

УДК 575.1/.8+577.2+58

ПОЛИПЛОИДИЯ И МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2013 г. А.В. Родионов

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН;
кафедра цитологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург,
Россия, e-mail: avrodionov@mail.ru

Поступила в редакцию 30 сентября 2013 г. Принята к публикации 1 ноября 2013 г.

Спонтанно возникающие природные гибриды между двумя видами растений известны ботаникам с начала XVIII в. В 1716 г. К. Мэзер (Cotton Mather) наблюдал естественную гибридизацию между двумя видами тыкв; в 1717 г. Т. Файрчайлд (Т. Fairchild) впервые получил искусственные гибриды между двумя видами гвоздики (*Dianthus carioophyllus* и *D. barbatus*) (Вульф, 1940. С. 42). Открытие пола у растений и последовательное экспериментальное исследование феномена межвидовой и межлинейной гибридизации у растений, начатое в Ботаническом саду Академии наук в Санкт-Петербурге Йозефом Кёлрейтером и продолженное затем О. Нодэном, Г. Менделем, Г. де Фризом, К.Э. Корренсом, У. Бэтсоном, закономерно привело к появлению генетики. Примечательно, что само название нашей науки впервые было обнародовано и принято на конференции, посвященной проблеме гибридизации у растений. А именно 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», ярко и убедительно продемонстрировал, что уже появилась наука, направленная на изучение явлений наследственности и изменчивости, подразумевающая выходы на проблемы эволюции и систематики, на решение практических проблем селекции животных и растений – новая наука, у которой еще нет короткого и ясного названия, – и предложил назвать ее

«genetics»¹. Выступление Бэтсона было настолько убедительным, что редактор трудов этой конференции 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 cross-breeding of varieties, and general plant-breeding» (Report ..., 1906). Напомним, что официальное название конференции было «International Conference on Hybridisation and Plant Breeding». Открывался том трудов этой конференции портретом Г. Менделя.

ГОМОПЛОИДНЫЕ ГИБРИДЫ И АЛЛОПОЛИПЛОИДЫ

Природные расы, которые в ботанике принято считать «хорошими» видами, отличаются от других природных рас морфологически и имеют особые ареалы. Само наличие дискретных морфологических различий между особями из разных географических рас заставляет предполагать, что между расами существуют репродуктивные барьеры. При работе с гербарным материалом существование таких

¹ Само слово «genetics» появилось годом ранее. У. Бэтсон в письме А. Сэдживу (Adam Sedgwick) от 18 апреля 1905 г. отметил, что в современном английском языке нет термина, который бы позволил односложно и обобщенно назвать науку, занимающуюся исследованием наследственности и изменчивости: «Такое слово крайне желательно, и, если угодно, это могло бы быть “Genetics” – выражение, ясно включающее в себя и изменчивость и связанные феномены» (Bateson, 1928).

барьеров можно только предполагать, однако с учетом привязанности растений к субстрату, сочетание неперекрывающихся ареалов и различий в морфологии (образе) растений обычно полагается в ботанике достаточным, чтобы считать две сравниваемые природные расы «хорошими» видами. Взгляд ботаников-систематиков на то, что такое вид, можно выразить известным афоризмом В.Л. Комарова: «Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». На этом основан так называемый морфолого-географический критерий вида в систематике растений (Камелин, 2004).

Наряду с этим в природе существуют более или менее морфологически обособленные расы, которые способны скрещиваться друг с другом, некоторые из них рассматриваются систематиками как подвиды, другие как вариации.

Как и следовало ожидать, способность давать жизнеспособное и плодовитое потомство прогрессивно уменьшается с увеличением времени дивергенции между скрещиваемыми природными расами (видами) растений – заметное снижение фертильности пыльцы у межвидовых гибридов растений обычно наблюдается у таксонов, дивергировавших 4–5 млн лет назад и более. Так, общий предок западноевропейского вида *Senecio vernalis* (крестовник весенний) и видов *S. leucanthemifolius* и *S. squolidus* существовал примерно 2,4–4,8 млн лет назад, но при скрещивании этих видов получаются плодородные гибриды. Примерно в это время дивергировали и виды рода водосбор (*Aquilegia*) – у межвидовых гибридов *A. flabellata* × *A. viridiflora* и *A. ecalcarata* × *A. sibirica* фертильность пыльцы снижена до 45–64 %. Но гибриды дивергировавших 5–6 млн лет назад *Arabidopsis thaliana* и *A. arenosa* бесплодны (Levin, 2012).

Особенно долго сохраняют способность давать плодовые гибриды древесные формы растений. Так, два вида платанов, американский *Platanus occidentalis* и средиземноморский *P. orientalis*, дивергировали около 50 млн лет назад, однако они способны давать жизнеспособные и плодовитые гибриды. В XVII в. в Западной Европе в результате спонтанной или искусственной гибридизации возник гибридный

вид платан кленолистный *Platanus* × *acerifolia*, который по морозостойкости и скорости роста превосходит оба родительских вида и хорошо размножается семенами, давая при этом очень неоднородное, уклоняющееся в сторону одного или другого родительского вида, потомство.

Приведенные примеры подчеркивают важную особенность видообразования у растений, у которых быстрые темпы морфологической и экологической дивергенции популяций (понимаемых здесь как темпы видообразования) имеют место на фоне длительного сохранения фертильности гибридов. По-видимому, это обусловлено тем, что для растений с их «прикрепленным образом жизни» начальные этапы видообразования часто связаны с географической изоляцией. Постепенно накапливающиеся в разделившихся популяциях мутации и хромосомные перестройки способствуют появлению и совершенствованию иных презиготических и постзиготических барьеров между видами, однако последние возникают у растений значительно позже (в эволюционных масштабах времени). В результате давно (миллионы и десятки миллионов лет назад) дивергировавшие виды растений при естественном или рукотворном ослаблении перзиготических барьеров для скрещивания часто сохраняют возможность при скрещивании давать плодовитое или способное размножаться вегетативно жизнеспособное потомство (Levin, 2012).

В большинстве случаев отдаленные межвидовые и даже межродовые гибриды у растений возникают там, где ареалы родительских видов, изменяющиеся с течением времени, соприкасаются или перекрываются. Последствия такой гибридизации могут быть различны (рис. 1). Если гибрид способен скрещиваться с родительскими видами и обладает признаками и свойствами, дающими ему преимущество перед родительскими видами, это может привести к тому, что гибрид заместит один или оба родительских вида и сформирует новый гибридогенный вид. Если гибрид менее жизнеспособен, но может скрещиваться с родительскими видами, это способствует интрогрессии отдельных генов в геномы «родительских» видов, что сохраняет исходные виды, но в новом качестве. Если гибрид жизнеспособен и плодовит, но есть хотя бы частичные проблемы

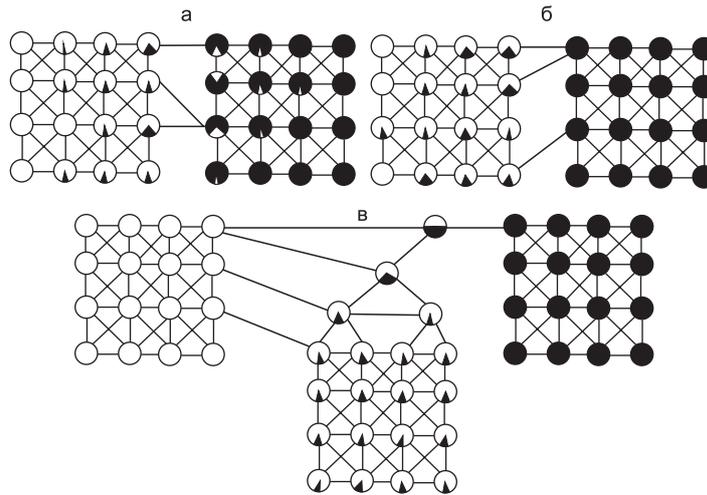


Рис. 1. Таксономические последствия межвидовой гибридизации.

а – два вида (расы) скрещиваются, на границе ареалов (в гибридной зоне) появляются особи с промежуточными признаками; б – то же, что и в случае а, но поток генов однонаправлен; в – в результате межвидовой гибридизации возникла раса, не скрещивающаяся с родительскими видами. Варианты а и б могут рассматриваться как один полиморфный вид, как два вида и подвид, как три подвиды одного вида; вариант в – как три «хороших» вида или как два вида, у одного из которых («белого») есть подвид. (С модификацией рис. 4–1 из: (Rieseberg, Wendel, 1993. P. 70–110)).

в скрещивании с родительскими видами, это может привести к формированию расы с промежуточными свойствами – таксономически результат может трактоваться как единый полиморфный вид или как 3 подвида, или как 2 вида и подвид. Если гибриды полностью стерильны, но способны к вегетативному размножению, они могут давать длительно существующие клоны (Камелин, 2004).

Генетические последствия гибридизации зависят от того, сохранился ли у гибрида тот же набор хромосом, который он получил от родителей, или у него произошло изменение плоидности. В этом отношении различают два типа гибридов (рис. 2):

1) с сохранением у гибрида числа хромосом в кариотипе, характерного для родительских видов (гомоплоидный гибрид);

2) с кратным изменением числа хромосом у потомства от межвидовых скрещиваний (аллополиплоид).

Если в результате гибридизации возник жизнеспособный гибрид 1-го типа (гомоплоид), но родительские кариотипы в известной степени различались, такие гибриды будут продуцировать гаметы с несбалансированным хромосомным набором, но и могут дать начало длительно существующему отличному от родителей и

имеющему свой отдельный ареал вегетативно или апомиктически размножающемуся клону (рис. 1). Некоторые из таких гибридов получили у систематиков статус видов, например эндемик Картлийской равнины (Грузия) – вегетативно размножающийся пион, гибрид между *Paenonia caucasica* и *P. tenuifolia*, носящий имя пиона Майко (*P. × majkoe*), или близкий к нему и тоже бесплодный эндемик Крыма пион Малеева (*P. × maleevii*), предками которого являются *P. daurica* и *P. tenuifolia* (Пунина и др., 2011).

Если кариотипы родителей существенно не различались, такие гибриды были обычно

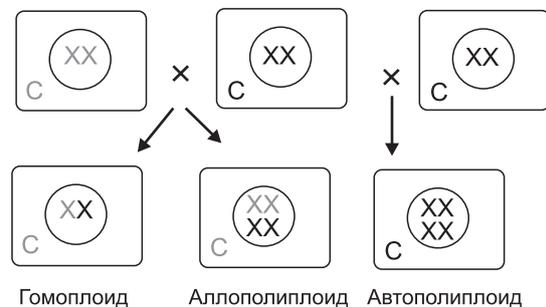


Рис. 2. Два типа гибридов (гомоплоид и аллополиплоид) и два типа полиплоидов (аллополиплоид и автополиплоид). С-цитоплазма, включая митохондрии и хлоропласты.

плодовиты и сохраняли способность к возвратному скрещиванию с родительскими видами. Примером может быть еще один пион-эндемик Грузии – *Paonia* × *chamaeleon*, вид гибридного происхождения, дающий всхожие семена как при самоопылении, так и при скрещивании с «родителями» *P. caucasica* и *P. mlkosewitschii* (Пунина и др., 2011).

Этот тип гибридизации назван «интрогрессивной гибридизацией», поскольку, как правило, сопровождается включением некоторой части генов одного вида в геном другого, что ведет к увеличению генетического разнообразия и появлению у родительских видов новых, ранее не присущих им черт. Иногда интрогрессивная гибридизация захватывает огромные пространства. Так, в Восточной Европе 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, уклоняющиеся в сторону то одного, то другого предка, распространены на пространстве, протянувшемся с запада на восток на 1000 км и с севера на юг на 300–500 км. Гибридные расы носят название ели финской (*P. fennica*), считается, что это молодой, не до конца сформировавшийся гибридогенный вид (Орлова, Егоров, 2011).

В зоне гибридизации двух видов лиственниц, *Larix sibirica* и *L. gmelinii*, сформировался гибрид, носящий название *L. × czekanowskii* и занимающий в Прибайкальской Сибири и Забайкалье полосу шириной 400–600 км.

В ряде случаев возникшие на границах ареалов интрогрессанты приобретают черты и качества, дающие им преимущества перед родителями. Так, на Кавказе гибридные, в разной степени схожие с родительскими видами ежевики осваивают новые местообитания: родительские виды ежевики – лесные, а гибриды приурочены к открытым местообитаниям (Камелин, 2004).

Подобные случаи описаны у европейских и североамериканских дубов, осин, берез, у некоторых родов злаков – для всех них характерны более или менее протяженные гибридные зоны, где идет более или менее интенсивный обмен генами между особями разных видов и гибриды в той или иной степени отличны от родителей. Фактически эволюционирующей

единицей здесь является не вид, а дву- или многовидовой комплекс из нескольких видов одного рода и разных сочетаний их гибридов, изолированных друг от друга факультативно преодолимыми презиготическими (обычно географическая изоляция и/или разные опылители) репродуктивными барьерами (Камелин, 2009). В. Грант (1984), последовательный сторонник генетической концепции вида, при описании таких комплексов из более или менее свободно гибридизирующих между собой видов использовал предложенный Р. Лотси термин «сингамеон» (рис. 3), полагая при этом, что сингамеоны есть отражение динамичности протекающего на наших глазах процесса видообразования и составляющие сингамеон природные расы есть все-таки не виды, а «полувиды» (*semispecies*).

КАК ЧАСТО ВСТРЕЧАЮТСЯ МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ В ПРИРОДЕ?

К началу 1970-х годов в литературе имелись сведения о 23 675 межвидовых гибридах у растений (природных и искусственно полученных), 2 993 (12,6 %) из них были гибриды между видами разных родов (Knobloch, 1972). По мнению

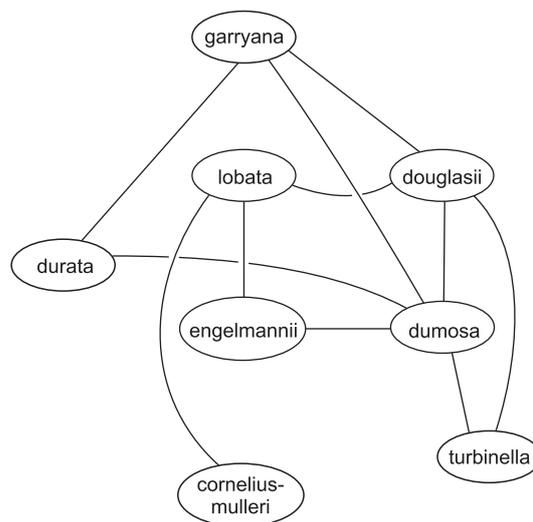


Рис. 3. Сингамеон – система скрещивающихся между собой видов (полувидов) североамериканских белых дубов (*Quercus alba sensu lato*).

Линии отражают наблюдавшиеся в природе случаи гибридизации (интрогрессии) (Из: Grant, 1981. P. 237).

агростолога Н.Н. Цвелёва (1976), не менее трети видов злаков имеют гибридное происхождение. По подсчетам J. Маллета (Mallet, 2005), 25 % видов растений Британских островов имеют гибридное происхождение. Около 3 % от 605 видов растений Британской Колумбии (Канада) – диплоиды гибридного происхождения, кроме того, 12,3 % видов – гибриды-аллополиплоиды (Vamosi, McEwen, 2013). К. Уитни с соавт. (Whitney *et al.*, 2010) собрали сведения о встречаемости гибридов среди 37 тыс. видов флоры Европы, Северной Америки и части Австралии, относящихся к 3212 родам 282 семейств сосудистых растений. Виды гибридного происхождения были отмечены в 40 % семейств и 16 % родов со средней частотой 9 гибридов на 100 видов негибридного происхождения. Частота встречаемости гибридогенных видов в природе была разной в разных филогенетических ветвях растений. Большинство зарегистрированных гибридов были гибриды между видами одного рода, межродовых гибридов зарегистрировано 3,5 % (чаще других – в семействах *Roaceae*, *Asteraceae* и *Orchidaceae*).

Размышляя над вышеприведенными цифрами о частоте встречаемости гибридогенных видов в природе, надо помнить, что в цитируемых исследованиях определение того, является ли вид гибридогенным или нет, было сделано на основе экспертной оценки морфологии природных образцов, т. е. учитывались гибриды, которые выглядят, как гибриды, а это чаще всего гибриды относительно недавнего происхождения. Принципиально иные результаты, говорящие об определяющей роли отдаленной гибридизации в эволюции растений, были получены при исследовании происхождения аллополиплоидов методами сравнительной геномики.

АЛЛОПОЛИПЛОИДИЯ КАК СПОСОБ САЛЬТАЦИОННОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Кариотипы отдаленных видов, как правило, различаются разного рода хромосомными перестройками. Как показал Г.Д. Карпеченко (Карпеченко, 1927, цит. по: Карпеченко, 1968), жизнеспособные и плодовитые гибриды между такими видами получаются лишь тогда, когда

потомок получает нередуцированное число хромосом от каждого из родителей, т. е. в результате аллополиплоидии. Впрочем, аллополиплоиды (амфидиплоиды) плодовиты не всегда. Согласно правилу Дарлингтона (Darlington, 1937), чем ниже плодовитость диплоидных (гомоплоидных) потомков от гибридизации двух видов, тем более плодовиты и жизнеспособны тетраплоидные (аллополиплоидные) потомки от скрещивания между этими видами. Правило Дарлингтона основано на принципиально важном хромосомном механизме поддержания видоспецифичного единообразия кариотипов: генетически сбалансированные гаметы возникают только при условии правильной попарной конъюгации и упорядоченного расхождения родительских хромосом в мейозе (Карпеченко, 1927, цит. по: Карпеченко, 1968). Если плодит гомоплоид, можно ожидать, что у аллотетраплоида в мейозе будут возникать квадрилваленты и, как следствие, несбалансированные гаметы.

Несколько механизмов ведут к появлению аллополиплоидов (рис. 4), среди которых основные – диплоидизация соматических тканей и формирование особями «родительского» поколения или гибридами в F1 **нередуцированных** гамет. Нередуцированные гаметы возникают

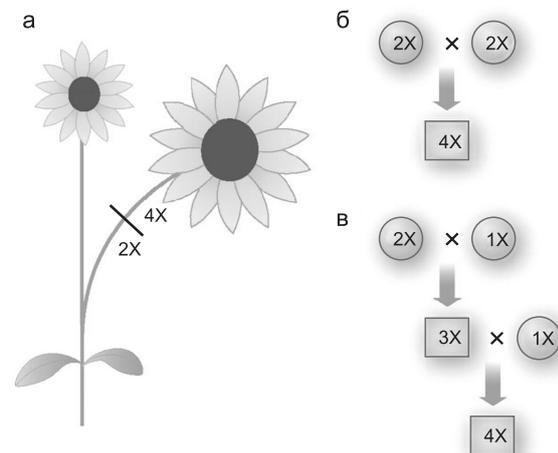


Рис. 4. Механизмы, ведущие к появлению аллополиплоида (из: (Rieseberg, Willis, 2007. P. 910–914)).

а – соматическая мутация у гомоплоида; б – слияние диплоидных гамет при межвидовой гибридизации; в – слияние диплоидной гаметы одного вида с гаплоидной другого вида дает гибридный триплоид, нередуцированные гаметы которого, сливаясь с гаплоидными гаметами одного из родителей, дают аллополиплоид.

несколькими способами: 1) благодаря нарушению ориентации веретена в мейозе II при микроспорогенезе; 2) вследствие отсутствия второго деления (в микро- и в макроспорогенезе); 3) в результате формирования гамет непосредственно из соматических клеток (апоспория) или вследствие трансформации мейоза в митоз (чаще при микроспорогенезе, но иногда и при макроспорогенезе) (Crismani *et al.*, 2013).

Частота формирования нередуцированных гамет у разных видов варьирует, она находится под генетическим контролем (может быть изменена отбором) и сильно зависит от окружающих условий (Ramsey, Schemske, 1998; Crismani *et al.*, 2013).

Сразу обратим внимание читателя на одно из обстоятельств, объясняющее, почему аллополиплоидия – один из основных путей видообразования у растений. Возникнув, аллополиплоиды сразу оказываются репродуктивно изолированы от своих диплоидных предков, помимо очевидных затруднений с упорядоченным расхождением хромосом в мейозе у триплоидов потомки от возвратного скрещивания диплоидного «родителя» и аллополиплоида часто гибнут на ранних стадиях развития из-за дисбаланса «отцовских» и «материнских» хромосом в эндосперме (Scott *et al.*, 2013).

КАК ЧАСТО ВСТРЕЧАЮТСЯ АЛЛОПОЛИПЛОИДЫ В ПРИРОДЕ

Исследуя кариотипы цветковых растений, Мюнцинг (Münzing, 1936) и Дарлингтон (Darlington, 1937) пришли к выводу, что кариотипы около половины видов цветковых растений полиплоидные. Стеббинс (Stebbins, 1950) полагал, что таких кариотипов примерно 30–35 %. В. Грант (Grant, 1963) предложил считать все растения, в кариотипе которых 28 и более хромосом, полиплоидами, такой расчет дал 47 % полиплоидов. По мнению Гольдблатта (Goldblatt, 1980), предложенный Грантом порог был неоправданно высок, а полиплоидами можно считать все растения, в кариотипах которых $2n$ более 18 хромосом, – таких около 70 %.

Эти оценки частоты встречаемости полиплоидов среди цветковых растений, со ссылками на авторов и без них часто цитируются ботаниками и генетиками. Но, очевидно, что строятся они

на предположениях, справедливость которых трудно обосновать. Результаты сравнительного исследования полностью секвенированных геномов, представляющих основные филогенетические ветви цветковых растений, показали, что все они имели в своей истории несколько актов полиплоидизации (рис. 5), сопровождавшей, как правило, межвидовую гибридизацию (Soltis P.S., Soltis D.E., 2009). Более того, общий предок всех цветковых уже имел геном полиплоидного происхождения! Следы по крайней мере двух обще-геномных дупликаций обнаруживаются в геноме современных голосеменных, причем первый зафиксированный акт дупликации их генома имел место не позднее чем 350 млн лет назад – т. е. до разделения предков современных сосудистых растений (Spermatophyta) на филогенетические ветви голосеменных и покрытосеменных, а второй – уже у предка собственно голосеменных, но до разделения филогенетических ветвей елей и сосен (около 100 млн лет назад) (Pavy *et al.*, 2012).

Расчет времени, когда происходили акты полиплоидизации генома цветковых растений (рис. 5), показывает, что более половины из них связаны с экологическими кризисами или приходятся на периоды смены геологических эпох (Fawcett *et al.*, 2009; D'Hont *et al.*, 2012). Если эти расчеты верны, можно предполагать, что аллополиплоиды имели больше шансов освоить новые экологические ниши, именно потомки аллополиплоидов смогли выжить в изменившихся экологических условиях.

СЕМЕЙСТВО КАПУСТНЫЕ КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ РОЛИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Роль и место полиплоидии и межвидовой гибридизации в эволюции цветковых растений прекрасно видны на примере растений из процветающего семейства Brassicaceae, к которому относятся 338 родов и 3709 видов, в том числе такие, как *Arabidopsis thaliana*, горчица, капуста, редька, репа, брюква и рапс. Геномы видов этого семейства, включая миниатюрный геном и кариотип *A. thaliana* (в гаплоидном геноме 100 млн п.н., $n = 5$), несут следы 5–6 и более

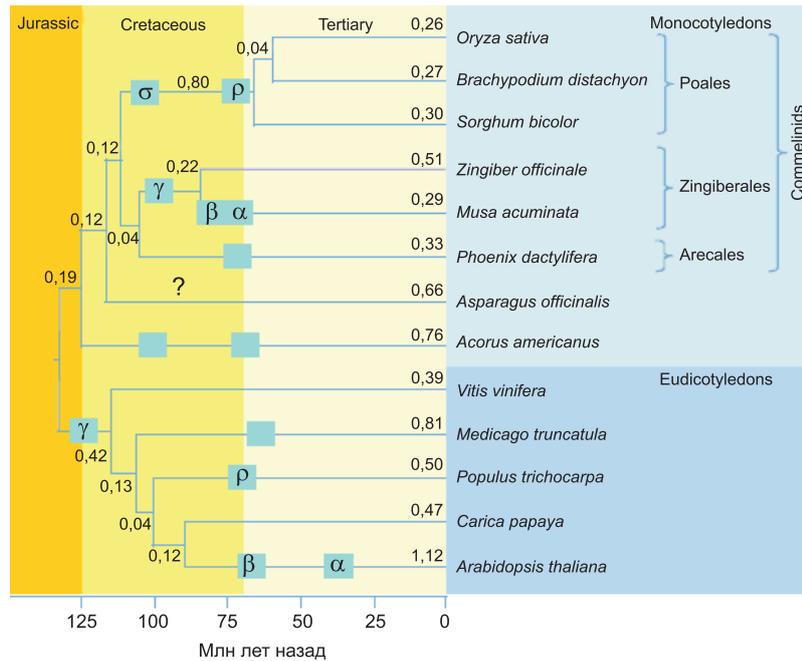


Рис. 5. Акты полиплоидизации геномов в эволюции цветковых растений, выявленные методами сравнительной геномики.

Каждый цветной прямоугольник на древе – единичный акт дупликации всего генома, чаще всего связанный с межвидовой гибридизацией (аллополиплоидизацией) (из: (D’Hont *et al.*, 2012. P. 213–217)).

раундов полиплоидизации. Первый зафиксированный акт полиплоидизации имел место, как уже сказано, около 350 млн лет назад. Второй (на рис. 5 и 6 обозначен как γ) – около 125 млн лет назад; β - и α -дупликации имели место около 65 млн и 25–40 млн лет назад соответственно. Их следы обнаружены в геномах всех капустных, но после их дивергенции с предками папайи и клеомовых. Предполагается, что α - и

β -дупликации резко увеличили адаптивную радиацию видов *Brassicaceae*. Время, когда произошли β - и α -дупликации, совпадает с экологическими катастрофами на границе мела и четвертичного периода (около 65 млн лет назад) и в конце эоцена (30–40 млн лет назад) – эти дупликации, вероятно, дали возможность *Brassicaceae* быстро адаптироваться к новым экологическим нишам (Jenczewski *et al.*, 2013).

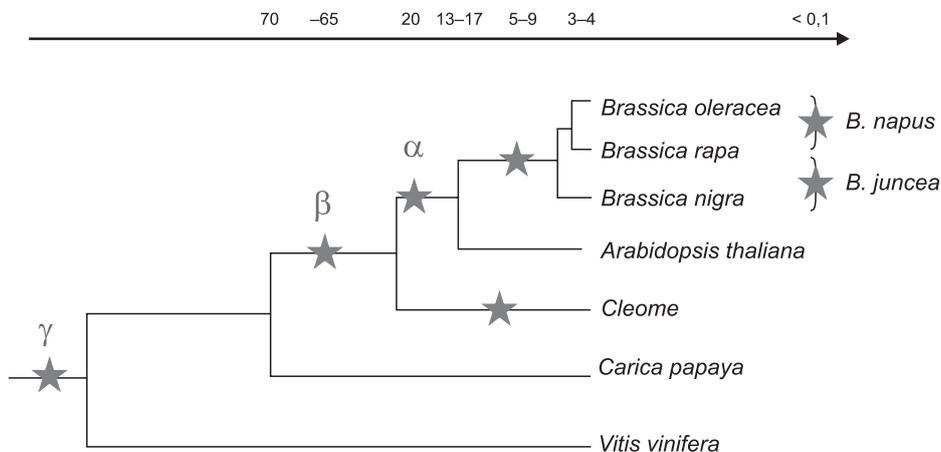


Рис. 6. Предковые и недавние дупликации генома (акты полиплоидизации) в геномах *Brassica* и родственных родов (из: (Jenczewski *et al.*, 2013. P. 171–186)).

Таким образом, можно говорить о том, что ранние этапы дифференциации видов *Brassicaceae* происходили на основе генома, который уже претерпел в своей истории не менее 4 актов полиплоидизации. При этом хромосомный набор прото-*Brassicaceae* был мало похож на полиплоидный – в нем было всего 8 пар хромосом, состоявших из 24 консервативных геномных блоков. У современных видов капустных число хромосом в геноме варьирует от $n = 4$ у физарии (*Physaria*), до $n =$ около 123 у *Cardamine concatenata*; к предковому кариотипу ближе всего кариотипы *Arabidopsis lyrata* и *Capsella rubella* (Lysak *et al.*, 2007; Mandáková *et al.*, 2010). Геномы и кариотипы, полиплоидная природа которых может быть установлена только при сравнительном геномном исследовании, называют палеополиплоидами.

Род *Brassica* возник после дубликации генома прото-*Brassica* вскоре после расхождения филогенетических ветвей *Brassica* и *Arabidopsis*, произошедшего примерно 13–17 млн лет назад, после чего началась дивергенция видов рода *Brassica*, сопровождавшаяся хромосомными перестройками и межвидовой гибридизацией (судя по хлоропластной ДНК, род полифилетичен), число хромосом в кариотипах разных видов шаг за шагом менялось, часть генов терялась, шла постепенная диплоидизация кариотипов, давшая более 10 видов с разным числом хромосом в геноме ($x = 7, 8, 9, 10, 11, 12$), в частности, три широко известных диплоидных вида – репу и пекинскую капусту (*B. rapa*) (AA, $2n = 20$), черную горчицу *B. nigra* (BB, $2n = 16$) и капусту огородную *B. oleracea* (CC, $2n = 18$) (Arias, Pires, 2012; Jenczewski *et al.*, 2013). Сравнение геномов этих видов показало, что А и С геномы более близки друг к другу, чем к В-геному *B. nigra* (Chen *et al.*, 2011). Хлоропластные геномы *B. oleracea* и *B. rapa* также ближе друг к другу, чем к геному хлоропластов *B. nigra* (Arias, Pires, 2012).

Наконец, несколько раундов геномных дубликаций произошло в роде *Brassica* совсем недавно, менее 10 тыс. лет назад (рис. 8), когда в результате серии межвидовых гибридизаций возникли 3 аллополиплоида: горчица русская или сарептская *B. juncea* (AABB, $2n = 36$), рапс *B. napus* (AACC, $2n = 38$) и горчица абиссинская или эфиопская *B. carinata* (BBCC, $2n = 34$)

(U, 1935; Jenczewski *et al.*, 2013). Судя по сходству рДНК, сначала на Ближнем Востоке возникла *B. juncea*, постепенно, двумя потоками, попавшая в Индию и Китай (Chen *et al.*, 2013), затем, ближе к нашему времени, – *B. carinata* и совсем недавно – *B. napus* (Gómez-Campo, Prakash, 1999; Allender, King, 2010). Аллогексаплоидные *Brassica* с геномной формулой AABBCC в природе до сих пор не встречались, однако они могут быть получены экспериментально. Поскольку тетраплоидные *Brassica* появились в природе только недавно, природные гексаплоиды *Brassica*, возможно, просто еще не успели появиться (Chen *et al.*, 2011).

Сравнение хлоропластных геномов показывает, что вид *B. nigra* был донором цитоплазмы для *B. carinata*, *B. rapa* – для *B. juncea*, а *B. napus*, по-видимому, возникал неоднократно, причем в качестве материнского растения могли быть и репа, и капуста (Gómez-Campo, Prakash, 1999; Allender, King, 2010).

Ресинтезированные аллополиплоиды из рода *Brassica* оказались прекрасной моделью для исследования ранних этапов эволюции

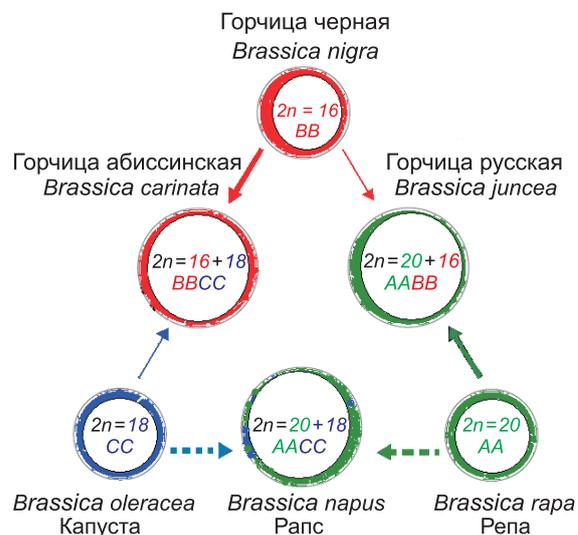


Рис. 7. В результате межвидовой гибридизации капусты (*B. oleracea*), репы (*B. rapa*) и черной (французской) горчицы (*B. nigra*) возникли аллополиплоидные виды *B. carinata* (абиссинская или эфиопская горчица), *B. juncea* (русская или сарептская горчица) и *B. napus* (рапс) (U, 1935).

Толстые стрелки показывают происхождение хлоропластов и митохондрий (Gómez-Campo, Prakash, 1999. P. 33–58; Allender, King, 2010. P. 54).

геномов и кариотипов у видов, возникших путем межвидовой гибридизации. Эксперименты показали, что *B. juncea* с трудом, но может быть ресинтезирована путем скрещивания *B. rapa* и *B. nigra*. Жизнеспособное потомство получается редко (из тысячной доли семян), причем гибридизация идет более успешно, если *B. rapa* выступает в качестве материнского растения. В свою очередь, *B. carinata* легче получить, если в скрещивании *B. nigra* и *B. oleracea* первый из этих видов выполняет роль материнского растения. Реципрокные скрещивания этих видов редко бывают успешны (Chen *et al.*, 2011). Напротив, скрещивания *B. rapa* и *B. oleracea* (предки *B. napus*) обычно успешны в обоих направлениях, что вполне согласуется с данными о происхождении хлоропластной ДНК у «натуральной» *B. napus*, в клетках которой обнаруживаются варианты, ранее найденные в цитоплазматических геномах и *B. rapa*, и *B. oleracea* (Gómez-Campo, Prakash, 1999; Allender, King, 2010).

У ресинтезированных аллополиплоидов из рода *Brassica* (*B. napus*, *B. carinata*, *B. juncea*) наблюдается такое характерное для гибридов первых поколений явление, как увеличение общей массы растений. Причина здесь именно в сочетании разных геномов, а не в полиплоидии: у искусственно полученных автотетраплоидных *B. oleracea* и *B. rapa* увеличение размеров не наблюдается. В первых поколениях ресинтезированные гибриды полиморфны: даже в разных линиях, происходящих от одного гибрида 1-го поколения, наблюдаются разное время цветения, разные размеры и морфология цветка и листьев; могут сильно различаться рост и вес растений (Pires, Gaeta, 2011).

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТИВНЫХ НОВООБРАЗОВАНИЙ И ПОЛИМОРФИЗМА ПОТОМСТВА У АЛЛОПОЛИПЛОИДОВ

Морфологические изменения аллополиплоидов в сравнении с родительскими видами могут быть связаны как с аддитивными, пропорциональными увеличению числа копий гена у аллополиплоида в сравнении с диплоидными предками, так и с неаддитивными изменениями протеома гибрида в сравнении с родителями

(Albertin *et al.*, 2006; te Beest *et al.*, 2012). При этом отмечается, что у ресинтезированных *B. napus* экспрессия генов обще клеточного действия («генов домашнего хозяйства») не изменена в сравнении с «родителями», в то время как набор белков листьев сильно изменен (Kong *et al.*, 2011). О том, что именно процесс слияния отдаленно родственных геномов является первопричиной изменения уровня экспрессии многих генов, говорит то, что у автополиплоидов *Brassica* транскриптом не меняется или меняется незначительно (Gaeta *et al.*, 2009).

У аллополиплоидных гибридов *Arabidopsis* около 5 % 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*, т. е. вида, морфологические признаки которого подавлены у гибрида. Это относится как к белок-кодирующим генам, так и к генам рРНК (Pikaard, 2001).

Две характеристики транскриптома аллополиплоидов заслуживают внимания. Во-первых, нужно отметить, что вклад родительских геномов в общий пул транскриптов гибрида обычно разный и, во-вторых, у разных объектов примерно треть генов одного из родителей увеличивает или снижает уровень своей экспрессии до уровня, при котором суммарный уровень транскрипции у аллополиплоида будет таким же, каким был у одного из предков (Yoo *et al.*, 2013). Относительный уровень экспрессии одних и тех же генов, полученных аллополиплоидом от родителей, может отличаться в разных тканях, при этом в одних тканях могут быть активны гены, полученные от одного родителя, а в других тканях – аллели того же гена, полученные от другого родителя (Pikaard, 2001).

Изменение транскрипции многих генов после слияния двух разных геномов может быть обусловлено тем, что аллельные гены каждого из родительских субгеномов аллополиплоида различаются последовательностями промоторов, энхансеров, сайленсеров и мотивами, располагающимися на 3'- и 5'-нетранслируемых участках генов, которые как раз определяют скорость транскрипции, время жизни и положение транскриптов в клетке. С другой стороны, в геноме аллополиплоидов существует общий

пул трансфакторов (таких как факторы транскрипции и микроРНК), регулирующих работу генов предтранскрипционно и посттранскрипционно. Поскольку у возникшего в результате отдаленной гибридизации аллополиплоида аллели генов разного происхождения с вероятностью, пропорциональной эволюционному расстоянию между «родительскими» видами, различаются мутациями в структурных и регуляторных районах гомеологичных аллелей, это открывает возможность для 1) дифференциальной экспрессии гомеологичных генов, 2) разной продолжительности жизни колируемых ими РНК и белков, 3) разной локализации транскриптов и протеинов в клетке и в эволюционной перспективе, 4) возможность дифференциации их функций.

Среди трансфакторов, влияющих на изменение паттерна транскрипции у аллополиплоида в сравнении с родительскими видами, существенную роль играют различия в метилировании геномов «родительских» видов, причем в большей степени задействовано метилирование цитозина, чем гистонов (He *et al.*, 2010). Неаддитивная экспрессия родительских геномов у аллополиплоидных *Arabidopsis* связана с разной эффективностью взаимодействия с мишенями miRNA (Ha *et al.*, 2009).

ОБЪЕДИНЕНИЕ В ОДНОМ ЯДРЕ НЕСКОЛЬКИХ РАЗНЫХ ГЕНОМОВ ВЕДЕТ К ГЕНОМНОМУ ШОКУ И ВСПЛЕСКУ МУТАЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Исследование ресинтезированных аллотетраплоидов *Brassica* показало высокую скорость перестроек геномов и кариотипов у вновь возникших аллополиплоидов. Сонг с соавт. (Song *et al.*, 1995), а затем и другие исследователи (Gaeta *et al.*, 2007; Szadkowski *et al.*, 2011; Xiong *et al.*, 2011 и др.) показали, что в геномах первых пяти поколений ресинтезированных гибридов *B. napus* (размножавшихся затем самооплодотворением) происходят множественные перестройки генома, выявляемые при анализе паттерна рестрикции геномной ДНК. Важно, что в разных линиях гибридов накапливаются разные изменения генома. Накапливаются они не совсем случайно – некоторые районы гено-

ма более подвержены изменениям, чем другие (Gaeta *et al.*, 2007). Число хромосом у гибридов в последующих поколениях может в некоторой степени меняться, но проявляется отчетливая тенденция к сохранению баланса генов: утрата одной хромосомы или пары хромосом, происходящих от одного родителя, как правило, компенсируется добавлением соответствующего количества гомеологичных хромосом из другого родительского генома (Szadkowski *et al.*, 2011; Xiong *et al.*, 2011).

Утрата хромосом одного из родителей у аллополиплоидов чаще всего связана с центромерами. Некоторые из центромеров гибрида не способны функционировать, не связаны с веретеном и потому не способны расходиться к полюсам или расходятся недопустимо медленно. На некоторых хромосомах у гибрида, наоборот, могут возникнуть *de novo* вторые центромеры, что также затрудняет правильное расхождение хроматид (Gernand *et al.*, 2005; Ishii *et al.*, 2013).

Проблемы с сегрегацией хромосом 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, которые с этой ДНК взаимодействуют (Lermontova, Schubert, 2013). Предполагается, что быстрая эволюция центромерной ДНК и взаимодействующих с ДНК доменов центромерных белков – явления связанные. По-видимому, комплементарная комбинация видоспецифичной центромерной ДНК и видоспецифичного гистона CENH3 способствует быстрому расхождению хромосом в мейозе, в результате чего лучшие по качеству центромеры с большей вероятностью попадают в клетки макроспоры и передаются потомству (Lermontova, Schubert, 2013). С другой стороны, «плохие» центромерные комплексы, в которых, например, центромерные ДНК и протеины CENH3 не очень подходят друг другу, будут недостаточно хорошо работать или не будут формироваться вовсе, как это происходит у межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* (Sanei *et al.*, 2011) или у гибридов, полученных от скрещивания злаков, дивергировавших 50–60 млн лет назад, таких как *Triticum* × *Pennisetum* (Gernand *et al.*, 2005) или *Avena* × *Pennisetum* (Ishii *et al.*, 2013).

На частоту и спектр возникающих в геноме аллополиплоидов генных мутаций влияют ядерно-цитоплазматические отношения. Исследование реципрокных гибридов *B. rapa* и *B. oleraceae* показало, что в синтетической линии, имеющей А-цитоплазму, изменения А-субгенома происходят реже, чем изменения С-субгенома (Song *et al.*, 1995; Jenczewski *et al.*, 2013). У аллополиплоидов, возникших в результате соматического удвоения хромосом (рис. 4, а), частота хромосомных перестроек между гомеологами меньше, чем частота перестроек в мейозе у аллополиплоидов, возникших из нередуцированных гамет (рис. 4, б) (Szadkowski *et al.*, 2011).

Одним из механизмов, ведущих к мутационным изменениям в гибридном геноме на начальном этапе его существования, пока он находится в состоянии геномного стресса, может быть мутагенез, связанный с активностью транспозонов. Явление это хорошо изучено на примере гибридов подсолнечника: *Helianthus annuus* ($2n = 18-20$) и *H. petiolaris* ($2n = 18$) – диплоидные родительские виды подсолнечника. В результате гомоплоидной гибридизации они дали три вида: *H. anomalus* ($2n = 20$), *H. deserticola* ($2n = 20$) и *H. paradoxus* ($2n = 12$), при этом размер генома у гибридных видов увеличился более чем в полтора раза, а число копий транспозона *Ty3/gypsy* в геномах гибридогенных видов больше, чем в «родительских» геномах в 5–24 раза (Ungerer *et al.*, 2006).

Исследования последнего времени показали, что центральную роль в процессах, ведущих к экспансии транспозонов у первых поколений гибридов, в изменениях транскрипции и трансляции геномов и в развитии гибридной стерильности играют эпигенетические изменения, модулируемые тремя классами малых ядерных РНК (miRNA, ta-siRNA и siRNA) (Ha *et al.*, 2009; He *et al.*, 2010; Ng *et al.*, 2012). Многие из них консервативны, но некоторые быстро эволюционируют. Так, сравнение геномов *Arabidopsis thaliana* и *A. lyrata*, видов, дивергировавших около 10 млн лет назад, показало, что два этих вида различаются по 24–32 % локусов miRNA, которые появились или были утрачены за время дивергенции (Fahlgren *et al.*, 2010; Ma *et al.*, 2010). Кроме различий по набору генов малых РНК, различия между видами и конф-

ликт геномов у гибридов могут быть связаны с модификацией разрезания предшественников miRNA, проходящего при участии DICER-подобных протеинов (Cuperus *et al.*, 2011; Ng *et al.*, 2012).

Процесс видообразования завершается, когда возникают жесткие репродуктивные барьеры между дивергировавшими видами. В некоторых случаях их становление определенно связано с мутагенезом, индуцированным нарушением геномного инпринтинга в результате конфликта геномов (Ng *et al.*, 2012). Например, у гибридов между диплоидным *A. thaliana* и тетраплоидом *A. arenosa* обычно молчащие транспозоны *Athila* экспрессируются с отцовского субгенома; экспансия *Athila* коррелирует с нарушением развития семян (Josefsson *et al.*, 2006).

Замечательно, что гены, удвоившиеся после возникновения аллополиплоидного генома, часто имеют асимметричную скорость эволюции, когда одна копия остается похожей на «предковый» ген, а вторая быстро эволюционирует и в долговременной перспективе способна приобрести новые функции (Levy *et al.*, 2013).

Геном полиплоидов постепенно теряет часть дублированных генов. Так, геном бананов *Musa accuminata* ($2n = 22$), который 75–100 млн лет назад прошел через три раунда полиплоидизации, состоит сейчас из 36 542 протеин-кодирующих генов. Теоретически каждый из генов должен бы быть представлен 4 копиями разного происхождения. Но в геноме бананов только 10 % генов представлено 4 копиями, а большинство (65,4 %) генов представлено в геноме лишь одной копией (D’Hont *et al.*, 2012). Сохраняются гены, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, и регуляторные гены, т. е. гены, для которых существенным является баланс дозы продуктов транскрипции и трансляции.

**ЦИКЛ: ГИБРИДИЗАЦИЯ –
ГЕНОМНЫЙ ШОК –
СТАБИЛИЗАЦИЯ ГЕНОМА –
ДИПЛОИДИЗАЦИЯ –
ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ
ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

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 предлагаем называть такие кариотипы эуполиплоидами (Родионов и др., 2010). Стабилизация эта относительна – некоторые хромосомы эуполиплоида могут быть вовлечены в хромосомные перестройки (транслокации и инверсии). Постепенно за счет транслокаций и инверсий кариотип перестраивается, причем в разных филогенетических ветвях по-разному, однако, как правило, постепенно 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. Наиболее часты транслокации, захватывающие целое плечо хромосомы и инсерции целых хромосом в центромерные районы других хромосом (Lysak *et al.*, 2007; International Brachypodium Initiative ..., 2010; Родионов и др., 2013).

Постепенная диплоидизация генома эуполиплоида за счет транслокаций и инсерций превращает его в кариотип, с кариологической точки зрения не отличимый от диплоидного, с некоторым, характерным для рода, базисным основным числом хромосом x . Например, в кариотипе *Zingiber biebersteiniana* $c n = 2, x = 2$, а в кариотипе *Brassica rapa* $c n = 10, x = 10$. Исходно полиплоидная природа этих кариотипов может быть выявлена только в сравнительных геномных исследованиях. Такие геномы и такие кариотипы, как уже сказано, называют палеополиплоидными.

Достигшие уровня эуполиплоида и/или уровня палеополиплоида виды вновь вступают в гибридизацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно утверждать, что в истории всех таксонов современных цветковых растений неоднократно повторялся цикл:

1) межвидовая гибридизация. Результат: возникает гибридный геном, часто аллополиплоидный, для которого характерно состояние геномного шока, сопровождающееся множест-

венными генетическими и эпигенетическими изменениями, экспансией транспозонов и утратой части генов;

2) стабилизация гибрида на уровне гомополиплоида или, чаще, аллополиплоида вследствие постепенной утраты части генов и хромосом – состояние эуполиплоида;

3) постепенная диплоидизация аллополиплоидного генома, переход его в состояние палеополиплоида.

И далее эта последовательность событий повторяется.

ЛИТЕРАТУРА

- Вульф Е.В. Иозеф Кельрейтер, его жизнь и научные труды // Кельрейтер И. Ученые о поле и гибридизации растений. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1940. С. 9–46.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во «Азбука», 2004. 228 с.
- Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1. 2009. С. 141–149.
- Карпаченко Г.Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleraceae* L. (К проблеме экспериментального видообразования) // Классики советской генетики 1920–1940 / Ред. П.М. Жуковский. Л.: Наука, 1968. С. 461–511.
- Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // Новости систематики высших растений / Ред. Н.Н. Цвелев. Т. 42. М.; СПб.: Товарищество научных изданий, 2011. С. 5–23.
- Пунина Е.О., Мордак Е.В., Тимухин И.Н., Литвинская С.А. Конспект нотовидов рода *Paeonia* L. (Paeoniaceae) Кавказа и Крыма // Новости систематики высших растений / Ред. Н.Н. Цвелев. Т. 42. М.; СПб.: Товарищество научных изданий, 2011. С. 120–131.
- 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 субантарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1598–1608.
- Родионов А.В., Коцеруба В.В., Ким Е.С. и др. Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 225–229.
- Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Albertin W., Balliau T., Brabant P. *et al.* Numerous and rapid nonstochastic modifications of gene products in newly synthesized *Brassica napus* allotetraploids // Genetics. 2006. V. 173. P. 1101–1113.
- Allender C.J., King G.H. Origins of the amphiploid species *Brassica napus* L. investigated by chloroplast and nuclear molecular markers // BMC Plant Biol. 2010. V. 10. P. 54.

- Arias T., Pires J.C. A fully resolved chloroplast phylogeny of the brassica crops and wild relatives (Brassicaceae: Brassicaceae): Novel clades and potential taxonomic implications // *Taxon*. 2012. V. 61. P. 980–988.
- Bateson B. William Bateson, F.R.S. *Naturalist: His Essays & Addresses, Together With a Short Account of His Life*. Cambridge: The Univ. Press, 1928. P. 93.
- Chen S., Nelson M.N., Chèvre A.-M. *et al.* Trigenomic bridges for *Brassica* improvement // *Critical Rev. Plant Sci.* 2011. V. 30. P. 524–547.
- Chen S., Wan Z., Nelson M.N. *et al.* Evidence from genome-wide simple sequence repeat markers for a polyphyletic origin and secondary centers of genetic diversity of *Brassica juncea* in China and India // *J. Hered.* 2013. V. 104. P. 416–427.
- Crismani W., Girard C., Mercier R. Tinkering with meiosis // *J. Exp. Botany*. 2013. V. 64. P. 55–65.
- Cuperus J.T., Fahlgren N., Carrington J.C. Evolution and functional diversification of miRNA genes // *Plant Cell*. 2011. V. 23. P. 431–442.
- 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.
- Darlington C.D. *Recent Advances in Cytology*. Philadelphia: Blakiston, 1937.
- Fahlgren N., Jogdeo S., Kasschau K.D. *et al.* MicroRNA gene evolution in *Arabidopsis lyrata* and *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 1074–1089.
- Fawcett J.A., Maere S., Van de Peer Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous-Tertiary extinction event // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 5737–5742.
- Gaeta R.T., Pires J.C., Iniguez-Luy F. *et al.* Genomic changes in resynthesized *Brassica napus* and their effects on gene expression and phenotype // *Plant Cell*. 2007. V. 19. P. 1–15.
- Gaeta R.T., Yoo S.Y., Pires J.C. *et al.* Analysis of gene expression in resynthesized *Brassica napus* allopolyploids using *Arabidopsis* 70 mer oligo microarrays // *PLoS One*. 2009. V. 4. P. e4760.
- 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.
- Goldblatt P. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons // *Polyploidy: Biological Relevance* / Ed. W.H. Lewis. N.Y.: Plenum Press, 1980. P. 219–239.
- Gómez-Campo C., Prakash S. Origin and domestication // *Developments in Plant Genetics and Breeding*. V. 4. *Biology of Brassica Coenospecies* / Ed. C. Gomez-Campo. Amsterdam: Elsevier, 1999. P. 33–58.
- Grant V. *The Origins of Adaptations*. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1963.
- Ha M., Lu J., Tian L. *et al.* Small RNAs serve as a genetic buffer against genomic shock in *Arabidopsis* interspecific hybrids and allopolyploids // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 17835–17840.
- He G., Zhu X., Elling A.A. *et al.* Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 17–33.
- International *Brachypodium* Initiative 2010. Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon* // *Nature*. 2010. V. 463. P. 763–768.
- Ishii T., Tanaka H., Eltayeb A.E., Tsujimoto H. Wide hybridization between oat and pearl millet belonging to different subfamilies of Poaceae // *Plant Reprod*. 2013. V. 26. P. 25–32.
- Jenczewski E., Chevre A.M., Alix K. Chromosomal and gene expression in *Brassica* allopolyploids // *Polyploids and hybrid genomics* / Ed. Z.J. Chen, J.A. Bichler. Ames: Wiley-Blackwell, 2013. P. 171–186.
- Josefsson C., Dilkes B., Comai L. Parent-dependent loss of gene silencing during interspecies hybridization // *Curr. Biol*. 2006. V. 16. P. 1322–1328.
- Knobloch I.W. Intergeneric hybridization in flowering plants // *Taxon*. 1972. V. 21. P. 97–103.
- Kong F., Mao S., Jiang J. *et al.* Proteomic changes in newly synthesized *Brassica napus* allotetraploid and their early generations // *Mol. Biol. Rep.* 2011. V. 29. P. 927–935.
- Lermontova I., Schubert I. CENH3 for establishing and maintaining centromeres // *Plant Centromere Biology* / Ed. J. Jiang, J.A. Bichler. Oxford: Wiley-Blackwell, 2013. P. 67–82.
- Levin D.A. The long wait for hybrid sterility in flowering plants // *New Phytol*. 2012. V. 196. P. 666–670.
- Levy A.A., Tirosh I., Reikhav S. *et al.* Yeast hybrids and polyploids as models in evolutionary studies // *Polyploids and hybrid genomics* / Ed. Z.J. Chen, J.A. Bichler. Ames: Wiley-Blackwell, 2013. P. 3–14.
- Lysak M.A., Cheung K., Kitschke M., Bureš P. Ancestral chromosomal blocks are triplicated in Brassicaceae species with varying chromosome number and genome size // *Plant Physiol*. 2007. V. 145. P. 402–410.
- Ma Z., Coruh C., Axtell M.J. *Arabidopsis lyrata* small RNAs: transient miRNA and small interfering RNA loci within the *Arabidopsis* genus // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 1090–1103.
- Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends Ecol. Evol.* 2005. V. 20. P. 229–237.
- Mandáková T., Joly S., Krzywinski M. *et al.* Fast diploidization in close mesopolyploid relatives of *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 2277–2290.
- Müntzing A. The evolutionary significance of autopolyploidy // *Hereditas*. 1936. V. 21. P. 263–378.
- Ng D. W.-K., Lu J., Chen Z.J. Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 154–161.
- Pavy N., Pelgas B., Laroche J. *et al.* A spruce gene map infers ancient plant genome reshuffling and subsequent slow evolution in the gymnosperm lineage leading to extant conifers // *BMC Biol.* 2012. V. 10. P. 84.
- Pikaard C.S. Genomic change and gene silencing in polyploids // *Trends Genet.* 2001. V. 17. P. 675–677.
- Pires J.C., Gaeta R.T. Structural and functional evolution of resynthesized polyploids // *Genetics and Genomics of the Brassicaceae* / Ed. R. Schmidt, I. Bancroft. N.Y., Dordrecht, Heidelberg, London: Springer, 2011. P. 195–214.
- Ramsey J., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1998. V. 29. P. 467–501.

- Report of the Third International Conference 1906 on Genetics; Hybridization (the cross-breeding of genera or species), the cross-breeding of varieties, and general plant-breeding / Ed. W. Wilks. L.: Sportiswoode & Co., 1906. 492 p.
- Rieseberg L.H., Wendel J.F. Introgression and its consequences in plants // Hybrid Zones and the Evolutionary Process / Ed. R.G. Harrison. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1993. P. 70–110.
- Rieseberg L.H., Willis J.H. Plant speciation // Science. 2007. V. 317. P. 910–914.
- 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.
- Scott R.J., Tratt J.L., Bolbol A. Seed development in inter-ploidy hybrids // Polyploid and Hybrid Genomics / Ed. Z.J. Chen, J.A. Bichler. Ames: Wiley-Blackwell, 2013. P. 271–290.
- Soltis P.S., Soltis D.E. The role of hybridization in plant speciation // Annu. Rev. Plant Biol. 2009. V. 60. P. 561–588.
- Song K., Lu P., Tang K., Osborn T.C. Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploidy evolution // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1995. V. 92. P. 7719–7723.
- Stebbins G.L. Variation and Evolution in Plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1950.
- Szadkowski E., Eber F., Huteau V. *et al.* Polyploid formation pathways have an impact on genetic rearrangements in resynthesized *Brassica napus* // New Phytol. 2011. V. 191. P. 884–894.
- te Beest M., Le Roux J.J., Richardson D.M. *et al.* The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions // Ann. Botany. 2012. V. 109. P. 19–45.
- U N. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization // Jap. J. Bot. 1935. V. 7. P. 389–452.
- 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.
- Vamosi J.C., McEwen J.R. Origin, elevation, and evolutionary success of hybrids and polyploids in British Columbia, Canada // Botany. 2013. V. 91. P. 182–188.
- Whitney K.D., Ahern J.R., Campbell L.G. *et al.* Patterns of hybridization in plants // Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst. 2010. V. 12. P. 175–182.
- 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.
- Yoo M.-J., Szadkowski E., Wendel J.F. Homoeolog expression bias and expression level dominance in allopolyploid cotton // Heredity. 2013. V. 110. P. 171–180.