

УДК 575.1/.8+577.2+58

## Роль межвидовой гибридизации и полногеномных дупликаций в эволюции растений: взгляд через призму геномики

### Role of interspecific hybridization and full genome duplication in plant evolution: a view through the prism of genomics

Родионов А. В.<sup>1,2</sup>, Шнеер В. С.<sup>1</sup>, Гнутиков А. А.<sup>3</sup>, Муравенко О. В.<sup>4</sup>, Лоскутов И. Г.<sup>2,3</sup>

Rodionov A. V.<sup>1,2</sup>, Shneyer V. S.<sup>1</sup>, Gnutikov A. A.<sup>3</sup>, Muravenko O. V.<sup>4</sup>, Loskutov I. G.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: avrodionov@mail.ru

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup> ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений РАН», г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup> Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта, г. Москва, Россия

<sup>1</sup> Komarov Botanical Institute, Saint-Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

<sup>3</sup> N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint-Petersburg, Russia

<sup>4</sup> Moscow, Engelhardt Institute of Molecular Biology RAS, Moscow, Russia

**Реферат.** Статья посвящена генетическим последствиям межвидовой гибридизации и обсуждению ее роли в видообразовании и повышении генетического разнообразия растений, в том числе разнообразии сортов и видов сельскохозяйственных культур и садовых растений.

**Summary.** In the report, we focus on genetic consequences of interspecific hybridization and also its impact on the speciation process and genetic diversity of plants including variability within species and cultivars of agricultural crops and garden plants. The joining of parental genomes having different origins in a single nucleus is typically accompanied by genomic shock in first-generation hybrids, which results in various genetic and epigenetic changes.

В 1917 г. Øyvind Winge (Winge, 1917) высказал гипотезу, что попарное расположение хромосом в мейозе I – важнейший этап в жизни размножающихся половым путем организмов. Он предположил, что за время соматической жизни в хромосомах накапливаются мутации, утрачивается часть генетического материала, но в мейозе, во время попарной конъюгации хромосом благодаря взаимодействию гомологов происходит репарация мутаций по «нормальной» копии. Это умозрительное построение, с одной стороны, объясняло нарушения плодовитости при инцухте (репарация невозможна из-за того, что гомологи несут одинаковые дефекты) и при отдаленных скрещиваниях (хромосомы различны, не могут конъюгировать и потому репарация не происходит). Отсюда можно было сделать вывод, что если у отдаленного гибрида произойдет удвоение хромосом (полиплоидизация), то восстановится конъюгация гомологов, появится возможность для репарации мутаций, а значит, отдаленный гибрид будет фертильным – так могут возникать новые гибридогенные виды. Идея Winge о том, что полиплоидизация есть путь к преодолению стерильности отдаленных гибридов нашла блестящее подтверждение в работах Г. Д. Карпеченко, получившего плодовитый межродовой полиплоидный гибрид *Raphanobrassica* (Karpechenko, 1924).

Как часто встречаются гибридогенные таксоны в природе? Определить, какой вид произошел в результате отдаленной гибридизации, можно с помощью трудоемкого, но эффективного метода геномного анализа, предложенного Н. Kihara (Kihara, Ono, 1924), или с помощью современных методов кариогеномики (Зеленин и др., 2016). Однако в рамках каждого из таких исследований удастся обосновать гибридное происхождение только одного, двух, нескольких видов. Положимся на мнение флористов, устанавливающих гибридное происхождение того или иного вида по габитусу. Сводка данных подоб-

ного рода сделана (Witney et al., 2010): среди 37 тысяч видов флоры Европы, Сев. 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 видов гибридогенного происхождения на 100 видов негибридного происхождения. Большинство зарегистрированных гибридов были гибриды между видами одного рода, межродовых гибридов зарегистрировано 3,5 %. Чаще других гибриды отмечаются в семействах Poaceae, Asteraceae и Orchidaceae.

По Winge (1917) и Карпеченко (1924), перспективные акты межвидовой гибридизации должны сопровождаться полиплоидизацией генома. Попробуем определить, как часто встречаются полиплоиды в природе? Разумный критерий был предложен Wood et al. (2009) – они предложили подсчитывать долю полиплоидных видов только в тех родах, где наблюдаются полиплоидные ряды, в том числе и диплоиды. Такой расчет показал, что 15 % видов цветковых растений – полиплоиды. У папоротников доля полиплоидов была еще выше и достигала 31 %. В родах Покрытосеменных, основное число  $x$  у которых было низким (2–7), доля полиплоидных видов возрастала до 50 %.

Большое число полиплоидных видов, особенно среди растений, обитающих в экстремальных условиях, на краю ареалов, может означать, что именно с полиплоидами связана прогрессивная эволюция растений и освоение новых экологических ниш. Несколько обстоятельств способствуют широкому распространению такого мнения. Прежде всего, в соответствии с синтетической теорией эволюции, репродуктивная изоляция является непременным условием дивергенции геномов (Айала, Каргер, 1988), а полиплоиды, как известно, часто репродуктивно изолированы от «родителей» (Segraves, Anneberg, 2016). У полиплоидов гибридного происхождения (аллополиплоидов) разнообразие аллелей теоретически должно быть выше, чем у каждой из родительских форм, а значит больше материала для отбора. Для аллополиплоидных гибридов характерен гетерозис, механизмы которого требуют изучения, и, наконец, наличие нескольких аллелей одного гена в геноме у аллополиплоидов создает условия для дивергенции генов и приобретения ими новых функций, что существенно, если мы говорим о прогрессивной эволюции (Soltis et al., 2016).

С другой стороны, то, что полиплоидов в природе много, совсем не значит, что они играют выдающуюся роль в эволюции растений. Вполне возможно, что их много потому, что они легко возникают при межвидовой гибридизации, но не дают ничего принципиально нового, являясь терминальными ветвями, такими «*evolutionary dead-ends*» на филогенетическом древе (Arrigo, Barker, 2012). Прямым подтверждением этого, как кажется, являются характеристики синтетических алло- и автополиплоидов, полученных в эксперименте, – в большинстве случаев они не отличаются принципиально от своих диплоидных предков, не имеют перед ними преимуществ (Sotis et al., 2014). Наличие нескольких копий генов в одном геноме должно вести к тому, что мутации в геномах полиплоидов «забуферены» и не могут быть подхвачены отбором – поэтому у полиплоидов должен быть ограниченный эволюционный потенциал. Особенно неперспективны в плане эволюционного успеха автополиплоиды, так как у них серьезные проблемы с правильным расхождением хромосом в мейозе I из-за высокого числа поливалентов.

Результаты полногеномного секвенирования геномов представителей всех основных ветвей цветковых растений развеяли сомнения в той роли, какую сыграли полногеномные дубликации геномов в прогрессивной эволюции цветковых растений. Оказалось, что все цветковые растения прошли через один или несколько раундов дубликации геномов, дубликации аллополиплоидной или автополиплоидной (Spoelhof et al., 2017; Van de Peer et al., 2017). Время, когда имели место многие из зарегистрированных актов полиплоидизации генома в разных филогенетических ветвях растений, примерно соответствует границе мелового периода и палеогена. Вероятно, это означает, что аллополиплоиды имели больше шансов выжить в изменившихся экологических условиях (Van de Peer et al., 2017). На важное обстоятельство обратили внимание Schranz et al. (2012). Они показали, и дальнейшие расчеты (Tank et al., 2015; Clark, Donoghue, 2017; Clarkson et al., 2017) подтвердили их умозаключение, что период, когда в филогенетических ветвях происходили полногеномные дубликации генома, как правило, отстоит от этапа сальтационного видообразования (диверсификации) на несколько десятков миллионов лет.

В докладе будут рассмотрены те генетические и цитологические процессы, которые сопровождают процессы полногеномной дубликации (полиплоидизации) геномов растений, процессы, кото-

рые предшествуют и/или способствуют сальтационному видообразованию у растений. Показано, что геномы и кариотипы неополплоидов крайне нестабильны. В них часто происходит экспансия транспозонов, потеря значительной части генов, изменения активности генов, изменение паттерна сплайсинга некоторых из дублированных генов, транслокации между субгеномами, хромосомы одного из родителей могут теряться или замещаться гомеологичными хромосомами другого родителя. Постепенно кариотип неополплоида перестраивается за счет делеций и транслокаций, но так, чтобы для отдельных комплексов генов сохранялось правильное численное сочетание, соблюдалась «доза генов». В гибридном геноме полиплоида происходят неаддитивные изменения транскриптома, протеома и метаболома в сравнении с родительскими видами, изменения, направление которых, в общем, коррелирует с отклонениями в морфологии гибрида в ту или иную сторону (обзоры: Родионов, 2013; Soltis et al., 2014, 2016; Segraves, Anneberg, 2016; Spoelhof et al., 2017). Постепенная утрата части генов и части хромосом одного из субгеномов неополплоида стабилизирует геном гибрида. На этой стадии кариотип аллополиплоида выглядит, как кариотип типичного полиплоида, у которого можно более или менее надежно идентифицировать гомологичные и гомеологичные хромосомы. Мы называем такие кариотипы эуполплоидами (Родионов и др., 2010). У эуполплоидов разные судьбы. Некоторые из них могут участвовать в следующих актах отдаленных скрещиваний, сопровождающихся полногеномной дубликацией второго и следующих порядков, как это произошло, например, при формировании генома *Triticum aestivum* ( $2n = 42$ ,  $x = 7$ ) или происходило и происходит с геномами видов рода *Brassica*. Но возможна и иная судьба эуполплоида. Со временем некоторые хромосомы эуполплоида вовлекаются в хромосомные перестройки (транслокации и инверсии). Постепенно или сальтационно, но за счет транслокаций и инверсий кариотип перестраивается, идет редукция числа хромосом. При этом в геноме можно выделить горячие точки хромосомных перестроек в центромерных и субтеломерных районах и такие районы, где группы сцепления (геномные блоки) относительно константны. Наиболее часты транслокации, захватывающие целое плечо хромосомы и инсерции целых хромосом в центромерные районы других хромосом (Salse, 2016). Постепенная или сальтационная диплоидизация генома эуполплоида за счет транслокаций и инсерций превращает его в кариотип, с кариологической точки зрения не отличимый от диплоидного, с некоторым, характерным для рода, относительно низким базисным основным числом хромосом. Смотря на такой кариотип, например, на типичный для злаков кариотип *Avena longiglumis* с  $2n = 14$ ,  $x = 7$ , на кариотип *Deschampsia* с  $2n = 26$ ,  $52$ ,  $x = 13$  или кариотип *Zingiber biebersteiniana* с  $2n = 4$ ,  $x = 2$ , трудно себе представить, что геномы всех этих видов прошли через 4-5 событий полногеномных дубликаций. Полиплоидная природа таких кариотипов может быть выявлена только в сравнительных геномных исследованиях. Такие геномы и такие кариотипы называют палеополплоидными. Достигшие уровня эуполплоида или уровня палеополплоида группы родства вновь вступают в гибридизацию, и цикл может повториться вновь. По всей видимости, всплеск изменчивости в период геномного шока является тем этапом, на котором возникают те новые состояния генома и кариотипа, которые определяют, обречены ли носители именно этих геномов в складывающихся экологических условиях на судьбу эволюционно-стазисной филогенетической ветви или среди их потомков пойдут активные процессы адаптивной радиации и таксонообразования. Можно допустить, что в части случаев именно вторичная диплоидизация генома и кариотипа является пусковым механизмом видообразования, с некоторой вероятностью связанного с достижением принципиально нового состояния фенотипа (специфического комплекса морфологических и физиологических признаков, характерных, скажем, для семейства). В другом случае хромосомные расы, более или менее высокие полиплоиды, будут давать новые формы, заслуживающие статуса новых видов, подвидов или форм, но в течение десятков миллионов лет сохраняющих фенотипы без очевидных признаков эволюции, именуемой прогрессивной.

**Благодарности.** Работа выполнена по грантам РФФИ № 18-04-01040, 17-00-00340, 17-00-00337, а также в рамках Государственного задания №0126-2014-0028 «Кариологическое и молекулярно-филогенетическое исследование дивергенции таксонов цветковых растений».

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф., Кайгер Дж.** Современная генетика. В трех томах. Т. 3. – М.: Мир, 1988. – 206 с.
- Зеленин А. В., Родионов А. В., Большева Н. Л.** и др. Истоки «генома»: происхождение и эволюция термина // Молекулярная биология, 2016. – Т. 50, № 4. – С. 611–620.
- Родионов А. В.** Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. – Т. 17, № 4(2). – С. 916–929.
- Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С.** и др. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика, 2010. – Т. 46, № 12. – С. 1598–1608.
- Arrigo N., Barker M. S.** Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 140–146.
- Clark J. W., Donoghue P. C.** Constraining the timing of whole genome duplication in plant evolutionary history // Proc. R. Soc. Ser. B., 2017. – Vol. 284, No. 1858. – P. 20170912.
- Clarkson J. J., Dodsworth S., Chase M. W.** Time-calibrated phylogenetic trees establish a lag between polyploidisation and diversification in *Nicotiana* (Solanaceae) // Plant Systematics and Evolution, 2017. – Vol. 303, No. 8. – P. 1001–1012.
- Karpechenko G. D.** Hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. // J. of Genetics, 1924. – Vol. 14. – P. 375–396.
- Kihara H., Ono T.** Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten // Zeitschr. fur wiss. Biologie, 1927. – Abt. B. – Т. 4, No. 3. – S. 475–481.
- Salse J.** Deciphering the evolutionary interplay between subgenomes following polyploidy: A paleogenomics approach in grasses // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103. – P. 1–8.
- Schranz M. E., Mohammadin S., Edger P. E.** Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD radiation lag-time model // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 147–153.
- Segraves K. A., Anneberg T. J.** Species interactions and plant polyploidy // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103, No. 7. – P. 1326–1335.
- Soltis D. E., Visger C. J., Marchant D. B., Soltis P. S.** Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103. – P. 1146–1166.
- Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S.** The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited // American Journal of Botany, 2014. – Vol. 101, No. 7. – P. 1057–1078.
- Spoelhof J. P., Soltis P. S., Soltis D. E.** Pure polyploidy: closing the gaps in autopolyploid research // J. Systematics and Evolution, 2017. – Vol. 55, No. 4. – P. 340–352.
- Tank D. C., Eastman J. M., Pennell M. W.** et al. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications // New Phytologist, 2015. – Vol. 207. – P. 454–467.
- Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K.** The evolutionary significance of polyploidy // Nature Reviews Genetics, 2017. – Vol. 18, No. 7. – P. 411.
- Whitney K. D., Ahern J. R., Campbell L. G.** et al. Patterns of hybridization in plants // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2010. – Vol. 12, No. 3. – P. 175–182.
- Winge, Ø.** The chromosomes: their numbers and general importance // Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg, 1917. – Vol. 13. – P. 131–275.
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S.** et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 106, No. 33. – P. 13875–13879.