы. Следует ли относить к разным видам родительские формы, если они в результате скрещивания дают фертильные (плодовитые) гибриды? Или такие формы относятся к более близким в таксономическом отношении группам – разновидностям? В итоге Дарвин пришел к выводу, что «пониженная фертильность как первых скрещиваний, так и их гибридов не может служить надежным критерием для различения видов». Позднее этот вывод был обоснован, когда установили, что механизмы несовместимости при скрещивании и восстановлении фертильности у разных межвидовых гибридных комбинаций, как правило, проявляются в неодинаковой степени, что зависит от происхождения вовлеченных в гибридизацию видов и совместимости их геномов (Карпеченко, 1935; Шульдин, 1978).

Кроме того, Ч. Дарвин выявил и ряд других важных аспектов проблемы отдаленной гибридизации, которые оставались спорными или невыясненными в течение длительного времени и продолжают представлять интерес и сегодня. К ним относятся следующие: проявление разной степени фертильности у гибридов первого поколения и их потомков, в том числе и под влиянием внешних факторов; отсутствие строгого параллелизма между трудностью получения гибридов первого поколения и стерильностью у полученных гибридов; различия морфологических признаков, жизнеспособности и фертильности у реципрокных гибридов. К настоящему времени выявлено, что такие различия у реципрокных гибридов являются следствием ядерно-цитоплазматического конфликта (Керкис, 1934; Tsunewaki, 1996; Бадаева и др., 2006), крайнее проявление которого – гибридный дисгенез, который наиболее хорошо изучен на примере межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* (O’Hare *et al.*, 1992).

Что касается отношения к отдаленной гибридизации как фактору видообразования, то в течение девятнадцатого и двадцатого столетий оно выражалось по-разному: от полного скептицизма до полной абсолютизации ее значения (Вавилов, 1960; Stebbins, 1971; Rieseberg, 1995). Так, по свидетельству Н.И. Вавилова, в первой половине двадцатого столетия проходила острая дискуссия между сторонниками эволюционной теории Дарвина и сторонниками школы

голландского ботаника Лотси (Вавилов, 1960). Выводы работ Лотси, опубликованных с 1911 по 1931 гг., представляли крайнюю точку зрения на межвидовую гибридизацию растений и домашних животных как важнейший фактор эволюции и единственный источник наследственной изменчивости. При этом не учитывались явления мутационной изменчивости и недооценивалась роль отбора.

Следует отметить, что сам Н.И. Вавилов придавал большое значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции растений. Его выше цитируемая работа содержит анализ результатов, полученных к 1937 г. отечественными и зарубежными исследователями по созданию и использованию отдаленных гибридов в селекции, а также существовавших к тому времени точек зрения на значение отдаленной гибридизации в эволюции.

Развитие исследований по отдаленной гибридизации стимулировало выполнение в начале XX в. работ, связанных с полиплоидией. В этот период были введены понятия «полиплоидия» (Winkler, 1916), «автополиплоидия» и «аллополиплоидия» (Kihara, Ono, 1926); обнаружены механизмы восстановления фертильности у отдаленных гибридов растений за счет спонтанного удвоения числа хромосом, приводящие к образованию аллополиплоидов (Digby, 1912; Clausen, Goodspeed, 1925; Карпеченко, 1927). Сформулированная в этот период гипотеза о роли полиплоидии в видообразовании растений (Winge, 1917) позднее нашла широкое подтверждение во многих работах, обобщенных в ряде обзоров (Stebbins, 1971; Grant, 1981; Otto, Whitton, 2000), в которых приведены классификации полиплоидов, рассмотрены цитологические и генетические критерии их дифференциации, особенности полиплоидных таксонов и их географическая распространенность.

Интерес к изучению проблем, связанных с полиплоидией и отдаленной гибридизацией, резко возрос в постгеномную эру начиная с 2000 г. Это было обусловлено тем, что на основании анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов, представления о роли полиплоидии в эволюции претерпели существенные изменения. Было установлено, что полиплоидия имела место в течение ранней эволюционной истории всех эукариот, а виды,

ранее считавшиеся диплоидными, являются древними полиплоидами (палеополиплоидами), возникшими в результате дубликации геномов (Wolfe, 2001; Cui *et al.*, 2006). У палеополиплоидов наследование проявляется по дисомному типу, и их предки-прародители не могут быть идентифицированы с использованием цитологических методов или ДНК-маркеров, но выявляются с помощью биоинформационных технологий.

С тем чтобы различать палеополиплоиды и полиплоиды, возникшие на более поздних этапах эволюции, было введено понятие «неополиплоиды» (Otto, Whitton, 2000). Однако, как оказалось, это понятие стали использовать для обозначения разных по происхождению полиплоидов. В одних случаях для полиплоидов, которые возникли не более 150 лет назад (Abbott *et al.*, 2005), в других – для обозначения ранних поколений вновь возникших полиплоидов, у которых все еще продолжается процесс реорганизации геномов, сопровождающийся цитогенетической нестабильностью и проявлением низкого уровня фертильности у растений (Ramsey, Schemske, 2002).

По представленности полиплоидов в современных флорах и фаунах можно судить, что на более поздних этапах эволюции полиплоидия по-прежнему имела значение для видообразования, но в значительно большей степени для растений, чем для животных. Среди животных это беспозвоночные (например среди насекомых) и позвоночные (рыбы, амфибии, рептилии), размножающиеся партеногенетическим путем (Becak M., Becak W., 1998; Otto, Whitton, 2000).

Обобщая имеющиеся на сегодня данные, можно выделить следующие пути видообразования с участием отдаленных гибридов и полиплоидов.

1. Видообразование на основе автополиплоидов, т. е. полиплоидов, имеющих кратное увеличение числа наборов хромосом одного вида (Stebbins, 1971; Chen, Ni, 2006).

2. Видообразование на основе аллополиплоидов, т. е. гибридных организмов, у которых произошло удвоение числа хромосом (Soltis D., Soltis P., 1999; Otto, Whitton, 2000; Pires *et al.*, 2004). (В том случае, если родительские хромосомы аллополиплоидов содержат и го-

мологичные, и гомеологичные участки, то их относят к сегментным аллополиплоидам (Chen, Ni, 2006)).

3. Гомоплоидное гибридное видообразование – развитие новых видов без увеличения числа хромосом у исходных гибридов (Gross, Rieseberg, 2005; Lai *et al.*, 2005).

### Примеры гомоплоидного гибридного пути видообразования

К результатам гомоплоидного гибридного видообразования относят происхождение ряда видов покрытосеменных растений (Rieseberg, 1991; Arnold, 1993; Brochmann *et al.*, 2000; Gross, Rieseberg, 2005; Hagen *et al.*, 2008), представителя голосеменных – сосны горной *Pinus desata* (Wang, Szmidt, 1990; Gross, Rieseberg, 2005), а также некоторых видов беспозвоночных (McFadden, Hutchinson, 2004) и пресноводных рыб (DeMarais *et al.*, 1992; Gross, Rieseberg, 2005).

Гомоплоидное гибридное видообразование имеет место в тех случаях, когда формируются гибриды между видами, у которых в процессе дивергенции и последующей эволюции не произошло существенных перестроек в хромосомах. По этой причине у межвидовых гибридов первого поколения проявляется определенная степень фертильности, которая поддерживается и в последующих самоопыленных поколениях (Ungerer *et al.*, 1998; Buerkle *et al.*, 2000).

Наиболее хорошо механизмы гомоплоидного гибридного видообразования у покрытосеменных растений изучены на примере отдельных видов подсолнечника *Helianthus*. Установлено, что существующие в настоящее время виды *H. annuus* и *H. petiolaris* являются предковыми для трех других – *H. anomalus*, *H. deserticola* и *H. paradoxus* (Gross, Rieseberg, 2005), появлению которых предшествовали следующие события.

При скрещивании *H. annuus* ( $2n = 34$ ) и *H. petiolaris* ( $2n = 34$ ) развитие получили частично фертильные 34-хромосомные гибриды первого поколения, которым передалась половина хромосом от каждого из родителей. Ввиду того, что между родительскими хромосомами существует достаточно высокий уровень гомеологии, в мейозе у гибридов между парами

частично гомологичных хромосом шло образование бивалентов, в которых при кроссинговере происходил обмен участками хромосом. Возникновение новых обменов продолжалось в каждом последующем самоопыленном поколении гибридов, что постепенно приводило к появлению полностью гомологичных рекомбинантных пар хромосом. По этой причине гибридное гомоплоидное видообразование иначе называют рекомбинантным видообразованием (Ungerer *et al.*, 1998).

В процессе эволюции одна и та же гибридная комбинация подсолнечника *H. annuus* × *H. petiolaris* стала родоначальником трех новых видов, что определилось условиями экологических ниш в Северной Америке, к которым адаптировались гибридные потомки, имевшие разные рекомбинантные сочетания. Вид *H. anomalus* распространился на песчаных дюнах и болотистых низинах; *H. deserticola* – на пустынной равнине, а *H. paradoxus* – на соленых болотах (Buerkle *et al.*, 2000; Gross, Rieseberg, 2005). Теоретическое моделирование показало, что для завершения всего процесса формирования видов, включающего образование рекомбинантного генома, формирование механизмов репродуктивной изоляции и экологической разобщенности, могло потребоваться от 1 тыс. до 4 тыс. поколений (Buerkle *et al.*, 2000).

#### **Образование и распространенность полиплоидов среди высших растений**

На основании данных сравнительной геномики было построено раннее филогенетическое древо геномных дупликаций, которые произошли в процессе эволюции покрытосеменных растений (Bowers *et al.*, 2003; Paterson *et al.*, 2004). Согласно этим данным, дивергенции между предковыми формами голосеменных и покрытосеменных растений предшествовала дупликация геномов, имевшая место около 300 млн лет назад. Затем эволюция покрытосеменных сопровождалась еще несколькими раундами дупликаций геномов с последующей их структурно-функциональной диплоидизацией. Возвращение генома к диплоидноподобному состоянию сопровождалось потерей многих дублированных генов или их сайленсингом, активацией мобильных генетических элементов

и появлением мутаций (Levy, Feldman, 2002; Chen, Ni, 2006), перестройками хромосом и как следствие таких геномных изменений – дивергенцией на независимые филогенетические древа (Wang *et al.*, 2005).

Так, некоторые из событий геномной дупликации в эволюции покрытосеменных растений определили как имевшие место около 70 млн лет назад (до дивергенции между злаками и другими однодольными), около 20 млн лет назад (до появления независимых таксонов *Oryza*, *Sorgum* и *Hordeum*) (Paterson *et al.*, 2004).

Способность к скрещиванию у покрытосеменных растений из разной степени дивергировавших групп давали гибридные комбинации, которые после очередной дупликации геномов могли стать родоначальниками новых видов. Считают, что вследствие таких событий около 11,4 млн лет назад появилась кукуруза *Z. mays* ( $2n = 20$ ) – древний сегментный аллотетраплоид (Gaut, Doebley, 1997). Другой пример образования аллотетраплоидов относится к видообразованию у хлопчатника *Gossypium* (Adams *et al.*, 2003). Данные, полученные при изучении видов этого рода, показали, что примерно 7,5 млн лет назад от общего предка произошло два диплоидных вида хлопчатника *G. herbaceum* ( $2n = 26$ ; AA) и *G. raimondii* ( $2n = 26$ ; DD), а около 1,5 млн лет назад с участием этих видов возник аллотетраплоид ( $2n = 56$ ; AADD). Этот аллотетраплоид стал родоначальником пяти новых видов, распространившихся на разные территории Центральной и Южной Америки, два из которых, *G. hirsutum* и *G. barbadense*, в настоящее время возделываются в качестве технических культур.

Формирование многих полиплоидных таксонов у покрытосеменных растений происходило многократно, о чем свидетельствует наличие полиплоидных рядов и у однодольных и у двудольных (Stebbins, 1971; Grant, 1981). Так, появление гексаплоидной (мягкой) пшеницы *T. aestivum* ( $2n = 42$ ; BBAADD) обусловлено двумя независимыми, сравнительно недавними событиями межвидовой гибридизации, завершившимися дупликацией и диплоидизацией геномов около 9,5 тыс. лет назад (Levy, Feldman, 2002). Следует отметить, что в процессе доместики мягкой пшеницы появились новые геномные перестройки, среди которых

внутригеномные и межгеномные транслокации обнаружены примерно у 30 % изученных сортов (Badaeva *et al.*, 2007).

Результаты внутривидовой гибридизации с последующим удвоением числа хромосом привели к образованию большого многообразия автополиплоидных видов, а межвидовой – аллополиплоидных. Среди покрытосеменных растений, по разным оценкам, насчитывают от 30 до 80 % полиплоидных видов (Soltis *et al.*, 2003).

Полиплоидия имела значение и для видообразования других отделов высших растений, за исключением голосеменных, у которых выявлено лишь около 1,5 % полиплоидных видов (Grant, 1981). Полиплоиды описаны у псилоитовидных, моховидных, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных (Stebbins, 1971; Жизнь растений, 1978). У папоротниковидных примерно 95 % растений – полиплоиды (Grant, 1981). В этом отделе обнаружены самые высокополиплоидные среди всех высших растений виды – *O. reticulatum* ( $2n = 1260 = 84x$ ) и *O. pycnostichum* ( $2n = 1320 = 88x$ ) (основное число хромосом  $x = 15$ ) (Жизнь растений, 1978). Предполагается, что видообразование в этих отделах растений происходило с участием отдаленных гибридов, но четких доказательств этого не приводится.

Подсчитано, что у папоротниковидных с изменением плоидности связано около 7 % событий видообразования, а у покрытосеменных растений – от 2 до 4 %, причем преимущественно у травянистых двудольных (Otto, Whitton, 2000). Эти авторы считают, что относительно низкая частота встречаемости полиплоидов у покрытосеменных древесных растений, как и у голосеменных, связана с высокой специализацией клеток и тканей этих растений.

Вместе с тем изменение плоидности не всегда ведет к изменению видового статуса. Так, у ряда автополиплоидных видов покрытосеменных растений проявляется внутривидовое варьирование хромосом (Пробатова, 2007). Например, обнаружены разные популяции вида мятлика *Poa platyantha*, распространенные на Дальнем Востоке в России и представленные отдельными цитотипами:  $2n = 42, 64, 70-72, 84$ . Основное число хромосом у рода *Poa* ( $x = 7$ ). Еще большее разнообразие цитотипов обнару-

жено у мятлика лугового *P. pratensis* ( $2n = 28, 36, 50, 56, 66, 68, 70, 74, 84, 106, 124$ ), занимающего ареалы от субтропической до тундровой зоны в Европе, Азии, Северной Америке, Северной Африке. Приведенные примеры показывают, что один вид может быть представлен как несколькими полиплоидными цитотипами, так и анеуплоидами, сформировавшимися в результате цитогенетической нестабильности исходных автополиплоидов. Вместе с тем способность многих автополиплоидов сочетать семенной и вегетативный типы размножения и многолетний образ жизни обеспечивает поддержание популяций внутри видов с разным уровнем плоидности.

Хорошо известна способность полиплоидов адаптироваться к экстремальным условиям. Например частота полиплоидных видов варьирует от 37 % в регионе Средиземноморья (о. Сицилия), до 85,9 % на п-ве Земля Пири (о. Гренландия), а высокогорная флора примерно на 80–85 % представлена полиплоидами, в то время как у подножия гор полиплоидных видов не более 40–45 % (Grant, 1981).

#### Примеры недавнего видообразования у покрытосеменных растений

Интерес для исследователей представляют гибридные зоны, сформировавшиеся из межвидовых и межродовых гибридов и распространенные в ареалах произрастания как покрытосеменных травянистых и древесных растений, так и голосеменных, которые проявляют способность к межвидовым скрещиваниям (Коропачинский, Милютин, 2006; Vaask, Rieseberg, 2007). В таких зонах возможно изучение особенностей интрогрессии чужеродных генов от одних таксономических групп растений другим, что происходит в результате последовательных возвратных скрещиваний гибридов с родительскими видами. Кроме того, известны гибридные зоны, где относительно недавно произошли события видообразования и продолжают совместно произрастать как родительские виды, так и образовавшиеся в результате их скрещивания новые виды. В этом отношении наиболее хорошо изучены зоны, связанные с видообразованием кордовой травы – аллополиплоидного вида *Spartina anglica*

( $2n = 124$ ) на юге Великобритании (Ainouche *et al.*, 2004); новых видов крестовника – рекомбинантного тетраплоида *Senecio eboracensis* ( $2n = 40$ ) и аллотетраплоида *S. cambrensis* ( $2n = 60$ ) в центре Великобритании и в Ирландии (Abbott *et al.*, 2005); тетраплоидных видов козлобородника *Tragopogon miscellus* ( $2n = 24$ ) и *T. mirus* ( $2n = 24$ ) в Северной Америке (Tate *et al.*, 2006).

Следует подчеркнуть, что во всех случаях один или оба родительских вида были интродуцированы из естественных мест их произрастания в другие ареалы, где и произошло образование новых видов, которые за способность быстро захватывать новые территории отнесены к инвазийным (Ellstrand, Schierenbeck, 2000).

Родительские виды *Spartina anglica* ( $2n = 124$ ), *S. maritima* ( $2n = 60$ ) и *S. alterniflora* ( $2n = 62$ ) в разное время были завезены в виде балласта на кораблях в Европу из Северной Америки, где род *Spartina*, включающий 14 видов, распространен на побережьях Атлантического и Тихого океанов. Интродуцированные виды *S. maritima* и *S. alterniflora* в течение девятнадцатого века совместно произрастали вблизи Саутгемптона на юге Великобритании и на Атлантическом побережье Франции и Испании (Raybould *et al.*, 1991). В 1870 г. вблизи Саутгемптона был обнаружен стерильный, вегетативно размножающийся гибрид, названный *Spartina × townsendii*, а в 1892 г. в Юго-Западной Франции – стерильный гибрид *Spartina × neyrautii*. Популяции этих гибридов до настоящего времени продолжают локализоваться в местах своего происхождения. Молекулярный анализ показал, что они произошли в результате независимых событий скрещивания с образованием одной и той же гибридной комбинации *S. alterniflora × S. maritima*, но отцовские генотипы, представленные видом *S. maritima*, у них различались между собой (Baumel *et al.*, 2003).

Примерно в 1890–1892 гг. в результате удвоения числа хромосом у гибрида *Spartina × townsendii* возник фертильный аллополиплоид, быстро размножающийся как семенами, так и корневищами, и названный в 1968 г. *S. anglica* ( $2n = 124$ ) (Raybould *et al.*, 1991). Растения *S. anglica* в отличие от растений родительских видов и исходного гибрида *Spartina × townsendii*

проявляют устойчивость к изменениям внешних условий и способность быстро аккумулировать прибрежные отложения в среде с недостатком кислорода. Благодаря этому популяции *S. anglica* в течение XX в. интродуцировали в Северную Европу, Австралию, Новую Зеландию, Китай для закрепления засоленных болотистых побережий морей и океанов (Ainouche *et al.*, 2004).

В настоящее время *S. anglica* отнесен к особо опасным инвазийным видам, и на его уничтожение тратятся большие средства. Это определилось тем, что быстрое и масштабное распространение популяций *S. anglica* вдоль побережий в виде сплошного плотного субстрата привело к подавлению природных экосистем (Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Морфологическую и физиологическую пластичность, характерную для этого вида, связывают с сильно выраженными эпигенетическими изменениями, обусловленными изменением метилирования ДНК, которые произошли в результате слияния двух чужеродных геномов и последующей их дупликации (Ainouche *et al.*, 2004).

Диплоидный вид крестовника *S. squalidus* ( $2n = 20$ ), ставший одной из родительских форм двух новых полиплоидных видов, был завезен в XVIII в. из Италии в Великобританию, в том числе и в Ботанический сад Оксфорда. Здесь он быстро распространился, а в результате его скрещивания с местным видом *S. vulgaris* ( $2n = 20$ ) и последующих событий полиплоидизации сформировались аллополиплоидные формы, одна из которых стала родоначальником нового вида *S. eboracensis* ( $2n = 40$ ), а другая – вида *S. cambrensis* ( $2n = 60$ ) (Abbott *et al.*, 2005).

Что касается козлобородника, то его виды распространены в умеренном климате Старого Света и используются как кормовые культуры и медоносы, а вид *T. porrifolius* – как овощная культура. В начале XX в. диплоидные ( $2n = 12$ ) виды *T. porrifolius*, *T. dubius*, *T. pratensis* были интродуцированы в Северную Америку, где уже к 1950 г. были обнаружены два новых аллотетраплоидных вида козлобородника *T. miscellus* ( $2n = 24$ ) и *T. mirus* ( $2n = 24$ ) (Tate *et al.*, 2006). Установлено, что родительскими видами *T. miscellus* являются виды *T. dubius* и *T. pratensis*, а вида *T. mirus* ( $2n = 24$ ) – виды *T. dubius* и *T. porrifolius*.

Таким образом, приведенные примеры показывают, что образование новых видов у покрытосеменных растений на основе отдаленной гибридизации и полиплоидизации стимулируется активной и пассивной антропогенной деятельностью.

### Заключение

Исследования, посвященные отдаленной гибридизации и полиплоидии, в настоящее время выполняются по двум основным взаимодополняющим направлениям, получившим развитие более двухсот лет назад. Одно из них, рассмотренное выше, включает работы по изучению роли отдаленной гибридизации и полиплоидизации в процессе видообразования растений. Другое направление, связанное с отдаленной гибридизацией, относится к хромосомной инженерии и ориентировано на увеличение генетического разнообразия культурных растений за счет интеграции в их геномы чужеродных геномов, отдельных хромосом или хромосомных сегментов (Sears, 1972; Першина и др., 2006; Lili *et al.*, 2007; Трубочеева и др., 2008). При этом экспериментальные подходы обеспечивают создание исходного материала не только для селекции, но и для моделирования начальных этапов формообразования при отдаленной гибридизации и аллополиплоидизации (Pershina, Shumny, 2000; Ozkan *et al.*, 2001; Saha *et al.*, 2006), лежащих в основе одного из типов симпатрического видообразования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00598); интеграционного проекта СО РАН № 28; программы РАН «Биологическое разнообразие» (23.28).

### Литература

- Бадаева Е.Д., Першина Л.А., Бильданова Л.Л. Цитогенетическое исследование нестабильных по проявлению фертильности и жизнеспособности аллоплазматических рекомбинантных линий (*H. vulgare*)–*T. aestivum* // Генетика. 2006. Т. 42. № 2. С. 140–149.
- Вавилов Н.И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции // Избр. тр.: В 5 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 444–460.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, СПб от-ние, 1991. Глава IX «Гибридизация». С. 237–264.
- Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. 447 с.
- Карпеченко Г.Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleraceae* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 305–410.
- Карпеченко Г.Д. Теория отдаленной гибридизации. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 1–64.
- Керкис Ю.Я. Гибридизация *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* в связи с вопросом о причинах стерильности междувидовых гибридов животных // Докл. АН СССР. 1934. № 1. С. 1–3.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск.: Изд-во «Гео», 2006. 222 с.
- Лобашев М.Е. Генетика. Л.: ЛГУ, 1967. 750 с.
- Першина Л.А., Трубочеева Н.В., Раковцева Т.С. и др. Особенности формирования самофертильных эуплоидных линий ( $2n = 42$ ) в результате самоопыления 46-хромосомных растений  $BC_1$ -поколения ячменно-пшеничных гибридов *Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum* Hudson (= *H. geniculatum* All.) ( $2n = 28$ ) × *Triticum aestivum* L. ( $2n = 42$ ) // Генетика. 2006. Т. 42. № 12. С. 1683–1690.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–103.
- Трубочеева Н.В., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г. и др. Получение и изучение с применением комплекса молекулярного и цитогенетического анализа аллоплазматических эуплоидных ( $2n = 42$ ) и телоцентрически дополненных линий ( $2n = 42+2t$ ) (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)–*Triticum aestivum* // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 81–89.
- Шулындин А.Ф. Генетические закономерности расщепления отдаленных гибридов растений // Проблемы отдаленной гибридизации растений. София: Болгарская академия наук, 1978. С. 33–44.
- Abbott R.J., Ireland H.I., Joseph L. *et al.* Recent plant speciation in Britain and Ireland: origins, establishment and evolution of four new hybrid species // Proc. Roy. Irish Acad. 2005. V. 105B. P. 173–183.

- Adams K.L., Cronn R., Percifield R., Wendel J.F. Genes duplication by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 4649–4654.
- Ainouche M.L., Baumel A., Salmon A. *Spartina anglica* C.E. Hubbard: a natural model system for analyzing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes // Biol. J. of the Linn. Soc. 2004. V. 82. P. 475–484.
- Arnold M.I. *Iris nelsonii* (Iridaceae): origin and genetic composition of homoploid hybrid species // Am. J. Bot. 1993. V. 80. P. 577–583.
- Baack E.J., Rieseberg L.H. A genomic view of introgression and hybrid speciation // Curr. Opin. Genet. Dev. 2007. V. 17. P. 513–518.
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Gay G. *et al.* Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution // Genome. 2007. V. 50. P. 907–926.
- Baumel A., Ainouche M.L., Misset M.T. *et al.* Genetic evidence for hybridization between the native *Spartina maritima* and the introduced *Spartina alterniflora* (Poaceae) in South-West France: *Spartina* × *neyraultii* re-examined // Plant Syst. Evol. 2003. V. 237. P. 87–97.
- Becak M.L., Becak W. Evolution by polyploidy in Amphibia: new insights // Cytogenet. Cell Genet. 1998. V. 80. P. 28–33.
- Bowers J.E., Chapman B.A., Rong J., Paterson A.H. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events // Nature. 2003. V. 422. P. 433–438.
- Brochmann C., Borgen I., Stabbetorp O.E. Multiple diploid hybrid speciation of the Canary Island endemic *Argyranthemum sundingii* (Asteraceae) // Plant Syst. Evol. 2000. V. 220. P. 77–92.
- Buerkle C.A., Morris R.J., Asmussen M.A., Rieseberg L.H. The likelihood of homoploid hybrid speciation // Heredity. 2000. V. 84. P. 441–451.
- Chen Z.J., Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids // BioEssays. 2006. V. 28. P. 240–252.
- Clausen R.E., Goodspeed T.H. Interspecific hybridization in *Nicotiana* // Genetics. 1925. V. 10. P. 278–284.
- Cui L., Wall P.K., Leebens-Mack J.H. *et al.* Widespread duplications throughout the history of flowering plants // Genome Res. 2006. V. 16. P. 738–749.
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. *et al.* Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: Implication for evolution and conservation // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1992. V. 89. P. 2747–2751.
- Digby L. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula hybrid* // Ann. Bot. 1912. V. 26. P. 357–388.
- Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 7043–7050.
- Gaut B.S., Doebley J.F. DNA sequence for the segmental allotetraploid origin of maize // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 6809–6814.
- Grant V. Plant speciation. NY. Columbia Univ. Press. 1981. 346 p.
- Gross B.L., Rieseberg L.H. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation // J. Heredity. 2005. V. 96. P. 241–252.
- Hagen B.K. von, Seidler G., Welk E. New evidence for postglacial homoploid hybrid origin of the widespread Central European *Scabiosa columbaria* L. s. str. (Dipsacaceae) // Plant Syst. Evol. 2008. V. 274. P. 179–191.
- Kihara H., Ono T. Chromosomenzahlen und Systematische Gruppierung der Rumex-Arten. 1926. Bd. 4. S. 475–481.
- Lai Z., Nakazato T., Salmaso M. *et al.* Extensive chromosomal repatterning and evolution of sterility barriers in hybrid sunflower species // Genetics. 2005. V. 171. P. 291–303.
- Levy A.A., Feldman M. The impact of polyploidy on grass genome evolution // Plant Physiol. 2002. V. 130. P. 1587–1593.
- Lili Q., Friebe B., Zhang P., Gill B. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement // Chromosome Res. 2007. V. 15. P. 3–19.
- McFadden C.S., Hutchinson B. Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1495–1505.
- O'Hare K., Driver A., McGrath S., Johnson-Schlitz D.M. Distribution and structure of cloned *P*-elements from the *Drosophila melanogaster* P strain pi 2 // Genet. Res. 1992. V. 60. P. 33–41.
- Otto S.P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. 2000. V. 34. P. 401–437.
- Ozkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group // Plant Cell. 2001. V. 13. P. 1735–1747.
- 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. 2004. V. 101. P. 9903–9908.
- Pershina L.A., Shumny V.K. Simulating processes of species formation and rise of biodiversity on the base of wide hybridization of cereal // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk: Inst. Cytol. Genet., 2000. V. 1. Pt. 1/2. P. 88–91.

- Pires J. C., Lim K. Y., Kovarik A., Matyasek R. *et al.* Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors // *Amer. J. Bot.* 2004. V. 91. P. 1022–1035.
- Ramsey J., Schemske W. Neopolyploidy in flowering plants // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 589–639.
- Raybould A.F., Gray A.J., Lawrence M.J., Marshall D.F. The evolution of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Gramineae): genetic variation and status of the parental species in Britain // *Biol. J. Linn. Soc.* 1991. V. 44. P. 369–380.
- Rieseberg L.H. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes // *Amer. J. Bot.* 1991. V. 78. P. 1218–1237.
- Rieseberg L.H. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // *Amer. J. Bot.* 1995. V. 82. P. 944–953.
- Saha S., Jenkins J.N., Wu J. *et al.* Effects of chromosome-specific introgression in upland and agronomic traits // *Genetics*. 2006. V. 172. P. 1927–1938.
- Sears E.R. Chromosome engineering in wheat // *Fourth Stadler Symp.* / Ed. G. Redei. Univ. of Missouri, Columbia, 1972. P. 23–38.
- Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution // *Trends Ecol. Evol.* 1999. V. 14. P. 348–352.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Tate J. Advances in the study of polyploidy since plant speciation // *New Phytologist*. 2003. V. 161. P. 173–191.
- Stebbins, G.L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. 1st ed. L. Edward Arnold Publ. Ltd., 1971. 216 p.
- Tate J.A., Ni Z., Scheen A.-C. *et al.* Evolution and expression of homeologous loci in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae), a recent and reciprocally formed allopolyploid // *Genetics*. 2006. V. 173. P. 1599–1611.
- Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis // *Methods of genome analysis in plants* / Ed. P.P. Jauhar. Boca Raton (Florida), CRC Press, Inc. 1996. P. 272–299.
- Ungerer M.C., Baird J.E., Pan J., Rieseberg L.H. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1989. V. 95. P. 11757–11762.
- Wang X.-R., Szmidi A.E. Evolutionary analysis of *Pinus densata* (Masters), a putative tertiary hybrid. 2. A study using species–species chloroplast DNA markers // *Theor. Appl. Genet.* 1990. V. 80. P. 641–647.
- Wang X., Shi X., Hao B.L. *et al.* Duplication and DNA segmental loss in rice genome and their implications for diploidization // *New Phytol.* 2005. V. 165. P. 937–946.
- Winge O. The chromosomes, their number and general importance // *CRC Trav. Lab. Carlsberg*. 1917. V. 13. P. 131–275.
- Winkler H. *Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen* // *Ztschr. Bot.* 1916. Bd. 8. S. 417–531.
- Wolfe K.H. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization // *Nat. Rev. Genet.* 2001. V. 2. P. 333–341.

## ON THE ROLE OF WIDE HYBRIDIZATION AND POLYPLOIDY IN PLANTS' EVOLUTION

L.A. Pershina

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: pershina@bionet.nsc.ru

### Summary

Development of the concepts about the role of wide hybridization and polyploidy in plant evolution was considered starting with the research by Carl Linney. The role of ancient duplication of genome at early stages of eukaryote evolution was emphasized, data about directions of speciation with involvement of wild hybrids and polyploids in plants were summarized. The examples of homoploid hybrid speciation and recent speciation on the basis of allopolyploids in angiosperms were cited, the problems of development and spreading of different types of polyploids in plants were discussed.