

## ЭВОЛЮЦИЯ БАЗОВОГО ЧИСЛА ХРОМОСОМ В СЕМЕЙСТВЕ ЗЛАКОВЫХ (POACEAE BARNH.)

А.И. Щапова

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

Семейство злаков (Poaceae Barnh.) является одним из крупных таксонов среди покрытосеменных растений, включает более 10 тыс. видов, 700 родов, 41 трибу. Приведены результаты сравнительного анализа базовых чисел хромосом (БЧХ) (основного числа хромосом гаплоидного генома) у видов злаков 372 родов 37 разных триб. Показано, что при наличии в семействе злаков большого разнообразия БЧХ ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13$ ) этот признак оказался очень консервативным, виды одного рода имеют преимущественно одно БЧХ. При этом у большинства родов  $x = 10$  (31,9%) и  $x = 7$  (29,5%). У 25 триб различий между родами по БЧХ не обнаружено: одна триба имеет  $x = 13$ , две –  $x = 7$ , три –  $x = 11$ , четыре –  $x = 10$ , пятнадцать –  $x = 12$ . Остальные трибы имеют несколько БЧХ. Наибольшее разнообразие по БЧХ обнаружено у трибы Pooae ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13$ ).

С помощью RFLP (restriction fragment length polymorphism) и EST-SSR-маркеров установлена гомология генетических карт геномов у видов, принадлежащих не только к разным трибам, но и даже к разным подсемействам злаков. Приведены также экспериментальные доказательства того, что разнообразие БЧХ в семействе злаков является следствием многократной гибридизации с последующей полиплоидизацией и дисплоидизацией предковых малохромосомных видов.

Результаты кариологических исследований по определению чисел хромосом и молекулярных исследований по составлению генетических карт у видов злаков, составленных с использованием RFLP и EST-SSR маркеров, указывают на то, что эволюционные преобразования гаплоидных геномов, а следовательно и их БЧХ, путем полиплоидизации и дисплоидизации в основном были завершены у предковых форм ныне существующих родов. Имеющееся разнообразие БЧХ в семействе злаков, вероятно, является следствием того, что предковые формы разных родов претерпели разную степень полиплоидизации и дисплоидизации, а филогению видов злаков разных родов следует рассматривать не как производные от одного предкового прародителя полиплоидного генома, а как параллельные ряды, произошедшие от гибридизации разных близкородственных малохромосомных видов.

Предполагается, что дальнейшее преобразование гаплоидных геномов у предковых форм посредством полиплоидизации и дисплоидизации было приостановлено в период перехода злаков на устойчивую спорофитную фазу жизненного цикла. Основным фактором, наложившим запрет на этот процесс, возможно, явилось существенное преобразование в этот период архитектуры клеточного ядра в связи с переходом его на устойчивую диплофазу.

**Ключевые слова:** семейство злаковых, базовое число хромосом, гаплоидный геном, систематика, филогения, эволюция видов.

### Введение

Семейство злаков (Poaceae Barnh. = Gramineae Juss.) является одним из крупных семейств цветковых растений. По количеству родов оно уступает только семейству Asteraceae (Сложноцветные). Злаки занимают обособленное положение по многим морфологическим

признакам не только среди покрытосеменных растений, но и в пределах класса однодольных (Liliopsida). Исходя из обособленности злаков, многие исследователи пришли к выводу, что ни один из современных порядков однодольных не может быть предковым по отношению к злакам (Цвелев, 1976). Предполагают также, что семенные растения появились в конце ме-

зозойской эры (75 млн лет назад) (Рейвн и др., 1990), а древние ископаемые злаки обнаружены в палеоцене–эоцене (50–60 млн лет назад) (Ben-netzen, Freeling, 1997).

Исследованию видов злаков и их систематики посвящено большое число работ. На основании морфологических, анатомических, биохимических и ряда других признаков виды злаков объединены в рода, трибы и подсемейства. В семейство злаков по данным разных исследователей, включено более 10000 видов, 700 родов, 41 триба (Tzvelev, 1989; Kellogg, 1998, 2001). Согласно систематике, предложенной Н.Н. Цвелевым (Tzvelev, 1989), все имеющееся разнообразие видов злаков поделено на два подсемейства: **Vambusoideae** и **Pooideae**. В подсемейство **Vambusoideae** включено 14 триб, а в **Pooideae** 27 триб пяти разных групп: Оризоидные, Фестикоидные, Арундиноидные, Хлоридоидные и Паникоидные.

Однако в последние годы в систематику семейства злаков внесены некоторые изменения, касающиеся в основном деления подсемейства **Pooideae** на несколько подсемейств: **Oryzoideae**, **Pooideae**, **Arundinoideae**, **Chloridoideae**, **Panicoidae** (Mathews *et al.*, 2000). Трибы злаков подсемейства **Pooideae**, отнесенные Н.Н. Цвелевым к разным группам, вошли по новой классификации в разряд подсемейств. Продолжаются также исследования по уточнению систематики видов разных триб злаков (Goncharov *et al.*, 2009).

Однако, несмотря на проведенные многочисленные исследования, филогения семейства злаков остается детально неизученной. В данной работе приведены результаты сравнительного анализа цитологических и молекулярных исследований по выяснению эволюции базового числа хромосом злаков (основного числа хромосом, или наименьшего гаплоидного числа хромосом в полиплоидном ряду видов одного рода (БЧХ)).

#### Разнообразие базового числа хромосом в семействе злаковых

Еще в 1931 г. Н.П. Авдуловым было установлено, что в семействе злаков размер хромосом и базовое число хромосом генома, являются признаками постоянными в пределах не только большинства родов, но и даже отдельных триб

(Авдулов, 1931). Им было проведено кариологическое исследование видов 106 разных родов злаков. В результате этого исследования было установлено, что виды одного рода не различаются по БЧХ, а размах изменчивости по БЧХ видов разных родов составил от  $x = 5$  до  $x = 12$ . При этом у большинства родов  $x = 7$  и  $x = 10$ . У видов одного рода (*Briza* L.) базовое число хромосом оказалось  $x = 5$ , а у видов родов *Schismus* Beauv. и *Sphenopus* Trin. –  $x = 6$ . Кроме этого было установлено, что кариотипы видов злаков различаются по уровню ploидности и размеру хромосом. Наиболее крупные хромосомы имеют виды трибы **Hordeae** (= **Triticeae**) с  $x = 7$ . Результаты этого исследования стимулировали проведение кариологических работ по определению базового числа хромосом у большего числа видов злаков, представляющих интерес не только для систематики, но и филогении.

Наиболее полная сводка результатов по подсчету чисел хромосом у покрытосеменных видов растений, в том числе и семейства злаков, приведены в монографии «Хромосомные числа цветковых растений» (Болховских и др., 1969) и в работах Н.Н. Цвелева (Tzvelev, 1989). При сравнительном анализе полученных данных по подсчету чисел хромосом у 3465 видов 372 родов 37 триб (35% всех видов злаков) установлено, что БЧХ злаков варьирует от  $x = 2$  до  $x = 13$ . У большинства родов злаков различий между видами по БЧХ не обнаружено. Наибольшее число родов имеет  $x = 7$  (29,49%) и  $x = 10$  (31,90%). Различия по БЧХ между видами одного и того же рода обнаружены у рода *Panicum* L. и *Poa* L. У двух родов злаков обнаружено наименьшее БЧХ  $x = 2$ : *Zingeria* P. Smirn. и *Colpodium* Trin. трибы **Poaceae** (Цвелев, Жукова, 1974).

В подсемействе **Vambusoideae** из 111 родов 14 триб БЧХ определено у 109 родов 11 триб. Установлено, что виды родов у 8 исследованных триб имеют  $x = 12$ , виды у одной трибы  $x = 11$ , а виды родов остальных двух триб имеют разные БЧХ: **Vambuseae**  $x = 9, 10, 12$ , а у **Olygaeae**  $x = 9, 10, 11$ .

У остальных пяти подсемейств из 778 родов 27 триб БЧХ определено у видов 263 родов 26 разных триб. В подсемействе **Pooideae** размах изменчивости по базовому числу хромосом составил: от  $x = 2$  до  $x = 13$ . Наибольшее раз-

нообразии по БЧХ обнаружено у трибы *Poeae* ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13$ ). Трибы *Triticeae* и *Bromeae* имеют  $x = 7$ , *Brachypodieae* –  $x = 5, 7$ , а *Phleaeae*  $x = 5, 9$ . У трех триб (*Brylkinieae*, *Diartheneae*, *Lygeaeae*)  $x = 10$ , у двух триб (*Meliceae*, *Stipeae*)  $x = 9, 10$ , у *Brachyelytreae*  $x = 11$ , а у *Nardeae*  $x = 13$ .

В подсемействе *Oryzoideae* две изученные трибы имеют  $x = 12$ , у пяти триб подсемейства *Arundinoideae*  $x = 12$ , одной  $x = 11$ , у другой  $x = 6, 9, 12$ , в подсемействе *Panicoideae*  $x = 5, 8, 9, 10, 12, 13$ , а у *Chloridoideae*  $x = 7, 8, 9, 10$ .

Среди проанализированных видов 370 родов злаков обнаружены различия и по уровню плоидности. Размах изменчивости по этому признаку составил  $2x - 24x$ . Виды 118 родов (31,89%) оказались диплоидными ( $2x$ ), у 137 (37,03%) наивысший уровень плоидности отдельных видов был тетраплоидным ( $4x$ ), у 91 рода (24,60%) – гекса- и октоплоидным ( $6x - 8x$ ), а у остальных 24 (6,48%) уровень плоидности отдельных видов был  $10x - 24x$ .

В результате сравнительного анализа результатов кариологических исследований 3465 видов 372 родов 37 разных триб шести разных подсемейств злаков установлено, что при наличии в данном семействе растений большого разнообразия по БЧХ гаплоидных геномов ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13$ ) виды одного рода имеют преимущественно одно БЧХ. При этом не обнаружено различий по БЧХ между родами у 25 триб. Из них две трибы имеют  $x = 7$ , четыре –  $x = 10$ , три –  $x = 11$ , пятнадцать –  $x = 12$  и одна –  $x = 13$ . Между родами остальных 12 триб обнаружены различия по БЧХ. В подсемействе *Vamusoideae* из 11 триб только у двух обнаружены разные БЧХ, а остальные имели  $x = 12$ . У двух кариологически изученных триб подсемейства *Oryzoideae*  $x = 12$ . У пяти из семи триб подсемейства *Arundinoideae* БЧХ также равно  $x = 12$ , у одной трибы  $x = 11$  и другой  $x = 6, 9$  и 12. Таким образом, у большинства триб подсемейств *Vamusoideae*, *Oryzoideae* и *Arundinoideae*  $x = 12$ . Большим разнообразием БЧХ характеризуется подсемейство *Pooideae*. У двух триб этого подсемейства  $x = 7$ , у трех –  $x = 10$ , у одной  $x = 11$  и у одной  $x = 13$ . Остальные пять триб имеют разные БЧХ. Особенно большое разнообразие их обнаружено у трибы *Poeae* ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13$ ). Одна кариологи-

чески исследованная триба подсемейства *Chloridoideae* и три из четырех триб подсемейства *Panicoideae* имеют также большое разнообразие БЧХ. Данные подсемейства злаков характеризуются большим разнообразием БЧХ входящих в них разных триб.

В систематике и филогении злаков учитывают также и размеры геномов. Размах изменчивости по количеству ДНК на диплоидное ядро среди изученных видов злаков варьирует в пределах 0,5–18,8 pg (Kellogg, 1998). Однако хромосомы крупного размера имеют только виды подсемейства *Pooideae* (6,0–18,8 pg).

#### Гомология генетических карт геномов разных видов злаков, составленных с использованием RFLP- и EST-SSR-маркеров

Первые генетические карты геномов злаков были составлены на основе RFLP маркеров (restriction fragment length polymorphism) для видов, принадлежащих не только к разным родам, но и к разным трибам и подсемействам (Hulbert *et al.*, 1990; Whitkus *et al.*, 1992; Ahn, Tanksley, 1993; Moore *et al.*, 1995; Bennetzen, Freeling, 1997; Gaut, Doebley, 1997). При сравнительном анализе генетических карт трех разных геномов гексаплоидной пшеницы *Triticum aestivum* L. BBAADD  $6x = 42$ , составленных с помощью RFLP-проб ДНК, было установлено не только родство этих трех геномов, произошедших в результате полиплоидизации от трех разных диплоидных видов трибы *Poaceae* подсемейства *Pooideae*, но и то, что порядок генов этих геномов пшеницы сходен (Moore *et al.*, 1995).

При сравнительном анализе генетических карт ржи *Secale cereale* L.  $2x = 14$  и гексаплоидной пшеницы *Triticum aestivum* L.  $6x = 42$ , принадлежащих к разным родам трибы *Triticeae*, было установлено не только родство их геномов, но существенные различия по наличию транслокаций между негомологичными хромосомами генома ржи, возникших в процессе эволюции (Devos *et al.*, 1993). Оказалось, что плечи хромосом ржи *S. cereale* L. 2RS, 3RL, 4RL, 5RL, 6RS, 6RL, 7RS и 7RL имеют по отношению к геномам пшеницы по меньшей мере по одной транслокации между негомологичными хромосомами генома ржи.

На примере генетических карт кукурузы *Zea mays* L.  $2x = 20$  и сорго *Sorghum bicolor* (L.) Moench.  $2x = 20$ , составленных с использованием RFLP маркеров ДНК кукурузы, было установлено также, что геномы этих видов, принадлежащих к разным родам трибы *Andropogoneae* Dum., обладают консервативными блоками со сходным числом и расположением в них генов (Hulbert *et al.*, 1990; Whitkus *et al.*, 1992). В результате этих исследований в геноме кукурузы обнаружено наличие дупликаций. На основании этих результатов было сделано предположение о полиплоидном происхождении генома кукурузы. В дальнейшем были получены подтверждения о тетраплоидном происхождении генома кукурузы от двух разных геномов с  $x = 5$  (Gaut, Doebley, 1997).

С помощью метода FISH (fluorescence in situ hybridization) были получены также результаты, указывающие на тетраплоидное происхождение генома *Sorghum bicolor* (Gomez *et al.*, 1998).

С помощью RFLP блоков риса проведен сравнительный анализ геномов шести видов злаков пяти разных триб, различающихся по БЧХ: 1) *Oryza sativa* L.  $x = 12$  (*Oryzaceae* Dum.); 2) *Saccharum*  $x = 10$  (*Arundinelleae* Raddi.); 3) *Sorghum bicolor*  $x = 10$  и *Zea mays* L.  $x = 5+5$  (*Andropogoneae* Dum.), *Setaria italica*  $x = 9$  (*Panicaceae* R. Br.) и *Triticum aestivum* L. геном D  $x = 7$  (*Poaceae*) (Moore *et al.*, 1995). Виды *Saccharum*, *S. bicolor*, *Z. mays* и *S. italica* принадлежат к подсемейству *Panicoideae*, а *T. aestivum* – к подсемейству *Pooideae*.

Результаты проведенного исследования показали, что большинство RFLP блоков риса (18–20) были локализованы на хромосомах данных видов, имеющих меньшее по сравнению с геномом риса БЧХ.

Сравнительный анализ локализации RFLP блоков риса на хромосомах этих видов злаков показал, что геномы видов *O. sativa* L., *Saccharum*, *S. bicolor* (L.) Moench. сходны по локализации и последовательному расположению этих блоков на шести разных хромосомах этих видов. *S. italica* (L.) Beauv. имеет подобный характер локализации блоков на четырех хромосомах, D геном пшеницы – только на двух, а хромосомы кукурузы не имеют подобных по набору и последовательной локализации RFLP блоков среди пяти исследованных видов злаков.

Если предположить, что геном риса – самый малый по количеству ДНК и с самым высоким БЧХ – близок к прародительскому геному злаков, то уменьшение базового числа хромосом до  $x = 10$  у *Saccharum* по сравнению с  $x = 12$  у *Oryza sativa* могло произойти в результате объединения в одну хромосому блоков 7 и 9 двух разных хромосом риса и добавления к этой хромосоме блока 11а от другой хромосомы, а также объединения блока 11в с блоками 12а, 12b другой хромосомы у *Saccharum*, а также преобразования двух хромосом посредством выделения блока 3с в отдельную хромосому и включения блока 10 в хромосому вместо 3с. Уменьшение базового числа хромосом до  $x = 10$  у *S. bicolor* могло быть обусловлено включением хромосомы с блоком 10 в хромосому с блоками 3а, 3b, 3с, а также объединением двух хромосом с блоками 9 и 7 и отсутствием блоков 11b и 12b. Уменьшение БЧХ до  $x = 9$  у *S. italica* могло произойти вследствие объединения двух хромосом с блоками 1а, 1b и 5а, 5b, двух хромосом с блоками 3а, 3b, 3с и 10, а также хромосом с блоками 9 и 7 и отсутствием 11b и 12b.

Геномы *S. bicolor*  $x = 10$  и *S. italica*  $x = 9$ , принадлежащие к разным трибам подсемейства *Panicoideae*, одинаковы по характеру перестроек хромосом, связанных с уменьшением их базового числа, которое могло произойти в результате объединения хромосом с блоками 3а, 3b, 3с и 10, а также с 9 и 7 и отсутствия 11b и 12b блоков. Уменьшение числа хромосом у *S. italica* до  $x = 9$  по сравнению с  $x = 10$  у *S. bicolor* могло быть обусловлено дополнительным слиянием двух хромосом с блоками 1а, 1 и 5а, 5b.

Отличия в локализации RFLP блоков в геноме кукурузы от генома риса оказались существенными. В каждом его геноме ( $x = 5+5$ ) содержится по 18 блоков, а по локализации блоков каждая хромосома этих двух геномов индивидуальна.

В геноме D пшеницы ( $x = 7$ ) только хромосомы 3D (1а 1b) и 6D (2) оказались подобными по локализации блоков хромосомам генома риса. Три хромосомы пшеницы могли быть результатом слияния двух разных хромосом: 1D (5а, 5b и 10), 2D (4а, 4b и 7), 7D (6а, 6b и 8), а хромосома 5D – результатом слияния трех разных хромосом с блоками 11а, 11b и 12а, 12b и 9 и добавочным блоком 3а. В геноме D

пшеницы локализованы все 20 разных RFLP блоков риса.

В дальнейшем при сравнительном исследовании генетических карт разных видов злаков начали использовать различные микросателлитные маркеры. С помощью микросателлитных маркеров ржи EST (**expressed sequence tag**) и микросателлитных маркеров пшеницы (WMS) было локализовано 44 WMS-локуса пшеницы на хромосомах ржи (Khlestkina *et al.*, 2004). Большинство этих маркеров были локализованы на гомеологичных хромосомах ржи. Однако некоторые маркеры пшеницы локализовались и на негемеологичных хромосомах ржи. Результаты этого исследования указывают на наличие межхромосомных транслокаций в геноме ржи.

Исследования геномов разных видов *Aegilops* L. с помощью микросателлитов SSR пшеницы показали не только гомологию их геномов, но и наличие межхромосомных транслокаций (Adonina *et al.*, 2005).

С помощью EST-SSR изучено родство генома ячменя *Hordeum vulgare* L. с *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. и *Oryza sativa* L. (Varshney *et al.*, 2005). Показано, что наиболее близки к геному ячменя геномы пшеницы (78,1%) и ржи (75,2%) и значительно дальше геном риса (42,4%). Негемеологичная локализация блоков хромосом ячменя 3H и 7H обнаружена на хромосомах ржи 6R и 4R и пяти разных хромосомах ячменя 2H, 3H, 4H, 6H и 7H на хромосомах 3A, 2A и 7A, 2D, 2D и 5B, 2B пшеницы соответственно. Неожиданными оказались результаты по локализации блоков ячменя на хромосомах риса. Блоки 1H хромосомы ячменя оказались локализованными на трех разных хромосомах риса (R1, R5, R10), 2H – также на трех хромосомах риса (R3, R4, R12), 3H – на четырех (R1, R2, R4, R8), 4H – на шести (R2, R3, R5, R7, R8, R10), 5H – на четырех (R3, R7, R9, R12), 6H – на трех (R2, R8, R10), 7H – на шести (R2, R5, R6, R8, R9, R12).

С помощью EST-SSR-маркеров ржи проведена локализация их в геноме риса (Haskauf *et al.*, 2009). EST-SSR-маркеры, полученные от семи разных хромосом ржи, оказались распределенными на всех 12 хромосомах риса. При этом блоки хромосом ржи 1R и 6R были локализованы на 10 разных хромосомах риса, 2R и 5R – на

11, а 3R, 4R и 7R – на 9. На хромосомах риса R1, R2 и R3 обнаружены блоки от семи хромосом ржи, на хромосомах R4, R6, R8 и R12 – от шести хромосом ржи, на хромосомах R5, R7, R10 и R11 – от пяти хромосом ржи, а у R9 – от четырех разных хромосом ржи.

При использовании разных молекулярных методов в геноме риса обнаружены множественные дубликации (Guyot, Keller, 2004). Оказалось, что хромосома риса R1 содержит блоки хромосом R3 и R5, R2 – R4 и R6, R3 – R1, R5, R7, R10 и R12, 4R – R2, R8 и R10, R5 – R1 и R3, R6 – R2, R7 – R3, R8 – R9 и R4, R9 – R8, R10 – R3, R11 – R9, R12 – R3 и R11.

С помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом у видов рода *Triticum* L. трибы *Triticeae* Dum. обнаружены также структурные перестройки между негемеологичными хромосомами геномов (Badaeva *et al.*, 2007).

Результаты проведенных исследований указывают на то, что эволюция гаплоидных геномов злаков сопровождалась структурными преобразованиями хромосом, а также полиплоидизацией и дисплоидизацией.

Дисплоидия, приводящая к уменьшению или увеличению базового числа хромосом, обнаружена и у видов семейства *Brassicaceae* Burnett. (Yogeeswaran *et al.*, 2005; Lysak *et al.*, 2006; Guerra, 2008) и *Liliaceae* Juss. (Hipp, 2007).

Результаты молекулярных исследований указывают на многократную полиплоидизацию и дисплоидизацию гаплоидных геномов в процессе эволюции покрытосеменных видов растений, в том числе и видов семейства злаковых.

#### Базовое число хромосом прародителя семейства злаков

Многими исследователями на основе результатов, полученных по изучению различных морфологических и биохимических признаков, а также сравнительного анализа генетических карт, составленных с помощью различных молекулярных маркеров, сделано заключение о монофилетическом происхождении семейства злаков, и о том, что на самом раннем этапе дивергенции произошло разделение его на две ветви (Bennetzen, Freeling, 1997; Kellogg, 1998, 2001; Mathews *et al.*, 2000). Одна из ветвей этой радиации включает подсемейства:

*Bambusoideae*, *Oryzoideae* и *Pooideae*, а вторая ветвь – *Panicoideae*, *Arundinoideae* и *Chloridoideae*. Однако филогения видов каждого из этих подсемейств остается детально неизученной, а следовательно остается невыясненным БЧХ прародителя семейства злаков. Н.Н. Цвелев (Tzvelev, 1989) считает, что на современном этапе наших знаний изображение родственных отношений между трибами и подсемействами злаков правильнее представлять в виде не родственного дерева, а поперечного сечения этого дерева, как это сделал в свое время Г. Стеббинс (Stebbins, 1956). На предложенной им схеме представлены трибы, расстояние которых от центра на этой схеме свидетельствует о степени их специализации.

На основании результатов кариологических исследований Н.П. Авдуловым (1931) впервые было сделано предположение о том, что исходное базовое число хромосом для всех видов злаков было  $x = 7$ , а виды с меньшим либо большим его числом являются производными от  $x = 7$ .

Наличие консервативных крупных блоков со сходным порядком генов в геномах видов, принадлежащих не только к разным трибам, но и даже к разным подсемействам злаков, позволило ряду исследователей предложить гипотетическую модель прародителя генома злаков в виде первоначальной хромосомы (Moore *et al.*, 1995). На примере этой модели предпринята попытка выяснить пути реорганизации геномов разных видов относительно генома риса и гипотетического прародителя. В основу этого сравнения были взяты результаты по локализации 20 RFLP-блоков риса на хромосомах видов злаков, различающихся по БЧХ. Результаты проведенного сравнительного анализа геномов шести видов злаков показали, что эволюция БЧХ геномов злаков сопровождалась неоднократной полиплоидизацией и дисплоидизацией, и что дупликации целых геномов являются существенным фактором в эволюции гаплоидных геномов злаков. Однако БЧХ прародителя оставалось невыясненным.

В дальнейшем на основе сходства геномов злаков по количеству и линейному порядку консервативных блоков ДНК у видов, дивергировавших в эволюции на протяжении 50–70 млн лет, наличия у них внутригеномных дупликаций и различных транслокаций, а также с учетом

количества генов и размеров гаплоидных геномов были предложены схемы эволюции геномов злаков в виде концентрических кругов и филогенетического дерева (Salse, Feuillet, 2011). Прародительский геном злаков на этих схемах представлен пятью протохромосомами с минимальным размером генома и минимальным количеством генов. Авторы предполагают, что прародительский геном  $x = 5$  в эволюции прошел через дупликации целых геномов и межхромосомных транслокаций к формированию промежуточного прародительского генома  $x = 12$ . Согласно этим схемам геном риса  $x = 12$  сохранил БЧХ промежуточного прародителя. Уменьшение БЧХ генома кукурузы до  $x = 10$  произошло в результате объединения двух разных хромосом с последующей полиплоидизацией до  $x = 20$  и уменьшением БЧХ до  $x = 10$  (5+5) посредством 17 разных слияний хромосом. Промежуточный прародительский геном трибы *Triticeae* подвергся пяти разным слияниям хромосом, а геном *Brachypodium* через семь слияний. Согласно предложенным схемам все виды злаков произошли от одного прародителя с  $x = 12$ , который в процессе эволюции сформировался в результате полиплоидизации двух разных видов с  $x = 6$ , а каждый из этих видов произошел от видов с  $x = 5$  в результате структурных преобразований некоторых хромосом.

В задачу настоящей работы входило выяснить – действительно ли все виды злаков с разнообразием их БЧХ: от  $x = 2$  до  $x = 13$  могли произойти от одного прародителя с  $x = 12$ .

Результаты цитологических исследований показали, что размах изменчивости по БЧХ среди видов злаков значительный ( $x = 2–13$ ). При этом виды одного рода имеют преимущественно одно БЧХ, т. е. не различаются по этому признаку. Из этого следует, что БЧХ прародителя конкретного рода соответствует БЧХ видов этого рода злаков. Большинство триб (25 из 37 изученных) также имеют одно БЧХ, все входящие в них роды не различаются по данному признаку. Две трибы имеют  $x = 7$ , четыре  $x = 10$ , три  $x = 11$ , пятнадцать  $x = 12$  и только одна  $x = 13$ . Из этого также следует, что БЧХ прародителя соответствует БЧХ конкретной трибы.

В подсемействах *Bambusoideae*, *Oryzoideae* и *Arundinoideae* большинство триб злаков имеют

$x = 12$ . Однако трибы подсемейства *Pooideae* различаются по БЧХ. Две трибы имеют  $x = 7$ , три  $x = 10$  и одна  $x = 13$ . Виды родов злаков, включенные в остальные пять триб этого подсемейства, различаются по БЧХ. Особенно большим разнообразием характеризуется триба *Poeae* ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10$  и  $13$ ). Результаты исследования данного подсемейства указывают на то, что прародители триб этого подсемейства имели разные БЧХ. Существенные различия по БЧХ обнаружены между родами, включенными в трибы подсемейств *Chloridoideae* и *Panicoideae*.

Молекулярные исследования по составлению генетических карт с помощью RFLP проб, а также различных микросателлитных маркеров пока проведены только у одного вида *Oryza sativa* L. подсемейства *Oryzoideae*, четырех разных видов трех разных триб подсемейства *Panicoideae* (*Sorghum bicolor* L., *Zea mays* L., *Setaria italica* и *Saccharum*) и различных видов трибы *Triticeae* подсемейства *Pooideae*. В трибе *Andropogoneae* подсемейства *Panicoideae* обнаружено три разных БЧХ:  $x = 5, 9$  и  $10$ . У исследованного вида этой трибы *Zea mays*  $x = 5+5$ , а у *Sorghum bicolor*  $x = 10$ . Размах изменчивости БЧХ родов трибы *Paniceae* этого же подсемейства составил  $x = 7, 8, 9$  и  $13$ , а у вида этой трибы *Setaria italica*  $x = 9$ . Триба *Arundinelleae* имеет четыре разных БЧХ:  $x = 7, 9, 10$  и  $12$ . А БЧХ у *Saccharum* этой трибы  $x = 10$ . Возможно, что прародители триб этих подсемейств злаков также имели разные базовые числа хромосом.

С помощью RFLP-блоков риса было экспериментально доказано, что геном кукурузы является аллополиплоидом, сформировавшимся в результате полиплоидии двух разных геномов с БЧХ  $x = 5$ . При этом на каждом из этих двух геномов обнаружена локализация 18 разных RFLP-блоков риса. Оба эти генома существенно различаются по характеру локализации этих блоков как друг от друга, так и от генома риса. В геноме кукурузы нет хромосомы, подобной по локализации RFLP-блоков не только рису, но и остальным исследованным видам злаков. Результаты проведенных исследований указывают на то, что геном кукурузы сформировался не вследствие дисплоидизации полиплоида с  $x = 20$ , а каждый из двух его геномов, вероятнее всего, прошел через многократную полиплоид-

дизацию и дисплоидизацию. Подобное могло происходить и в эволюции прародителя генома видов трибы *Triticeae* с  $x = 7$ . Только одна из семи хромосом генома *D* пшеницы оказалась подобной хромосоме риса.

Неожиданными оказались и результаты по локализации RFLP-блоков на хромосомах *Sorghum bicolor*  $x = 10$ , принадлежащей к той же трибе, что и кукуруза. Экспериментально было доказано, что гаплоидный геном данного вида сорго также является аллополиплоидом. Однако 18 RFLP-блоков риса оказались локализованными на 10 разных хромосомах сорго. Дубликаций каждого из этих блоков в геноме этого вида не обнаружено, а по характеру локализации RFLP-блоков и последовательному их расположению на шести хромосомах геном сорго оказался сходен с геномом риса с  $x = 12$  и геномом *Saccharum* с  $x = 10$ . Из 20 RFLP-блоков риса на этих шести хромосомах сорго локализовалось только 10 (1a, 1b, 5a, 5b, 6a, 6b, 8, 2, 4a и 4b), что соответствует хромосомам риса: R1, R5, R6, R8, R2 и R4. Остальные четыре хромосомы сорго существенно различаются по характеру локализации набора RFLP-блоков.

Результаты этого анализа подтверждают не только полиплоидное происхождение гаплоидного генома сорго, но и полиплоидное происхождение генома риса в результате аллополиплоидизации малохромосомных видов, существенно различающихся по набору крупных консервативных блоков. С помощью микросателлитов и других молекулярных методов установлено также, что геном риса содержит множественные дубликации (Guyot, Keller, 2004), а микросателлиты EST-SSR индивидуальных хромосом ржи и ячменя локализуются на многих хромосомах риса (Varshney et al., 2005; Hackauf et al., 2009). При этом из 20 консервативных блоков, выделенных из генома риса, на пяти хромосомах локализуется по одному блоку, на шести – по два разных блока, и на одной – три. Результаты проведенных исследований указывают на то, что гаплоидный геном риса произошел вследствие неоднократной аллополиплоидизации и дисплоидизации малохромосомных видов, претерпевших в свою очередь разную степень дисплоидии. С БЧХ, равным 12, исследован пока только один вид – *Oryza sativa* L. Поэтому вывод о прародительском гаплоидном геноме

для злаков с  $x = 12$  преждевременен. С помощью молекулярных исследований не изучены также геномы малохромосомных видов с  $x = 2$  и  $x = 3$  трибы *Poeae*, характеризующейся очень большим разнообразием БЧХ.

Результаты кариологических исследований показали, что БЧХ у злаков является очень консервативным признаком. На современном этапе эволюции гаплоидных геномов этого семейства покрытосеменных растений изменение БЧХ посредством полиплоидизации или добавлением к его геному отдельных хромосом оказалось невозможным. Экспериментально полученные формы растений с чужеродно дополненными хромосомами либо анеуплоидные по отдельным хромосомам гаплоидного генома оказываются цитологически нестабильными. Изменение БЧХ в результате перестроек хромосом остается возможным лишь посредством Робертсоновских транслокаций, которые часто происходят в мейозе межродовых и межвидовых гибридов в связи с унивалентным состоянием у них ряда хромосом. Экспериментально у видов трибы *Triticeae* они получены. Кариотипы исследованных видов злаков имеют метацентрические и субметацентрические хромосомы, а видов с акроцентрическими хромосомами у злаков пока не обнаружено. Примеров экспериментального изменения БЧХ в результате транслокаций между негомологичными хромосомами набора у видов злаков также пока нет. Встает вопрос: на каком этапе эволюции гаплоидных геномов видов семейства злаков произошел запрет на изменение БЧХ и какие факторы оказались определяющими в этом процессе?

Полагают, что самые ранние одноклеточные организмы (прокариоты) появились на земле около 3,5 млрд лет назад и на протяжении 2 млрд лет они были единственной формой жизни, а эукариоты возникли только 1,5 млрд лет назад (Рейвн и др., 1990). На протяжении довольно длительного периода первые эукариоты были гаплоидными и размножались преимущественно бесполом путем посредством митоза, а переход на диплоидную фазу жизненного цикла и связанное с этим возникновение мейоза и регулярного полового способа размножения произошли около 850 млн лет назад (Райков, 1982; Maguire, 1992; Raikov, 1995). Переход на диплоидную структуру ядра должен был со-

провождаться изменением его архитектоники. Должен был выработаться механизм, обеспечивающий поддержание в одном ядре разных гаплоидных геномов.

В настоящее время накоплено достаточно много экспериментальных данных, подтверждающих наличие в клеточном ядре эукариот упорядоченного пространственного расположения хромосом. Результаты этих исследований указывают на то, что основной единицей пространственной организации генетического материала в ядре является гаплоидный набор хромосом (Щапова, 1971; Беннетт, 1986; Чубыкин, 2001).

Усовершенствование микроскопической техники позволило не только подтвердить наличие в клеточном ядре эукариот упорядоченного расположения хромосом (Tanaka, 1981a, b; Cremer *et al.*, 2001; Foster, Bridger, 2005; Schneider, Grosschedl, 2007; Щапова, 2010). Показано также, что пространственная организация хромосом в ядре эукариот не только высокоупорядоченна, но и динамична. Установлено, что в процессе эволюции видов архитектура ядра претерпевает изменение (Стегний, 1993; Стегний, Вассерлауф, 1994; Вассерлауф, 2008).

С позиции упорядоченной пространственной организации хромосом в клеточном ядре переход на диплофазу должен был сопровождаться преобразованиями в структуре ядра, направленными на сохранение упорядоченности хромосом гаплоидного генома и на поддержание парного расположения гомологов при пространственном разобщении разных гаплоидных геномов, что и было в дальнейшем подтверждено результатами многих исследователей (Feldman, 1966; Yacobi *et al.*, 1982; Щапова, Кравцова, 1990; Mikhailova *et al.*, 1998; Чубыкин, 2001).

Переход на диплофазу способствовал разобщению между слиянием гаплоидных гамет и редукционным делением диплоидного ядра. В жизненном цикле ныне живущих видов растений, включая водоросли, мхи, папоротники и семенные, наблюдается чередование гаплоидной и диплоидной фаз, существенно различающихся по их продолжительности (Курсанов и др., 1966). Полагают, что предковые формы злаков произошли 65 млн лет назад. Однако неизвестно, как долго в эволюции злаков преобладающей стадией жизненного цикла была

гаплофаза. Возможно, что эволюционные преобразования гаплоидных геномов злаков по увеличению или уменьшению их базового числа хромосом посредством полиплоидизации и дисплоидизации происходили в основном на стадии гаплофазы, а с переходом на стадию жизненного цикла с преобладанием диплофазы, возможно, и произошел запрет на дальнейшую полиплоидию гаплоидных геномов.

Известно также, что отдаленные гибриды злаков вследствие унивалентного состояния всех хромосом набора высокостерильны. Формирование жизнеспособных гамет у таких гибридов возможно только благодаря мейотической реституции, приводящей к формированию полиплоидных форм (Aase, 1930; Wagenaar, 1968).

В результате проведенных нами цитологических исследований мейоза у пшенично-ржаных и пшенично-пырейных гибридов были получены экспериментальные доказательства генетической обусловленности мейотической реституции у полигаплоидов (Щапова и др., 1987а; Потапова, Щапова, 1989; Силкова и др., 2003, 2011). Показано также, что образовавшиеся от самоопыления полиплоидные формы в большинстве случаев являются анеуплоидами по 2–3 разным хромосомам, что приводит к нарушению расхождения унивалентных хромосом в мейотическом делении в последующем их поколении и образованию различных транслокаций между негомологичными хромосомами. Кроме этого, вновь образовавшиеся полиплоиды в результате мейотической реституции межродовых гибридов в большинстве случаев являются также мейотически нестабильными, что приводит как к формированию различных межхромосомных транслокаций, так и к снижению уровня плоидности (Щапова и др., 1987б; Щапова, Кравцова, 1990). А в потомстве бек-кроссов межродовых гибридов и полученных от них аллополиплоидов процесс стабилизации кариотипов этих гибридов сопровождается не только снижением уровня плоидности, но и различными межхромосомными замещениями (Shchapova *et al.*, 1984).

Таким образом, результатами этих исследований установлено, что гибридизация видов злаков, различающихся по геномной структуре гаплоидных геномов, с последующей полиплоидизацией вследствие мейотической реституции

и структурные преобразования отдельных хромосом в ряде последующих поколений отдаленных гибридов являются единым процессом. Представления, касающиеся того, что вначале в эволюции гаплоидных геномов предковых форм злаков сформировались полиплоиды, а уже позже все имеющееся разнообразие БЧХ в данном семействе стало следствием дисплоидизации прародительского полиплоидного генома, вряд ли являются верными. Эволюционные преобразования гаплоидных геномов и их БЧХ на каждом этапе сопровождались гибридизацией, полиплоидизацией и дисплоидизацией. Характер этих преобразований в зависимости от генотипа гибридов был различен.

### Заключение

Результаты проведенных исследований указывают на то, что эволюционные преобразования, связанные с увеличением БЧХ гаплоидных геномов посредством полиплоидии у злаков, в основном были приостановлены еще на уровне формирования родов, вероятно, в период перехода на устойчивую спорофитную фазу жизненного цикла. Различия между родами одной трибы по БЧХ являются результатом либо дальнейшей дисплоидизации прародительского гаплоидного генома исходного рода, либо немонофилетического происхождения родов, включенных в трибу. Запрет на дальнейшую полиплоидизацию гаплоидных геномов мог, вероятно, быть результатом преобразования архитектоники клеточного ядра в процессе перехода с преимущественно спорофитной фазы жизненного цикла злаков на гаметофитную.

На основании имеющихся на сегодня результатов сделан вывод, что эволюция гаплоидных геномов злаков и их базовых чисел хромосом является результатом неоднократной гибридизации с последующей полиплоидизацией и дисплоидизацией предковых малохромосомных видов злаков с  $x = 1-3$ .

Гаплоидные геномы видов разных триб претерпели разную степень дисплоидизации. Филогению видов разных родов и отдельных триб следует рассматривать не как производные от одного предкового прародительского полиплоидного гаплоидного генома, а как параллельные ряды, произошедшие от разных

предковых форм, различающихся по БЧХ. В исследованиях филогении морфологическое сходство видов разных триб злаков желательнее также рассматривать с учетом «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости», сформулированного Н.И. Вавиловым (Vavilov, 1922), согласно которому родственные виды и рода в значительной степени повторяют друг друга в своей изменчивости. При этом гомологическую изменчивость следует, вероятно, учитывать не только на организменном, но и на клеточном уровне.

### Литература

- Авдулов Н.П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. Приложение 44 к трудам по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л.: ВАСХНИЛ. Ин-т растениеводства, 1931. 428 с.
- Беннетт М.Д. Нуклеотическая основа пространственной упорядоченности хромосом эукариот и ее значение для эволюции генома и фенотипической изменчивости. М.: Мир, 1986. С. 234–256.
- Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.Н. Федорова. Л.: Наука, 1969. 920 с.
- Вассерлауф И.Э. Изменение организации хромосом в ядрах трофоцитов яичников *Drosophila melanogaster* при инбридинге и гибридном дисгенезе // Вестник ТГУ. 2008. № 301. С. 222–226.
- Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Раздорский В.Ф., Уранов А.А. Ботаника. Т. I. **Анатомия и морфология растений**. М.: Просвещение, 1966. 423 с.
- Потапова Т.А., Щапова А.И. Мейоз у фертильных пшенично-пырейных полигаплоидов // Цитология. 1989. Т. 31. № 1. С. 108–110.
- Райков И.Б. Новые данные о мейозе у простейших // Генетика, биохимия и цитология мейоза. М.: Наука, 1982. С. 75–80.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. I. М.: Мир, 1990. 347 с.
- Силкова О.Г., Щапова А.И., Кравцова Л.А. Механизмы мейотической реституции и их генетическая регуляция у пшенично-ржаных полигаплоидов // Генетика. 2003. Т. 39. № 11. С. 1505–1515.
- Силкова О.Г., Щапова А.И., Шумный В.К. Мейотическая реституция у амфигаплоидов в трибе *Triticeae* // Генетика. 2011. Т. 47. № 4. С. 437–448.
- Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Изд-во Новосибир. ун-та, 1993. 110 с.
- Стегний В.Н., Вассерлауф И.Э. Видовая архитектура хромосом генеративной ткани и проблемы филогенетических отношений в подгруппе *melanogaster* рода *Drosophila* (*Sophophora*) // Генетика. 1994. Т. 30. № 4. С. 478–483.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1976. С. 788 с.
- Цвелев Н.Н., Жукова П.Г. О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae* // Ботан. журнал. 1974. Т. 59. С. 265–269.
- Чубыкин В.Л. Генетический контроль формирования и реорганизации хромосом у дрозофилы // Генетика. 2001. Т. 37. № 8. С. 1068–1074.
- Щапова А.И. О структуре кариотипа и порядке расположения хромосом в интерфазном ядре // Цитология. 1971. Т. 13. № 9. С. 1157–1164.
- Щапова А.И. Пространственная организация хромосом в клеточном ядре эукариот и ее особенности у разных видов растений и животных // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 4. С. 612–621.
- Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1990. 164 с.
- Щапова А.И., Кравцова Л.А., Потапова Т.А. Закономерности преобразований геномной структуры пшенично-ржаных полигаплоидов *ABDR* // Генетика. 1987б. Т. 23. № 2. С. 295–302.
- Щапова А.И., Потапова Т.А., Кравцова Л.А. Генетическая обусловленность нерасхождения хромосом в мейозе пшенично-ржаных полигаплоидов // Генетика. 1987а. Т. 23. № 3. С. 473–481.
- Aase H.C. Cytology of *Triticum*, *Secale*, and *Aegilops* hybrids with reference to phylogeny // Res. Stud. State Coll. Wash. 1930. V. 2. P. 5–60.
- Adonina I.G., Salina E.A., Pestsova E.G., Roder M.S. Transferability of wheat microsatellites to diploid *Aegilops* species and determination of chromosomal localizations of microsatellites in the S genome // Genome. 2005. V. 48. P. 959–970.
- Ahn S., Tanksley S.D. Comparative linkage maps of rice and maize genomes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1993. V. 90. P. 7980–7984.
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Gay G. *et al.* Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution // Genome. 2007. V. 50. P. 1–20.
- Bennetzen J.L., Freeling M. The unified grass genome: synergy in synteny // Genome Res. 1997. V. 7. P. 301–306.
- Cremer M.J., Hase J., Volm T. *et al.* Non-random radial higher-order chromatin arrangements in nuclei of diploid human cells // Chromosome Res. 2001. V. 9. P. 541–567.
- Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N. *et al.* Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat // Theor. Appl. Genet. 1993. V. 85. P. 673–680.
- Feldman M. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1966. V. 55. P. 1447–1453.

- Foster H.A., Bridger J.M. The genome and the nucleus: a marriage made by evolution. Genome organization and nuclear architecture // *Chromosoma*. 2005. V. 114. P. 212–229.
- Gaut B.S., Doebley J.F. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1997. V. 94. P. 6808–6814.
- Guerra M. Chromosome numbers in plant cytogenetics: concepts and implication // *Cytogenet Genome Res*. 2008. V. 120. P. 339–350.
- Guyot R., Keller B. Ancestral genome duplication in rice // *Genome*. 2004. V. 47. P. 610–614.
- Gomez M.I., Islam-Faridi M.N., Zwick M.S. *et al.* Tetraploid nature of *Sorghum bicolor* (L.) Moench // *J. Hered.* 1998. V. 89. P. 188–190.
- Goncharov N.P., Golovkina K.A., Kondratenko E.Y. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species // *Breeding Sci*. 2009. V. 59. P. 492–498.
- Hackauf B., Rudd S., R. van der Voort. *et al.* Comparative mapping of DNA sequences in rye (*Secale cereale* L.) in relation to the rice genome // *Theor. Appl. Genet*. 2009. V. 118. P. 371–384.
- Hipp A.I. Non uniform processes of chromosome evolution in sedges (Carex: Cyperaceae) // *Evolution Int. J. Org. Evolution*. 2007. V. 61. P. 2175–2199.
- Hulbert D.F., Richter T.E., Axtell J.D., Bennetzen J.L. Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1990. V. 87. P. 4251–4255.
- Kellogg E.A. Relationships of cereal crops and other grasses // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 2005–2010.
- Kellogg E.A. Evolutionary history of the grasses // *Plant Physiol*. 2001. V. 125. P. 1198–1205.
- Khlestkina E.K., Myint Than M.H., Pestsova E.G. *et al.* Mapping of 99 new microsatellite-derived loci in rye (*Secale cereale* L.) including 39 expressed sequence tags // *Theor. Appl. Genet*. 2004. V. 109. P. 725–732.
- Lysak M.A., Berr A., Pecinka A. *et al.* Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. P. 5224–5229.
- Maguire M.P. Evolution of meiosis // *J. Theor. Biol*. 1992. V. 154. P. 43–55.
- Mathews S., Tsai R.C., Kellogg E.A. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): evidence from the nuclear gene phytochrome B // *Amer. J. Bot.* 2000. V. 87. P. 96–107.
- Mikhailova E., Naranjo T., Shepnerd K. *et al.* The effect of the wheat PhI locus on chromatin organization and meiotic chromosome pairing analysed by genome painting // *Chromosoma*. 1998. V. 107. P. 339–350.
- Moore G., Devos K.M., Wang Z., Gale M.D. Grasses, line up and form a circle // *Curr. Biol*. 1995. V. 5. P. 737–739.
- Raikov I.B. Meiosis in Protists: recent advances and persist in problems // *Europ. J. Protistol.* 1995. V. 31. P. 1–7.
- Salse J., Feuillet C. Palaeogenomics in cereals: Modeling of ancestors for modern species improvement // *C. R. Biologies*. 2011. V. 334. P. 205–211.
- Schneider R., Grosschedl R. Dynamics and interplay of nuclear architecture, genome organization, and gene expression // *Genes Dev*. 2007. V. 21. P. 3027–3049.
- Shchapova A.N., Potapova T.A., Kpavtsova L.A., Nupmepova O.M. Karyotype stabilization in intergeneric hybrids of the subtribe Triticinae. 1. The effect of genome structure // *Theor. Appl. Genet*. 1984. V. 68. P. 289–296.
- Stebbins G.L. Cytogenetics and the evolution of the grass family // *Amer. J. Bot.* 1956. V. 43. P. 890–905.
- Tanaka N. Studies of chromosome arrangement in some higher plants. 1. Interphase chromosomes in three Liliaceous plants // *Cytologia*. 1981a. V. 46. P. 343–357.
- Tanaka N. Studies on chromosome arrangement in some higher plants. 2. The determining factor of the distribution of centromeric regions in the nucleus // *Cytologia*. 1981b. V. 46. P. 531–544.
- Tzvelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // *Bot. Rev.* 1989. V. 55. P. 141–204.
- Varshney R.K., Sigmund R., Borner A. *et al.* Interspecific transferability and comparative mapping of barley EST-SSR markers in wheat, rye and rice // *Plant Sci*. 2005. V. 168. P. 195–202.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // *J. Genet*. 1922. V. 12. P. 47–89.
- Wagenaar E.B. Meiotic restitution and the origin of polyploidy. II. Prolonged duration of metaphase I as causal factor of restitution induction // *Can. J. Genet. Cytol.* 1968. V. 10. P. 844–852.
- Whitkus R., Doebley J., Lee M. Comparative genome mapping of sorghum and maize // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 1119–1130.
- Yacobi Y.Z., Mello-Sampaya T., Feldman M. Genetic induction of bivalent interlocking in common wheat // *Chromosoma*. 1982. V. 87. P. 167–175.
- Yogeeswaran K., Frary A., York T.L. *et al.* Comparative genome analyses of *Arabidopsis* spp.: Inferring chromosomal rearrangement events in the evolutionary history of *A. thaliana* // *Genome Res*. 2005. V. 15. P. 505–515.

## EVOLUTION OF THE BASIC CHROMOSOME NUMBER IN POACEAE (BARNH.)

A.I. Shchapova

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

### Summary

Poaceae (Barnh.) are a large angiosperm taxon. It includes over 10,000 species, belonging to 700 genera and 41 tribes. This paper presents a comparison of the basic chromosome numbers (BCNs) in species of 372 genera from 37 Poaceae tribes. Although BCNs broadly vary in the family ( $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13$ ), this trait is conservative. Species of one genus have mainly identical BCNs. In most genera,  $x = 10$  (31,9 %) or 7 (29,5 %). Twenty-five tribes show no BCN differences among their genera:  $x = 13$  in 1 tribe; 7, in 2, 11, in 3; 10, in 4, and 12, in 15. Other tribes have several BCNs each. The Poaceae tribe is the most variable in this trait:  $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13$ .

Similarity of genetic maps in species belonging not only to different tribes but even to different Poaceae subfamilies was established by using RFLP and EST–SSR markers. There is also experimental evidence that the diversity in BCN in the Poaceae family was caused by multiple hybridization followed by polyploidization and dysploidization of ancestral species with few chromosomes.

Studies of chromosome numbers and molecular mapping of Poaceae species with RFLP and EST–SSR markers indicate that the evolutionary transformations of the haploid genomes and, as a consequence, their BCNs, by polyploidization and dysploidization were completed in general in ancestral species of the presently existing genera. The present BCN diversity in the family stems from the fact that the ancestors of different genera underwent different degrees of polyploidization and dysploidization. Phylogenetically, species of different genera should be regarded as parallel series originating by crosses of related species with few chromosomes rather than descendants of a single ancestor with a polyploid genome.

It is suggested that further transformation of haploid genomes in ancestors by polyploidization and dysploidization was arrested by the transition of Poaceae to the stable sporophytic phase of the life cycle. Probably, the main factor responsible for this arrest was a significant modification of the cell nucleus structure associated with the transition to the stable diplophase.

**Key words:** Poaceae family, basic chromosome number, haploid genome, systematics, phylogeny, species evolution.