

УДК 575.17:582.52

А.В. Родионов, Н.Н. Носов, А.Р. Коцинян, В.В. Коцеруба, Е.О. Пунина, А.А. Гнутиков, Л.А. Терентьева
A.V. Rodionov, N.N. Nosov, A.R. Kotsinyan, V.V. Kotseruba, E.O. Punina, A.A. Gnutikov, L.A. Terent'eva

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ РОАСЕАЕ INTERSPECIES HYBRIDIZATION IN GRASS EVOLUTION

Исследуя филогению злаков, мы секвенировали и проанализировали степень сходства между последовательностями ITS1-5.8S рДНК-ITS2 (ядерный геном) и некоторых генов и спейсеров генома хлоропластов (trnL-trnF, trnK-rps16) Poaceae, Triticeae, Meliceae, Phleaeae. Сравнение ядерных и пластидных маркеров позволило выявить несколько гибридогенных видов и родов злаков. В частности, мы показали, что основная часть полиплоидных мятликов является межвидовыми гибридами. Нами и другими исследователями показано, что мятлики, ранее рассматриваемые как представители подрода *Arctopoa* (сейчас род *Arctopoa*) и подрода *Andinae* (сейчас род *Nicoraepoa*) являются межродовыми гибридами. Пластидные геномы *Nicoraepoa* и *Arctopoa* родственны *Poa* секции *Sylvestres* (геном хлоропластов типа Y) и Северо-Евразийским злакам из родов *Arctophila* и *Arctagrostis* (тот же геном). Мы полагаем, что их общий предок мог жить в северных широтах. Ядерный геном *Arctopoa* и *Nicoraepoa* также близок к геномам *Arctophila* и *Arctagrostis*, но не родственен ядерному геному *Poa* секции *Sylvestres*. Здесь мы видим интересное явление – тесные родственные отношения между видами Арктики и Южной Америки и Субантарктики. Исследование различных ядерных и хлоропластных последовательностей позволяет обнаружить криптические виды, в том числе и среди Poaceae. Этому посвящена специальная статья В.С. Шнеер, В.В. Коцеруба (2014). Обнаружение множественных актов межвидовой и межродовой гибридной гибридизации имеет важное методологическое значение, так как недавно предложено создать новую систему Poaceae на основе молекулярно-филогенетических данных (Simon, 2007). Мы считаем, что сложная система скрещиваний, характерная для эволюции злаков, делает такой подход трудноосуществимым. Мы предполагаем, что, отталкиваясь от данных о широком распространении межвидовой гибридной гибридизации у Злаков, чисто теоретически, новую систему злаков можно было бы строить в духе Генной Концепции Рода, предложенной Лёве (Löve, 1984), где каждый род – уникальное сочетание геномов, несмотря на то, что предпринятые до сих пор попытки применить эту концепцию к реальным результатам молекулярно-филогенетического анализа пока разочаровывают исследователей.

Результаты молекулярно-генетических исследований и, прежде всего, выводы, которые можно сделать на основании сравнительного анализа полностью секвенированных геномов, представляющих основные филогенетические ветви цветковых растений, показывают, что процессы межвидовой гибридной гибридизации и полиплоидизации играли и играют ключевую роль в процессах таксонообразования. Так, следы по крайней мере двух удвоений числа хромосом обнаруживаются в геноме современных голосеменных, причем первый зафиксированный акт дубликации их генома имел место не позднее чем 350 млн. лет назад – до разделения предков современных сосудистых растений на филогенетические ветви голосеменных и покрытосеменных, а второй произошел 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 у предков современных растений показывают, что не менее половины из них приходится на периоды экологических кризисов, на периоды смены геологических эпох (Fawsett et al., 2009).

Эти выводы хорошо согласуются с наблюдениями флористов и кариологов, говорящих о том, что аллополиплоиды, в сравнении с родственными диплоидами, часто имеют более широкие ареалы, они чаще диплоидов встречаются в экстремальных условиях (Цвелёв, 1992). По мнению Н.С. Пробатовой, диплоидный уровень организации генома у злаков оптимален при экологически напряжённых, но стабильных условиях существования. При естественной или искусственной нестабильности среды обитания получают преимущество полиплоиды, обычно обладающие более высокой экологической пластичностью (Пробатова, 2007). Вероятно, благодаря этой своей особенности, аллополиплоиды имели больше шансов освоить новые экологические ниши в периоды экологических кризисов, именно потомки аллополиплоидов смогли выжить в изменившихся экологических условиях на границах эпох (Fawsett et al., 2009).

В истории представителей всех филогенетических ветвей современных злаков имели место несколько актов полиплоидизации и вторичной диплоидизации. Основные закономерности в эволюции геномов и кариотипов злаков в настоящий момент представляются следующим образом: общий предок всех злаков был вторичным диплоидом и его гаплоидный геном состоял из 10 хромосом ($n = 5$) (Murat et al., 2010; Salse, 2012). Затем, еще на стадии общего предка всех злаков, произошла полиплоидизация генома протозлака и появился кариотип с $n = 10$, после чего, за счет транслокаций между 2-мя парами хромосом, возникли две новые группы сцепления и хромосом в геноме стало 12. Далее, 50–60 млн. лет назад, злаки разделились на две ветви – клладу ВЕР (куда входят фестукоидные, бамбузоидные и оризоидные трибы) и клладу РАССАД (паникоидные, арундиноидные, хлоридоидные трибы). В клладе РАССАД число хромосом в геноме сначала уменьшилось до 10 – такой геном сохранился у сорго, а в линии кукурузы около 5 млн. лет назад произошла полиплоидизация (давшая $n = 20$), после чего, имела место вторичная диплоидизация и число хромосом, в результате транслокаций, снизилось до $n = 10$ (Murat et al., 2010). В клладе ВЕР геном с 12 хромосомами сохранился у риса, у большинства злаков этой кллады $x = 7$, но может быть в ту или иную сторону отклоняться от 7, так у *Brachypodium distachyon* 5 пар хромосом в гаплоидном геноме, а у *Zingieria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* две пары хромосом (Hilu, 2004).

Нами обнаружены две характерные мутации в консервативном участке гена 5.8S рРНК, по которым отличаются виды кллады РАССАД от предков злаков (сестринская группа – *Joinvillea*) и злаков кллады ВЕР (Родионов и др., 2011) (рис. 1, 2). То, что замен две и произошли они в консервативных позициях, можно интерпретировать как указание на то, что общий предок всех родов и триб кллады РАССАД после разделения его филогенетической ветви от ветви предков кллады ВЕР существовал очень долго.

Сравнительная геномика показала, что редукция основного числа хромосом в геноме у злаков (диспloidия) шла путем транслокаций целых хромосом в центромерные районы других хромосом (Luo et al., 2009; Murat et al., 2010) – явления интересного, нового, неожиданного, ранее не описанного при исследовании эволюции кариотипов животных и растений (см., напр.: Graphodatsky et al., 2011; Schubert, Lysak, 2011). Предполагается также, что уменьшение основного числа хромосом в геноме злаков могло идти также путем

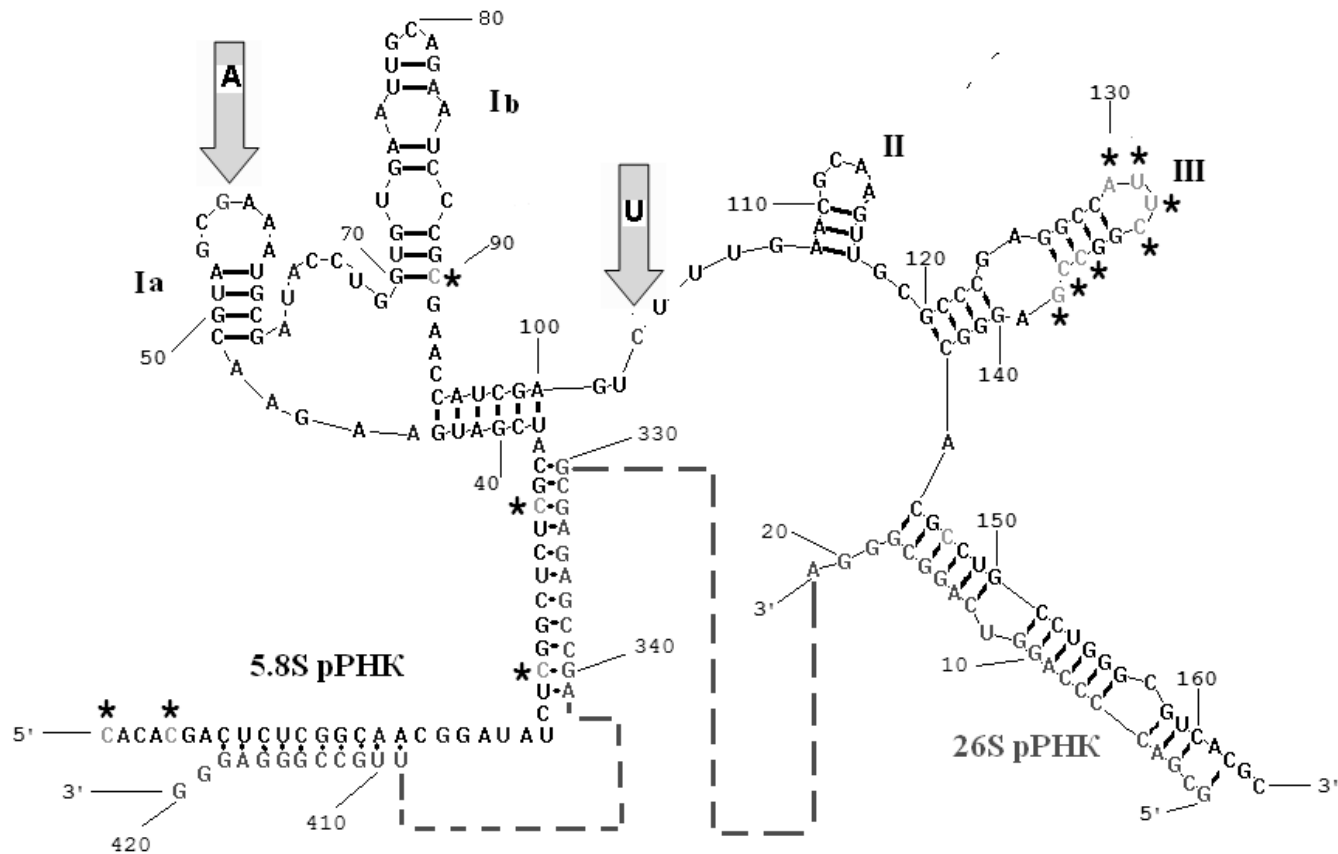


Рис. 1. Молекула 5.8S рРНК видов рода *Avena* и её взаимодействие с 26S рРНК. Римскими цифрами I (Ia+Ib), II и III обозначены шпильки. Стрелками отмечены позиции, в которых у злаков филогенетической ветки РАССАД произошла замена G на A и C на U (Тюпа, Родионов, 2008).

робертсоновских слияний акроцентриков (Idziak et al., 2011; Salse, 2012), а также за счет таких реципрокных транслокаций акроцентриков, после которых одна из слившихся хромосом такая маленькая ($< 1\%$ от размера генома), что теряется при делениях даже имея функционирующую центромеру (Schubert, Lysak, 2011). Но то, что последние два варианта дисплоидии действительно имели место в филогении злаков, еще надо доказать.

Хромосомные наборы злаков с пятью или с двумя парами хромосом, как у колподиума или цингерии Биберштейна, совсем не похожи на эуполиплоиды, а, между тем, кариотип (геном) каждого из этих видов прошел в своей истории несколько этапов аллополиплоидизации. Такие кариотипы, прошедшие стадию аллополиплоиды, но полиплоидная природа которых не выявляется при кариологическом исследовании, называют палеополиплоидами. Палеополиплоиды, как правило, уже утратили большую часть дублированных (триплицированных и т. д.) при полиплоидизации генов. Так показано, что геном бананов *Musa accuminata* ($2n = 22$) 75–100 млн. лет назад прошел через три раунда аллополиплоидизации и состоит сейчас из 36542 протеин-кодирующих генов. Теоретически, каждый из генов должен быть представлен 4 копиями разного происхождения. Но в геноме бананов только 10 % генов представлено 4 копиями, а большинство (65,4 %) генов представлены в геноме лишь одной копией (D'Hont et al., 2012). Не теряются гены, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, и регуляторные гены, то есть гены, для которых существенным является баланс дозы продуктов транскрипции и трансляции.

Вышеупомянутые виды с двуххромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* традиционно относили к трибе *Aveneae* и к трибе *Poeae* соответственно (Цвелёв, 1976). Предполагалось (Пробатова и др., 2000), что перед нами результат двух независимых линий кардинальной редукции числа групп, имевших место в трибах Овсовых и Мятликовых. Гипотеза Н.С. Пробатовой выглядела вполне правдоподобной, поскольку в роде Цингерия известны виды *Z. trichopoda*, *Z. pisidica* и *Z. kochii* с $2n$ равным 8 и 12, что рассматривалось как отражение градуальной редукции числа $x = 4$ у *Z. trichopoda* и *Z. pisidica*, $x = 6$ у *Z. kochii* (Hilu, 2004). С другой стороны, при широком понимании рода *Colpodium*, к нему раньше относили 15 видов с $x = 2, 5, 6, 7, 9$ (Цвелёв, 1964) и можно было думать, что это род с уникально нестабильным кариотипом, переживающий эпоху хромосомных революций.

Используя сочетание методов молекулярной филогении и молекулярной цитогенетики, мы исследовали происхождение уникальных двуххромосомных геномов этих злаков, а также изучили, происходила ли редукция числа хромосом в геноме злаков с основным числом хромосом 2, 5 и 6 независимо в разных ветвях, или это характерно только для злаков одной или нескольких филогенетических ветвей (Ким и др., 2007, 2009; Родионов и др., 2007, 2008, 2013). Было показано, что *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ($n = 2$), традиционно, как уже сказано, относимые систематиками к двум разным, хотя и близким трибам, в действительности близкие родственники, представители особой ветви *Poeae* (рис. 2). Другие представители рода *Colpodium* в широком его понимании не родственны *C. versicolor*, но все они, кроме *Catabrosella araratica* (Lypsky) Tzvelev, родственны друг другу и видам родов *Catabrosa*, *Sclerachloa*, *Puccinellia* и *Phippsia* (Родионов и др., 2008).

У *C. araratica* в кариотипе 42 хромосомы, то есть $x = 7$ (Погосян и др., 1972). Если это определение числа хромосом у *C. araratica* верно, то редукция хромосом от 7 к 2 у предка *Zingeria* и *Colpodium* произошла относительно недавно, уже после дивергенции предка *Zingeria* и *Colpodium* и линии *C. araratica*. Конечно, можно представить, что у *C. araratica* $x = 2$ и в кариотипе 21 двуххромосомный геном, но предположение это кажется нам маловероятным.

Впрочем, этот закавказско-малоазиатский вид всегда стоял особняком в роде *Catabrosella*, он был выделен в отдельную секцию *Nevskia* (Tzvelev) Tzvelev (Цвелёв, 1976), ранее рассматривавшуюся как отдельный подрод (Цвелёв, 1964). Интересно, что в аналитическом обзоре рода *Colpodium*, выполненном Е.Б. Алексеевым (1980), *C. araraticum* сближался с видами рода *Poa* по строению нижних цветковых чешуй и достаточно развитым сочленениям оси колоска. Эта интересная идея, по-видимому, не подтверждается молекулярно-филогенетическими данными (Носов и др., 2015). Мы полагаем, что вид *C. araratica* заслуживает выделения в отдельный род *Nevskia* (Ким и др., 2008; Родионов и др., 2008).

Редукция числа хромосом в геноме до 5 у *Catabrosella* произошла независимо от редукции числа хромосом у *Colpodium* (Ким и др., 2009; Родионов и др., 2007). Найденные нами с помощью FISH интерстициальные сайты теломерной последовательности (TTTAGGG) $_n$ на одной паре хромосом у *Catabrosella variegata* (Ким и др., 2009), возможно, представляют собой след инсерции одной хромосомы анцестрального генома в другую или границу тандемного слияния двух хромосом предкового 7-хромосомного кариотипа.

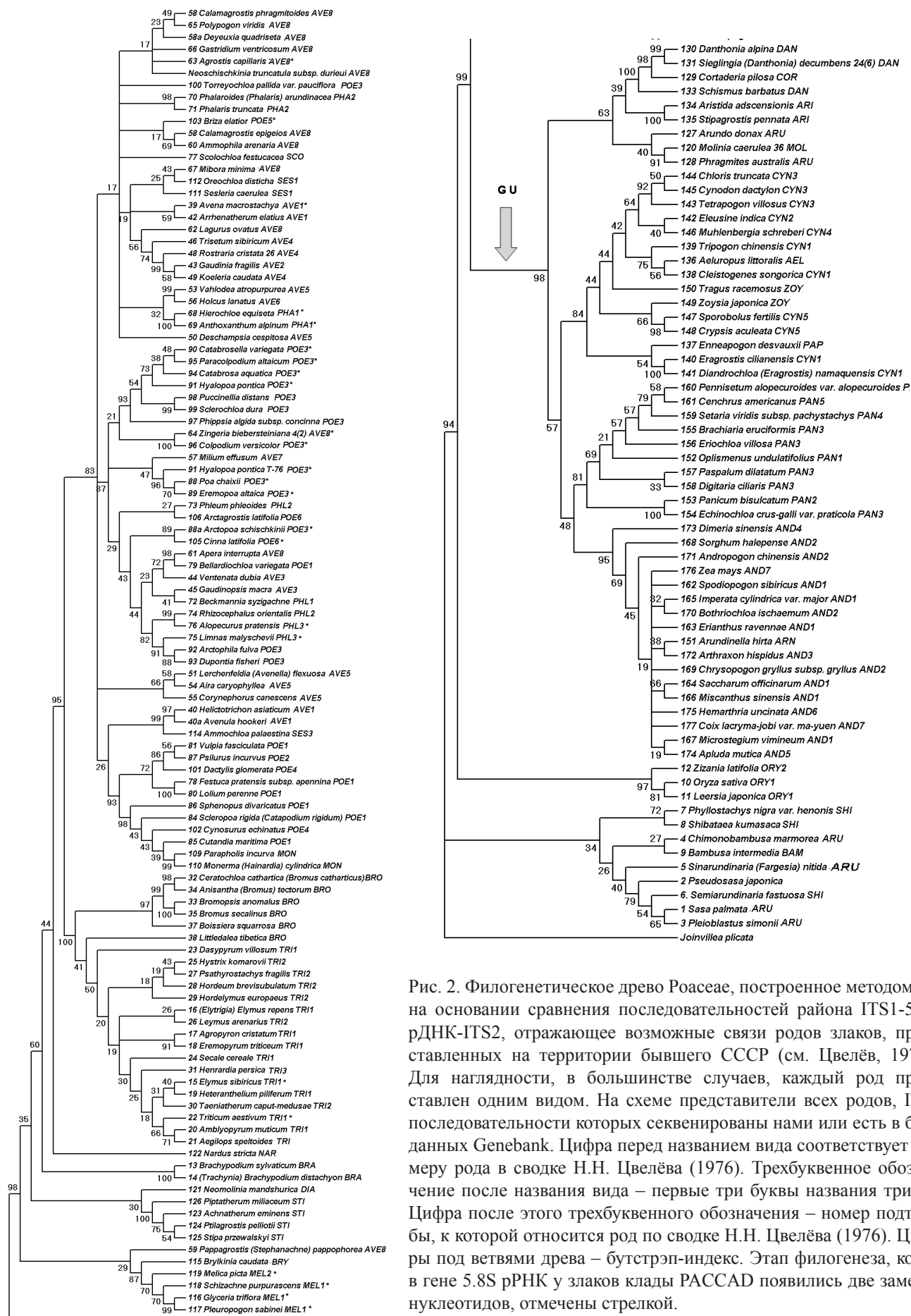


Рис. 2. Филогенетическое древо Poaceae, построенное методом NJ на основании сравнения последовательностей района ITS1-5.8S рДНК-ITS2, отражающее возможные связи родов злаков, представленных на территории бывшего СССР (см. Цвелёв, 1976). Для наглядности, в большинстве случаев, каждый род представлен одним видом. На схеме представители всех родов, ITS-последовательности которых секвенированы нами или есть в базе данных Genebank. Цифра перед названием вида соответствует номеру рода в сводке Н.Н. Цвелёва (1976). Трёхбуквенное обозначение после названия вида – первые три буквы названия трибы. Цифра после этого трёхбуквенного обозначения – номер подтрибы, к которой относится род по сводке Н.Н. Цвелёва (1976). Цифры под ветвями древа – бутстрэп-индекс. Этап филогенеза, когда в гене 5.8S рДНК у злаков клады PACCAD появились две замены нуклеотидов, отмечены стрелкой.

Результаты GISH-гибридизации показали, что гипотеза Хилу (Hilu, 2004) о том, что у разных видов рода *Zingeria* разные хромосомные числа – неверна. Вид *Z. pisidica* ($2n = 8$) оказался амфидиплоидом, межродовым гибридом, один из геномов которого происходит от *Z. biebersteiniana*, а второй, судя по морфологии хромосом и положению генов 35S и 5S рРНК, возможно, отдаленно родственен *Colpodium versicolor* (Kotseruba et al., 2003). Межродовым гибридом оказался и вид *Z. kochii* ($2n = 12$) – GISH показала, что его кариотип включает в себя геномы *Z. biebersteiniana*, геном *C. versicolor* и третий геном неясного происхождения, причем этот «неидентифицированный» геном *Z. kochii* определенно не родственен «неидентифицированному» геному, присутствующему у *Z. pisidica* (Kotseruba et al., 2010). Интересно и важно, что в интерфазном ядре у аллотетраплоида *Z. pisidica* родительские геномы пространственно разобщены и находятся в разных районах интерфазного ядра. У аллогексаплоида *Z. kochii* явление менее выражено, но также наблюдается (Kotseruba et al., 2003, 2010). Раздельное расположение субгеномов должно способствовать концертной эволюции транспозонов в пределах субгеномов – это может объяснить феномен GISH-гибридизации даже у «старых» аллополиплоидов (Родионов и др., 2013).

У двуххромосомного злака *Z. biebersteiniana* с помощью воздействия холодом (наши данные) и 7-аминокридином (данные О.В. Муравенко, Т.Е. Саматадзе и А.В. Зеленина) можно выявить сегментацию хромосом, внешне похожую на G-исчерченность хромосом млекопитающих (Cremonini et al., 2003). G-подобный рисунок контрастен, но изменчив – однозначно разложить две пары хромосом попарно трудно. При этом после Q-окрашивания плечи хромосом флуоресцируют равномерно. Мы полагаем, что G-подобная исчерченность хромосом цингерии может быть индикатором особенностей их скэффолда, следствием недавнего происхождения этих хромосом в результате хромосомных слияний. «Светлые» сегменты при этом могут соответствовать как бывшим центромерным районам, так и границам слившихся хромосом (Родионов и др., 2013). «Ломкость» хромосом в районах, где, предположительно, произошли хромосомные слияния, недавно наблюдали Грабовска-Якхимяк и соавторы, изучавшие кариотип *Phleum echinatum* (Grabowska-Joachimiak et al., 2014).

Одним из эффективных способов выявить гибридное происхождение вида или рода является сравнительное исследование сходства последовательностей ядерного и хлоропластного геномов. Для этой цели мы секвенировали и исследовали изменчивость района ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 генома ядра, а также несколько генов и межгенных районов генома хлоропластов (*ndhF*, *matK*- *tRNA-Lys*, *trnK-rps16*, *trnC-petN*) у злаков из триб *Poeae*, *Triticeae*, *Meliceae*, *Phleaeae* (рис. 3 и 4). Этот подход позволил выявить серию видов и некоторые роды злаков, возникших в результате отдаленной гибридизации. В частности, было показано, что большинство полиплоидных мятликов произошли от межсекционных гибридизаций. Это прояснило происхождение около 50 видов евразийских *Poa* (Носов и др., 2015). В частности, мятлики, ранее объединяемые в подроды *Arctopoa* и *Andinae* (первые сейчас выделены в род *Arctopoa* Probatova, вторые – в род *Nicoraepoa* Soreng et Gillespie) по происхождению, – межродовые гибриды. По цитоплазматическим геномам *Nicoraepoa* родственны мятликам секции *Sylvestres* (хлоропластный геном типа Y), причем их пластидный геном оказался родственным пластидному геному евразийских родов *Arctophila* и *Arctagrostis* (Носов и др., 2015; Родионов и др., 2010; Gillespie et al., 2009). Отсюда, по-видимому, следует, что предок южноамериканского рода *Nicoraepoa* существовал где-то в северной Пацифике. Ядерный геном *Nicoraepoa* и *Arctopoa* также близок геномам *Arctophila* и *Arctagrostis*, но он определенно далек от Y-генома ядер мятликов секции *Sylvestres*. Таким образом, перед нами яркий пример сетчатой эволюции. Здесь мы видим интересный феномен – близкое родство арктических и южноамериканских и/или субантарктических видов. Ранее нами было показано родство северо-пацифических мятликов и мятликов субантарктических островов (Родионов и др., 2010). Достаточно ясных объяснений механизмов потока генов из Северной Пацифики в Южное полушарие пока нет.

Анализ ядерных и хлоропластных последовательностей подтверждает предположение о гибридном происхождении *P. annua* ($2n = 28$) (секция *Ochlopoa*) (Tutin, 1957), причем по материнской линии родства этот вид ближе к *P. infirma*, а по рДНК ядра к *P. supina* (Носов и др., 2015).

В последнее время в границах агрегата *P. annua* agg. было выделено несколько более мелких видов по особенностям жизненной формы и опушения нижних цветковых чешуй (Тихомиров, 2013), но наш анализ ITS-последовательностей не показал их отличий от *P. annua*.

Недавно по особенностям анатомии листа предложено выделить виды секции *Ochlopoa* в отдельный род *Ochlopoa* (Parolly, Scholz, 2004; Тихомиров, 2013). Действительно, на всех молекулярно-филогенетических деревьях виды *Ochlopoa* формируют длинную ветвь в составе клады «базальных мятликов» (рис. 3, 4).

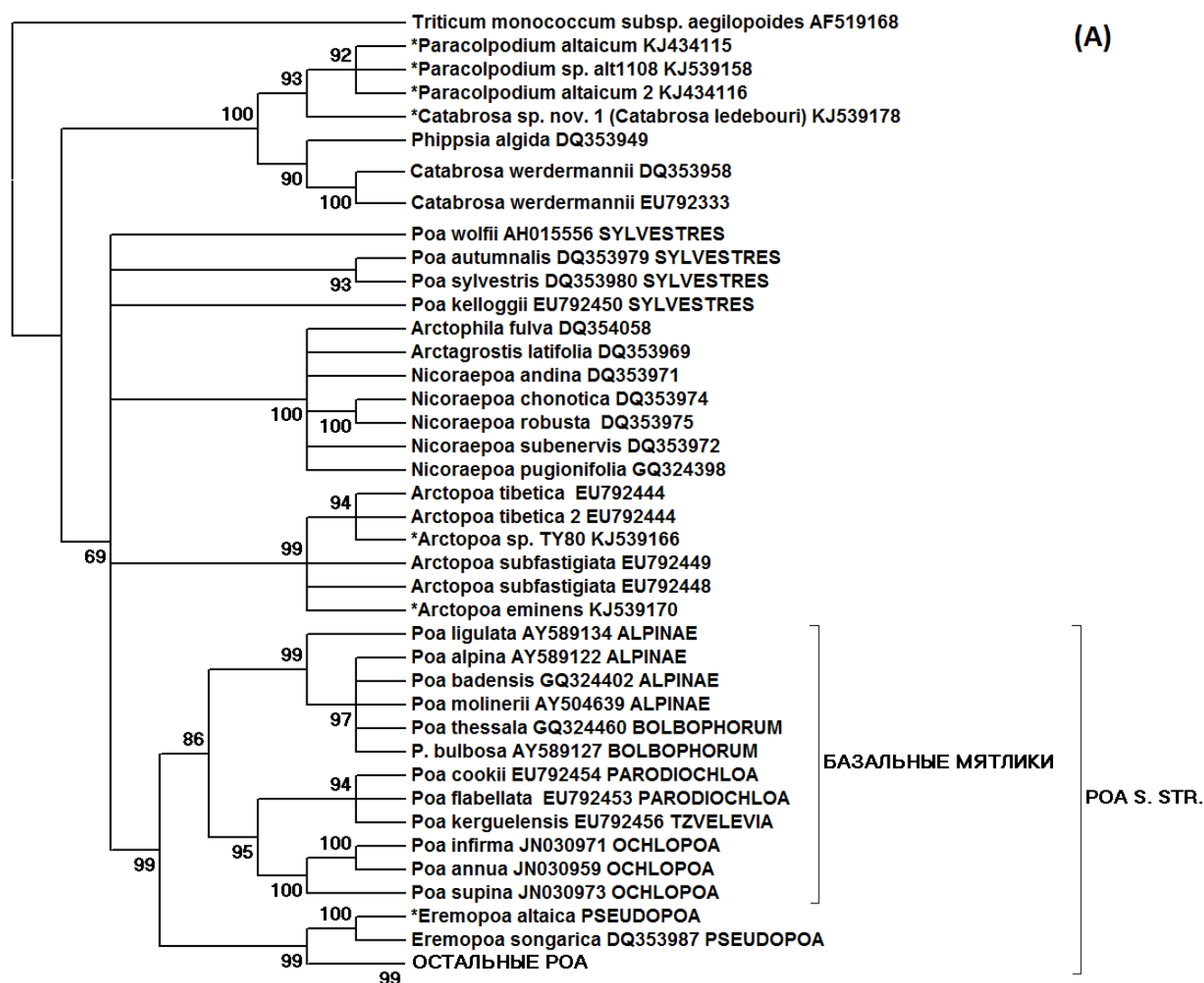


Рис. 3А. Филогенетическое древо злаков из круга родства *Poa*, построенное по результатам анализа участка trnT-trnL методом Байеса. Общая схема подтрибы *Poinae*. Здесь и далее секвенированные нами образцы отмечены знаком * (по: Носов и др., 2015).

И ядерный, и хлоропластный геномы типичных представителей *Ochlopoa* (*P. supina*, *P. infirma*, *P. annua*) заметно отличаются от геномов других мятликов. Скорее всего, эта ветвь мятликов прошла длительную эволюцию, она отделилась от основного ствола *Poa* достаточно давно, и виды этой секции сохранили ряд примитивных признаков (Цвелёв, 1972). Тем не менее, выделение отдельного рода *Ochlopoa* кажется нам неоправданным, на основании совокупности морфологических черт и молекулярно-генетических различий мятлики секции *Ochlopoa*, скорее всего, следует отнести к самостоятельному подроду *Ochlopoa* (Asch. et Graebn.) Nyl.

Совершенно иное происхождение, чем у *P. annua*, оказалось у тетраплоидных видов, ранее также относимых к секции *Ochlopoa* – у дальневосточных мятликов *P. acroleuca* и *P. hisauchii*. По морфологии и числу хромосом эти виды близки *P. annua*, но отличаются от последнего шероховатыми веточками метелки и несут пучок спутанных волосков на каллусе нижних цветковых чешуй (Tateoka, Koba, 1988). В последнее время восточноазиатские мятлики этой группы родства были выделены в отдельную секцию *Acroleucae* (Цвелёв, Пробатова, 2010). По-видимому, эта группа очень специализированных одно- и малолетних мятликов гибридогенна. Анализ ITS *P. acroleuca* однозначно свидетельствует о происхождении этого вида от североазиатских мятликов с ядерными геномами, названными нами Нрасифс. Второй вид из группы родства *P. acroleuca* – *P. hisauchii* ($2n = 28$), также традиционно относимый к секции *Ochlopoa* (Пробатова, 2006; Tateoka, Koba, 1988), имеет совсем иное происхождение, чем *P. annua* – его рДНК (ITS) показывает на родство со *Stenopoa* (тип ядерного генома S). То же самое мы видим у северокайских видов секции *Acroleucae* – *P. sikkimensis* и *P. burmanica* (ранее *P. annua* subsp. *burmanica*). Первый из них родствен-

нен группе геномов Hрасific, второй, как и *P. hisauchii*, – группе с S-генами. А вот хлоропластный геном у обоих этих видов такой же, как у видов секции *Homalopoa* – *P. chaixii* и *P. hybrida* (H-геном пластид). Происхождение по материнской линии от мятликов секции *Homalopoa* отражается на морфологии представителей *Acroleucae* – вероятно от *Homalopoa* они получили замкнутые на достаточном протяжении влагалища листьев, что считается примитивным признаком (Носов и др., 2015).

И по хлоропластному, и по ядерным генам монофилетичную кладу образует большая и непростая в таксономическом отношении группа секций *Stenopoa* + *Tichopoa* + *Oreinos* + *Secundae* (рис. 3, 4). Хлоропластный геном S-типа видов этих секций отдаленно родственен пластидным геномам *P. trivialis* (секция *Pandemos* – V-геном), а также хлоропластным геномам *P. veresczaginii*, сибирского вида из секции *Nivicolae* и геномам хлоропластов мятликов секции *Abbreviatae*. Почти вся эта кладка – полиплоидная, а, значит, гибридогенная.

Китайский горный вид *P. langtangensis*, считающийся родственным азиатским секции *Poa* (Guanghua et al., 2006), является, скорее всего, межсекционным гибридом. Хлоропластный геном у него S-типа, как у мятликов sect. *Stenopoa*. А по ITS-последовательности ядерный геном этого вида хотя и группируется с видами S-генома, но почти во всех позициях, маркирующих секционную принадлежность, у него проявляется внутригеномный полиморфизм последовательностей, указывающий на наличие в ядре кроме S-генома еще и H-генома, близкого к геному *P. pratensis* s. str. (но не *P. alpigena*) (Носов и др., 2015).

Сестринской кладкой к *Stenopoa*, *Acroleucae* и *Secundae* является кладка *Malacanthae*+*Poastena* (PP = 0,98): у последних ядерный геном типа Hрасific. Виды секции *Malacanthae* (Roshev.) Olonova произрастают в арктических широтах или на побережье Тихого океана, а виды секции *Poastena* Probatova, по мнению Н.С. Пробатовой (2006), происходят от гибридизации видов секции *Stenopoa* и секции *Poa*. Наше исследование показало (Носов и др., 2015), что по хлоропластным последовательностям представители секции *Poastena* не отличаются заметно от видов типовой секции *Poa* (рис. 3), следов же генома *Stenopoa* в *P. kamczatensis* мы не видим.

Дальнейшее исследование ITS-последовательностей у некоторых других видов *Malacanthae* – вивипарной разновидности *Poa arctica* и невивипарного *P. sublanata* (предполагаемого гибрида *P. arctica* × *P. pratensis*) показало их близость к видам секции *Poa* – группе родства *P. alpigena*. Здесь, вполне возможно, происходила интрогрессивная гибридизация с участием *P. alpigena*. Вивипарный *P. lindebergii*, западными исследователями не отделяемый от *P. arctica*, неожиданно оказался родственным *P. abbreviata*. Этот вид, скорее всего, происходит от множественной гибридизации с участием генома *P. abbreviata* из секции *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvelev. Таким образом, подтверждается высказанное ранее предположение о гибридности многих вивипарных видов (Müntzing, 1940).

Виды секции *Poa* разделяются на две хорошо поддержанные кладки: одна включает *P. pratensis* s. str., лесные дериваты *P. sergievskajae* и *P. urjanchaica*, *P. angustifolia*, а вторая – *P. alpigena* и высокогорный *P. tianschanica*. Сравнение ITS показывает, что виду *P. alpigena* по отцовской линии родственны два вида секции *Malacanthae* – *P. arctica* subsp. *vivipara* и *P. sublanata* (побережье Баренцева моря) (геном Halpigena), хотя другие виды секции *Malacanthae* несут в ядре ITS генома Hрасific. Обращаем внимание на то, что так называемый *P. arctica* var. *vivipara* по геномному составу своего ядра принципиально отличается от невивипарных образцов *P. arctica* – он близко родственен *P. alpigena* – очевидно, это аргумент в пользу придания образцам *P. arctica* var. *vivipara* статуса вида (Носов и др., 2015).

Виды секций *Homalopoa*, полиплоид *P. veresczaginii*, вивипарный *P. lindebergii*, считающийся родственным *P. arctica*, имеют ITS-последовательности типа H, близкие к предковым для всех мятликов, и по тому на ITS-деревьях они занимают неопределенное положение.

В секции *Alpinae* особый геномный состав ядра и особый пластидный геном имеет описанный из Карпат *P. media* – он определенно не родственен *P. alpinae* и *P. badensis*.

Секция *Bolbophorum* выглядит гетерогенной по происхождению и требует дальнейшего углубленного анализа: *P. bulbosa* и балканский *P. thessala* по материнской и по отцовской линии родственны видам секции *Alpinae*, но кавказско-переднеазиатский диплоид *P. densa* несет архаичные пластидные геномы, родственные хлоропластным геномам *Homalopoa* и по материнской линии родства этот вид близок *P. sibirica* из секции *Macropoa*. Форма его нижних цветковых чешуй, а также то, что они покрыты только шипиками без волосков действительно указывает на возможное родство с секцией *Macropoa* (Н. С. Пробатова, личное сообщение). *P. densa* мог приобрести утолщение в основании стебля (признак видов секции *Bolbophorum*) независимо от других *Poa*. Второе возможное предположение – это гомоплоидный межсекционный гибрид или древний палеоплоид гибридного происхождения (Носов и др., 2015).

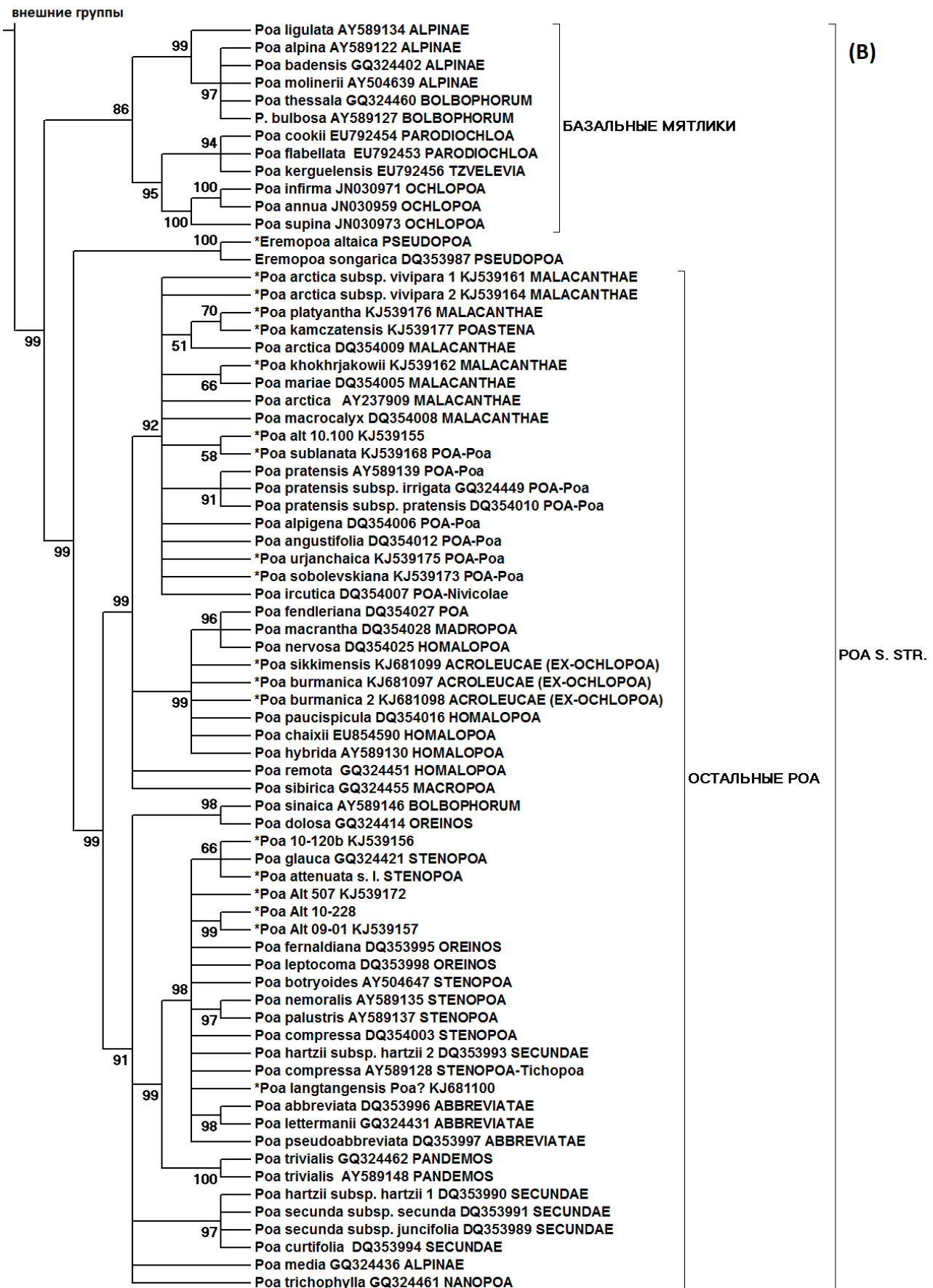


Рис. 3В. Филогенетическое дерево, построенное методом Байеса. Род *Poa* s. str. по результатам анализа trnL-trnF (по: Носов и др., 2015).

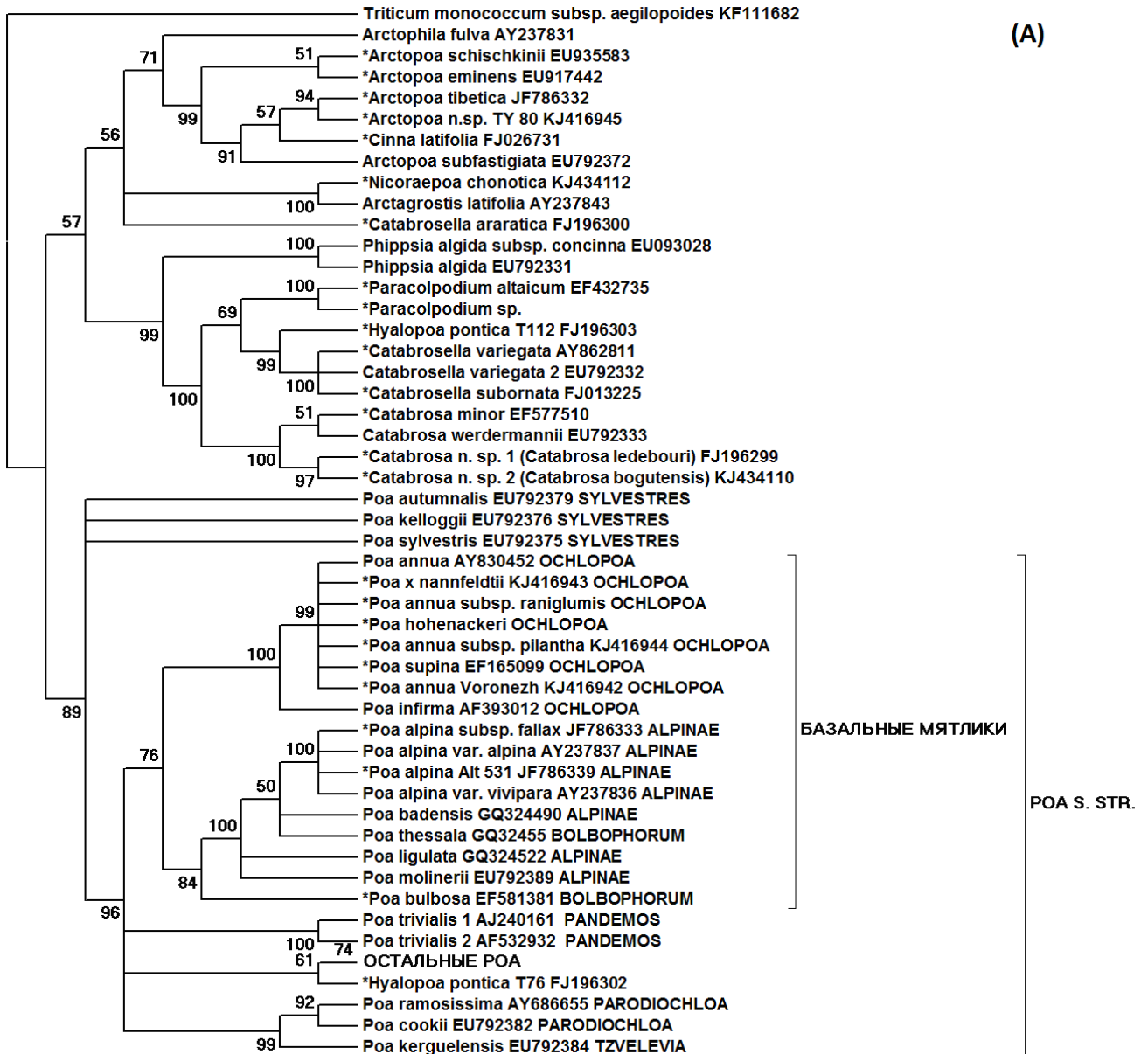


Рис. 4А. Филогенетическое древо злаков из круга родства *Poa*, построенное по результатам анализа участка ITS1-5.8S рПНК-ITS2 методом Байеса. Общая схема подтрибы *Poinae* (по: Носов и др., 2015).

Секции *Alpinae* и *Bolbophorum* ранее считались родственными секции *Poa* (Цвелёв, 1976; Nannfeldt, 1935, 1941), их даже относили к подсекциям типовой секции (Цвелёв, 1972, 1976). Молекулярно-филогенетические данные (Носов и др., 2015) не подтверждают эту идею, показывая удаленность секций *Alpinae* и *Bolbophorum* от типовой секции. Вместе с тем, несомненно, сходство геномного состава *P. alpina* и *P. badensis* (секция *Alpinae*) и геномной композиции и двух видов секции *Bolbophorum* – типового *P. bulbosa* и *P. thessala*. Однако, другие виды секции *Bolbophorum* попадают в кладу базальных мятликов – переднеазиатский *P. sinaica*, морфологически очень близкий к *P. bulbosa*, по хлоропластным генам близок к *P. dolosa* из секции *Oreinos*, нескольким видам из секции *Secundae* и диплоидному виду *P. media*, традиционно относимому к секции *Alpinae* (Цвелёв, 1976), но авторами «Flora Europea» помещаемому в секцию *Bolbophorum* (Tutin et al., 1980). Скорее всего, здесь мы видим результат межсекционной гибридизации.

Требуется дальнейшего исследования полиплоидный арктический вид *P. hartzii* – по последовательностям ITS он родственен видам секции *Stenopoa*, а сведения о его пластидном геноме противоречивы: в базах данных под именем *P. hartzii* представлены хлоропластные ДНК геномов из групп родства *Stenopoa* и *Secundae*. Н.Н. Цвелёв (1976) предполагал, что *P. hartzii* – древний гибрид между *Stenopoa* и диплоидным видом секции *Abbreviatae*, однако следов геномов *Abbreviatae* у этого вида мы пока не видим.

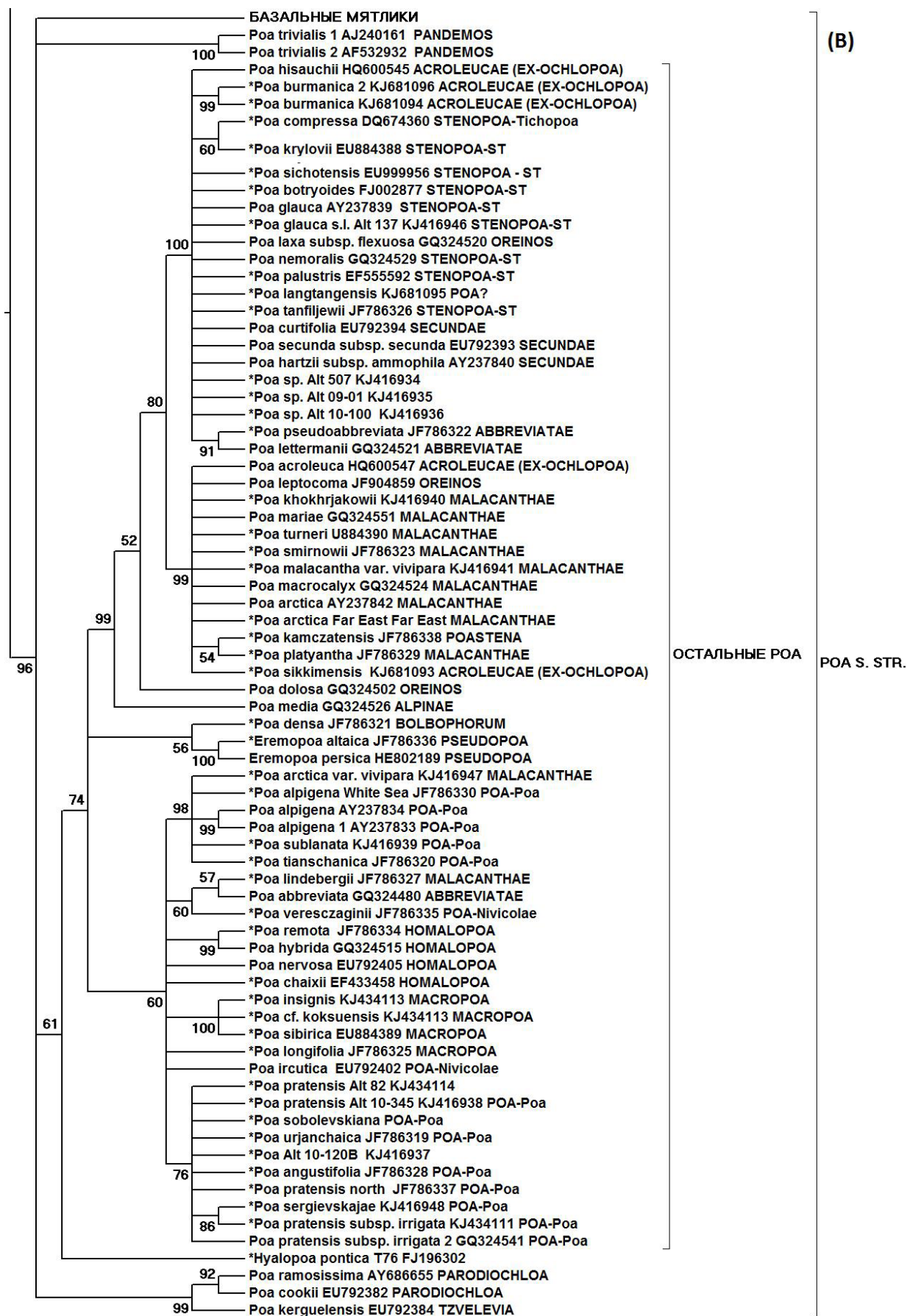


Рис. 4В. Филогенетическое древо рода *Poa* s. str. по результатам анализа участка ITS1-ген 5.8S рPHK-ITS2 методом Байеса (по: Носов и др., 2015).

В секции *Oreinos* вероятно гибридное происхождение имеет вид *P. leptocoma* – пластидный геном у него типа S, что характерно для *Oreinos*, но последовательности ITS показывают на его родство с большой группой видов из Северной Пацифики (секция *Malacanthae*) и новозеландских тетраплоидов. Н.Н. Цвелёв (1976) к подвиду *P. leptocoma* относил северопацифический вид *P. paucispicula*. Однако по хлоропластным последовательностям *P. paucispicula* отличается от *P. leptocoma* – он типичный представитель *Homalopoa*, в то время как по ITS, как сообщил Р. Соренг (Soreng, 2007), эти два вида похожи.

Два исследованных нами вида небольшой секции *Nivicolae* – алтайский *P. veresczaginii* и восточно-сибирский *P. ircutica* имеют разные пластидные геномы: у *P. veresczaginii* геном S, а у *P. ircutica* геном хлоропластов, родственный таковому у *Poa pratensis*. При этом геном ядра (строго говоря, ITS генов 35S рРНК) у этих двух видов Н-типа. Морфологически *P. veresczaginii* очень отличается и от секций *Homalopoa* и *Macropoa*, и от секции *Stenopoa* по гладким веточкам метелки и перепончатым нижним цветковым чешуям.

И, наконец, о происхождении нескольких неясных с точки зрения систематики видов и новых для науки гибридов, найденных на Алтае. Нами показано (Носов и др., 2015), что *P. khokhrjakowii*, вид с Дальнего Востока неясного систематического положения, отличающийся очень узкими листьями, судя по ITS, принадлежит к секции *Malacanthae* (рис. 3, 4). Образец Alt 10-100, мятлик, напоминающий ксерофитные виды sect. *Stenopoa*, но имеющий короткие вегетативные побеги, по результатам анализа ITS попадает в единую кладу со *Stenopoa*, в группу с G (гуанином) в положении 70, как у *P. glauca* и *P. botryoides*. Мятлик Alt 10-120b, несколько напоминающий *Poa pratensis* и *P. veresczaginii* (sect. *Nivicolae*), имеет последовательности ITS, как у *P. pratensis* и его лесных дериватов, но не как у *P. alpigena* и *P. tianshanica*. Напротив, по trnL-trnF образец Alt 10-100 идентичен *P. pratensis*, а хлоропластные сиквенсы Alt 10-120b близки к *Stenopoa* и родственными секциям. Интересен экземпляр Alt 09-01, мятлик, по светло-зеленому цвету стеблей и слабому опушению цветковых чешуй похожий на *P. trivialis*, но по крупным размерам и уплощенности стебля схожий с видами секции *Homalopoa*. Представители этих секций в природе не гибридизируют. Анализ показал, что и ITS-последовательности этого образца и последовательности trnL-trnF такие же, как у секции *Stenopoa* и близких секций (Носов и др., 2015).

Некоторые ранее выделявшиеся мелкие роды при молекулярно-филогенетическом исследовании попадают на ветви древа среди видов рода *Poa sensu stricto*. Так вместе с *Poa sensu stricto* по хлоропластным генам и ITS группируются виды рода *Eremopoa* – Р. Соренг предлагает рассматривать их как *Poa* секции *Pseudopoa* (Soreng et al., 2010). Длинную ветвь по ITS (PP = 0,79) между базальными мятликами и другими видами *Poa s. str.* формирует *Hyalopoa pontica* (образец из верховьев реки Кышкаджер, Карачаево-Черкессия). Однако ITS-последовательности *H. pontica* из ущелья Назылыкол (Карачаево-Черкессия), морфологически не отличимого от образца из ущелья Кышкаджер, напротив, занимают «естественное» для них положение на филогенетическом древе, в одной клade с ITS *Catabrosella* и *Paracolpodium* (все 3 рода ранее объединялись в род *Colpodium*). Единственное морфологическое различие между этими двумя экземплярами – у первого образца метелка строго пирамидальная, а у второго – с немного понижающимися веточками (Родионов и др., 2008; Ким и др., 2009). Разное положение на древе двух образцов одного вида можно объяснить недавним и, возможно, неоднократно воспроизводимым гибридогенным происхождением вида *H. pontica*. Скорее всего, это свидетельство межродовой гибридизации с преимущественным сохранением разных родительских геномов у растений из разных местообитаний, подобно преимущественному сохранению разных родительских геномов у гибридов из разных популяций вида *Tragopogon mirus* (Kovarik et al., 2005). Предположение о том, что виды *Hyalopoa* действительно могли образоваться политопно как результат гибридизации разных видов *Poa* недавно уже высказывалось (Габриэлян, Цвелёв, 2006), к тому же мы допускаем, что в нашем случае могла иметь место интрогрессивная гибридизация между мятликами и *Hyalopoa*. Возможно межродовой гибридизацией и разнонаправленной дивергенцией геномов новообразовавшегося аллополиплоида можно объяснить и большую разницу в ITS-последовательностях между дальневосточными популяциями *Milium effusum* и популяциями западно-сибирскими, европейскими и северо-американскими (Шнеер, Коцеруба, 2014).

Виды рода *Catabrosa* имеют хлоропластный геном, близкий по своим характеристикам к геному *Paracolpodium* и *Catabrosella*. Следуя за Соренгом и соавт. (Soreng et al., 2010), мы назвали его Y-геномом (Носов и др., 2015), поскольку он родственен Y-геному хлоропластов мятликов секции *Sylvestres*. По хлоропластным генам *Catabrosa* является сестринским родом к прочим родам и видам подтрибы *Puccinellinae* (Gillespie et al., 2008, 2010). Морфологическое отличие видов этой подтрибы от подтрибы *Poinae* довольно

слабое; основной признак – перепончатый край нижних цветковых чешуй и очень слабое развитие их килля. Следует отметить, что, судя по последовательностям района *trnT-trnF*, виды этой подтрибы дивергировали раньше прочих от остальных *Poeae*. Остальные виды, относимые систематиками к подтрибе *Puccinellinae*, кроме *Catabrosa*, большей частью принадлежат к бывшему роду *Colpodium sensu lato* (Цвелёв, 1964) о котором шла речь выше. Напомним, что к этому роду ранее относили злаки трибы *Poeae*, родственные *Poa*, но не имеющие шипиковидных трихом на всех частях растения. Позднее этот род был разделен на отдельные роды *Hyalopoa* (Tzvelev) Tzvelev, *Catabrosella* (Tzvelev) Tzvelev, *Paracolpodium* (Tzvelev) Tzvelev и *Colpodium sensu stricto* по признакам жизненной формы, ареала, экологии, морфологии цветковых чешуй и хромосомному числу (Цвелёв, 1976).

Отметим, что *Catabrosella* при сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей не показывает близкого родства с видами секции *Ochlopoa* рода *Poa*, хотя ранее их считали очень близкими таксонами или даже предлагали объединить в отдельный род (Алексеев, 1980; Пробатова, 1970; Цвелёв, 1964).

Объединение в одном ядре и в одной клетке нескольких разных геномов ведет к состоянию, названному «геномный шок», которое характеризуется повышенной частотой мутирования, постепенной потерей части или всех хромосом одного из родителей, следствием чего является невероятное морфологическое и генетическое разнообразие потомков у гибридов. Важно, что в разных линиях гибридов накапливаются разные изменения генома. Накапливаются они не совсем случайно – некоторые районы генома более подвержены изменениям, чем другие (Gaeta et al., 2007). Число хромосом у гибридов в последующих поколениях может в той или иной 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 (Xiong et al., 2011).

Одним из механизмов, ведущих к быстрым и разнообразным морфологическим изменениям у межвидовых и межродовых гибридов на ранних этапах их существования, пока геном гибрида еще находится в состоянии геномного стресса, может быть мутагенез, связанный с активностью транспозонов. При этом количество транспозонов в геноме сальтационно растет, как следствие, размер генома у гибридных видов может увеличиться (Ungerer et al., 2006). На частоту и спектр возникающих при этом в геноме аллополиплоидов генных мутаций влияют варианты комбинаций разных геномов ядра и геномов цитоплазматических органелл, митохондрий и хлоропластов (Jenczewski et al., 2013).

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, 2010; Ng et al., 2012). Многие из них консервативны, но некоторые быстро эволюционируют. Кроме различий по набору генов малых РНК, различия между видами и конфликт геномов у гибридов могут быть связаны с модификацией разрезания предшественников miRNA, проходящем при участии DICER-подобных протеинов (Ng et al., 2012).

Констатация множественных актов межвидовой и межродовой гибридизации у злаков имеет важный методологический аспект, поскольку недавно было предложено создать новую систему злаков, которая бы отражала их происхождение, выявленное на основе данных молекулярной филогении (Simon, 2007). Постоянно обновляемая версия такой системы и такая база данных GrassWorld уже созданы (Simon B.K., Clayton W.D., Harman K.T., Vorontsova M.S., Brake I., Healy D. and Alfonso Y., 2011. GrassWorld // <http://grassworld.myspecies.info>). Энтузиасты этого направления полагают, что уже сейчас около 20 % видов злаков должны быть переименованы в соответствие с их «реальным» происхождением (Vorontsova, Simon, 2012). Мы же считаем, что сложная система межродовых и межвидовых скрещиваний, типичная для эволюции и таксоногенеза злаков, делают эту красивую идею неосуществимой. Теоретически, реальная картина таксоногенеза злаков, делают эту красивую идею неосуществимой. Теоретически, реальная картина таксоногенеза лучше согласуется с геномной концепцией рода, предложенной Лёве (Löve, 1984; Цвелёв, 1991, 1992) (род – это уникальная комбинация геномов), однако попытки применить геномные формулы Лёве к реальным таксономиям (Камелин, 2004) и к результатам молекулярно-генетических и молекулярно-филогенетических работ на отдельных родах (например, см.: Горюнова, 2005) скорее разочаровывают исследователей. Кажется, дело в том, что геномную формулу нельзя определить на основании только кариологических исследований, как это делал Лёве. Слишком разнообразны пути реорганизации геномов в ходе «геномного шока» («творческая роль геномного шока») после отдаленной гибридизации.

Характерной особенностью межвидовых гибридов у злаков, как уже сказано, является то, что часто хромосомы, пришедшие от одного из родителей, плохо расходятся и теряются в ходе клеточных делений. Это один из механизмов вторичной диплоидизации генома аллополиплоида, связанный с быстрой эволюцией центромерного гистона CENH3 и центромерной ДНК. Сравнительный анализ генов и последовательностей аминокислот гистона CENH3 у нескольких видов *Arabidopsis* и нескольких видов *Drosophila* показал, что CENH3 одного вида, взаимодействуя с центромерной ДНК другого вида, не способен сформировать идеально работающую центромеру, что, в свою очередь, снижает вероятность передачи хромосомы с центромерой-«бастардом» потомству (Lermontova, Schubert, 2013; Talbert et al., 2002). Нами исследованы особенности эволюции генов, кодирующих CENH3 у видов трибы Меликовые и у видов круга родства *Lolium*. Показано, что среди мутаций в экзонах 1 и 4 гена гистона H3, накопившихся в геномах в ходе дивергенции видов и родов *Meliceae*, повышена частота несинонимичных замен нуклеотидов, что свидетельствует в пользу позитивной селекции, направленной на быстрое изменение аминокислотной последовательности N-конца гистона CENH3. В геномах видов секции *Melica* рода *Melica* обнаружено наличие двух гомологичных копий генов центромерного гистона *cenh3a* и *cenh3b*, где у *cenh3b* делетированы 54 нуклеотида в 5'-части 4-ого экзона. То, 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 может иметь очень большое значение, так как быстро эволюционирующая копия способна приобретать новые функции (Levy et al., 2013).

Постепенная утрата части генов и части хромосом одного из субгеномов неополплоида стабилизирует геном гибрида. Стадия максимально высокого разнообразия преодолена и теперь кариотип аллополиплоида выглядит как кариотип типичного полиплоида, у которого можно идентифицировать гомологичные и гомеологичные хромосомы. Мы предлагаем называть такие кариотипы эуполплоидами (Родионов и др., 2010). Стабилизация эта относительна – некоторые хромосомы эуполплоида могут быть вовлечены в хромосомные перестройки (транслокации и инверсии). Постепенно за счет транслокаций, инверсий и транспозиций, при частичной замене гомеологов гомологами, кариотип перестраивается, постепенно идет редукция числа хромосом. Постепенная диплоидизация генома эуполплоида превращает его в кариотип, не отличающийся на цитологическом уровне разрешения от диплоидного, с некоторым, характерным для рода базисным основным числом хромосом x . Это стадия палеополплоида. Достижение уровня эуполплоида и/или уровня палеополплоида виды вновь вступают в гибридизацию, и вышеописанный цикл повторяется.

В 1940 г. В.Л. Комаров (1940) писал: «Большое искушение – предположить, что процесс возникновения новых видов, приспособленных к новым условиям, идет по пути известной гегелевской триады – от исходного единообразия через максимально высокое разнообразие к конечному единообразию». Представляется, что открытия последнего времени много дали для понимания молекулярных механизмов таксонообразования по описанной В.Л. Комаровым схеме, реализуемой в последовательной череде событий межвидовой гибридизации.

Работа выполнена по госзаданию, номер государственной регистрации 01201255614, при частичном финансировании из средств гранта РФФИ № 15-04-06438 и программы «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Е.Б. Род *Colpodium* Trin. s. str. // Новости сист. высш. раст., 1980. – Т. 17. – С. 4–10.
- Габриэлян Э.Ц., Цвелёв Н.Н. *Hyalopoa hraciziana* (Роасеае) – новый вид из Армении // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 7. – С. 1087–1091.
- Горюнова С.В. Молекулярно-генетический анализ полиморфизма рода *Aegilops* L.: Автореф. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2005. – 20 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: АзБука, 2004. – 226 с.
- Ким Е.С., Райко М.П., Доброрадова М.А. и др. Полифилетическое происхождение злаков с редуцированным основным числом из группы *Zingeria-Colpodium* // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. – М., 2007. – С. 66–67.
- Ким Е.С., Носов Н.Н., Доброрадова М.А., Пунина Е.О., Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Близость *Catabrosella araratica* ($2n = 6x = 42$) к злакам с двуххромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ($2n = 2x = 4x$) – род *Nevskia* действительно существует? // Хромосомы и эволюция: Симпозиум памяти Григория Андреевича Левитского (1878–1942). – СПб., 2008. – С. 58–59.

Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е. и др. Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingeria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика, 2009. – Т. 45. – С. 1506–1515.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 112 с.

Носов Н.Н., Пунина Е.О., Мачс Э.М., Родионов А.В. Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa sensu lato* // Успехи современной биологии, 2015. – Т. 135, №1. – С. 21–39.

Погосян А.И., Наринян С.Г., Восканян В.Е. К карио-географическому изучению флоры массива Арагац // Биол. журн. Армении, 1972. – Т. 25, № 9. – С. 15–22.

Пробатова Н.С. Мятлики Советского Дальнего Востока: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М.: ЦСБС, 1970. – 27 с.

Пробатова Н.С. Мятликовые – *Poaceae* Varnhart (1) // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока (1985-1996)» / Ред. Кожевников А.Е., Пробатова Н.С. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – Т. 1–8. – С. 327–391.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. – Владивосток, 2007. – Вып. 55. – С. 9–103.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Громик С.Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (*Poaceae*) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – Вып. 46. – С. 105–145.

Родионов А.В., Ким Е.С., Пунина Е.О. и др. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 1. – С. 57–71.

Родионов А.В., Ким Е.С., Носов Н.Н. и др. Молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Colpodium sensu lato* (*Poeae*, *Poaceae*) // Экологическая генетика, 2008. – Т. 6, № 4. – С. 34–46.

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.

Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С., Тюпа Н.Б., Райко М.П., Крапивская Е.Е., Мачс Э.М. Сравнительное исследование высокоизменчивых последовательностей ядерного и хлоропластного геномов растений: изменения нуклеотидных последовательностей III шпильки молекулы 5.8S рРНК в ходе дивергенции таксонов у Мятликовых // Генофонды и генетическое разнообразие. – М. 2011. – С. 136–138.

Родионов А.В., Коцержуба В.В., Ким Е.С., Пунина Е.О., Носов Н.Н. Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.

Тихомиров В.Н. Род *Ochlopoa* (Arsch. et Graebn.) N. Scholz (*Poaceae*) в Беларуси // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 13–19.

Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Эволюционно-консервативный ген 5.8S рРНК в геноме *Avena* и других злаков // Фундаментальные и прикладные проблемы в ботанике XXI века. Ч. 3. Петрозаводск, 2008. – С. 77–79.

Цвелёв Н.Н. О роде *Colpodium* Trin. // Новости сист. высш. раст., 1964. – Т. 20. – С. 5–19.

Цвелёв Н.Н. К систематике мятликов (*Poa* L.) Европейской части СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 47–54.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.

Цвелёв Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 5. – С. 669–676.

Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб., 1992. – С. 193–201.

Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) России // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 6. – С. 857–869.

Шнеер В.С., Коцержуба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экологическая генетика, 2014. – Т. 12, № 3. – С. 12–31.

Cremonini R., Ruffini Castiglione M., Grif V.G., Kotseruba V.V., Punina E.O., Rodionov A.V., Muravenko O.V., Popov K.V., Samatadze T.E., Zelenin A.V. Chromosome banding and DNA methylation patterns, chromatin organization and nuclear DNA content in *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirnov // Biologia Plantarum, 2003. – Vol. 46. – P. 543–550.

D'Hont A., Denoeud F., Aury J.-M. et al. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants // Nature, 2012. – Vol. 488. – P. 213–217.

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., 2009. – Vol. 106. – P. 5737–5742.

Gaeta R.T., Pires J.C., Iniguez-Luy F. et al. Genomic changes in resintezed *Brassica napus* and their effects on gene expression and phenotype // Plant Cell, 2007. – Vol. 19. – P. 1–15.

Gillespie L.J., Soreng R.J., Bull R.D. et al. Phylogenetic relationships in subtribe *Poinae* (*Poaceae*, *Poeae*) based on nuclear ITS and plastid trnT-trnL-trnF sequences // Botany, 2008. – Vol. 86. – P. 938 – 967.

- Gillespie L.J., Soreng R.J., Paradis M., Bull R.D.** Phylogeny and reticulation in subtribe *Poinae* and related subtribes (Poaceae) based on nrITS, ETS, and trnTLF data // Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons / Eds. O. Seberg, G. Petersen, A.S. Barfod, J.I. Davis. – Aarhus, Denmark: Aarhus University Press, 2010. – P. 619–643.
- Grabowska-Joachimiak A., Kula A., Kliefoth D.G., Joachimiak A.J.** Karyotype structure and chromosome fragility in the grass *Phleum echinatum* Host // Protoplasma, 2014. – DOI 10.1007/s00709-014-0681-5
- Graphodatsky A.S., Trifonov V.A., Stanyon R.** The genome diversity and karyotype evolution of mammals // Mol. Cytogenet., 2011. – Vol. 4. – P. 22. DOI: 10.1186/1755-8166-4-22.
- Guanghua Z., Liang L., Soreng R.J., Olova M.V.** *Poa* L. // Flora of China, 2006. – Vol. 22. – P. 257–309.
- Ha M., Lu J., Tian L., Ramachandran V. et al.** Small RNAs serve as a genetic buffer against genomic shock in Arabidopsis interspecific hybrids and allopolyploids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 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. – Vol. 22. – P. 17–33.
- Hilu K.W.** Phylogenetics and chromosomal evolution in the *Poaceae* (grasses) // Australian J. of Botany, 2004. – Vol. 52. – P. 13–22.
- Idziak D., Betekhtin A., Wolny E. et al.** Painting the chromosomes of *Brachypodium* – current status and future prospects // Chromosoma, 2011. – Vol. 120. – P. 469–479.
- Jenczewski E., Chevre A.M., Alix K.** Chromosomal and gene expression in *Brassica* allopolyploids // Polyploids and hybrid genomics / Ed. by 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. – Vol. 16. – P. 1322–1328.
- Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A.** Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* ($2n = 8$) // Génome, 2003. – Vol. 46. – P. 156–163.
- Kotseruba V., Pistrick K., Blattner F.R. et al.** The evolution of the hexaploid grass *Zingeria kochii* (Mez) Tzvel. ($2n = 12$) was accompanied by complex hybridization and uniparental loss of ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010. – Vol. 56. – P. 146–155.
- Kovarik A., Pires J. C., Leitch A.R., Lim K.Y., Sherwood A.M., Matyasek R., Rocca J., Soltis D.E., Soltis P.S.** Rapid concerted evolution of nuclear ribosomal DNA in two *Tragopogon* allopolyploids of recent and recurrent origin // Genetics, 2005 – Vol. 169, № 2. – P. 931–944.
- 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.
- Levy A.A., Tiroschi 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.
- Löve Á.** Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repertorium, 1984. – Vol. 95. – P. 425–521.
- Luo M.C., Deal K.R., Akhunov E.D. et al.** Genome comparison reveal a dominant mechanism of chromosome number reduction in grasses and accelerated genome evolution in *Triticeae*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 106. – P. 15780–15785.
- Müntzing A.** Further studies on apomixis and sexuality in *Poa* // Hereditas, 1940. – Vol. 26. – P. 115–190.
- Murat F., Xu J.-H., Tannier E., Abrouk M., Guilhot N., Pont C., Messing J., Salse J.** Ancestral grass karyotype reconstruction unravels new mechanisms of genome shuffling as a source of plant evolution // Genome Research, 2010. – Vol. 20. – P. 1545–1557.
- Nannfeldt J.A.** Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* group. A contribution to the history of the North European mountain floras // Symbolae botanicae Upsalienses, 1935. – Vol. 1, № 5. – P. 1–113.
- Nannfeldt J.A.** On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br. // Symbolae botanicae Upsalienses, 1941. – Vol. 4, № 4. – P. 1–85.
- Ng D. W.-K., Lu J., Chen Z.J.** Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility // Curr. Opinion in Plant Biol., 2012. – Vol. 15. – P. 154–161.
- Parolly G., Scholz H.** *Oreopoa* gen. novum, two other new grasses and further remarkable records from Turkey // Willdenowia, 2004. – Vol. 34. – P. 145–158.
- 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 Biology, 2012. – Vol. 10. – P. 84.
- Salse J.** In silico archeogenomics unveils modern plant genome organisation, regulation and evolution // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 122–130.
- Schubert I., Lysak M.A.** Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints // Trends in Genetics, 2011. – Vol. 27. – P. 207–2011.
- Simon B.K.** GrassWorld: Interactive key and information system of World Grasses // Kew Bull., 2007. – Vol. 62. – P. 475–484.
- Soreng R.J.** *Poa* L. // Flora of North America, North of Mexico / Eds. Barkworth M. E., Capels K. M., Long S. L., Piep M. B. N. Y., UK: Oxford Univ. Press, 2007. – P. 486–601.

Soreng R.J., Bull R.D., Gillespie L.J. Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid *trnF* and nrITS sequences with attention to diploids // Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons / Eds. Seberg O., Petersen G., Barfod A.S. and Davis J.I. Aarhus, Denmark: Aarhus Univ. Press, 2010. – P. 619–643.

Talbert P.B., Bryson T.D., Henikoff S. Adaptive evolution of centromere proteins in plants and animals // J. of Biol., 2004. – Vol. 3. – P. 18.

Tateoka T., Koba H. Taxonomic studies of the genus *Poa* of Japan. I. Boundaries between *Poa acroleuca*, *P. hisauchi* and *P. nipponica*: a reexamination aided by chromosome observation // Bot. Mag. Tokyo, 1988. – Vol. 101. – P. 311–331.

Tutin T.G. A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. // Watsonia, 1957. – Vol. 4. – P. 1–10.

Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A. et al. (eds.). Flora Europaea. Vol. 5. Alismataceae to Orchidaceae (*Monocotyledones*). Cambridge: The University Press, 1980. – P. 165.

Ungerer M.C., Strakosh S.C., Zhen Y. Genome expansion in three hybrid sunflower species is associated with retrotransposon proliferation // Curr. Biol., 2006. – Vol. 16. – P. R872–R873.

Vorontsova M.S., Simon B.K. Updating classifications to reflect monophyly: 10 to 20 percent of species names change in Poaceae // Taxon, 2012. – Vol. 61. – P. 735–746.

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. – Vol. 108. – P. 7908–7913.

SUMMARY

For evaluation of the relationships between Poaceae species we sequenced and studied variability of the ITS1-5.8S rDNA-ITS2 region (nuclear genome) and some genes and spacers of chloroplast genome (*trnL-trnF*, *trnK-rps16*) of grasses from the tribes *Poeae*, *Triticeae*, *Meliceae*, *Phleaeae*. Comparing nuclear and plastid markers we determined some putative parental taxa of the hybrid species and genera. For example, we showed that the main part of the polyploid bluegrasses originated from intersectional crossings. Bluegrasses previously considered as subgenus *Arctopoa* (now – genus *Arctopoa*) and *Andinae* (now – genus *Nicoraepoa*) are intergeneric hybrids. Plastid genomes of *Nicoraepoa* and *Arctopoa* are relatives of *Poa* sect. *Sylvestres* (chloroplast genome Y), and North Eurasian genera *Arctophila* and *Arctagrostis* share the same genome. Thus we suppose that their common ancestor could live in northern latitudes. Nuclear genome of *Arctopoa* and *Nicoraepoa* is also close to that of *Arctophila* and *Arctagrostis* but distant from nuclear Y-genome of the *Poa* sect. *Sylvestres*. Here we see an interesting phenomenon – close relationship between Arctic and South American, as well as Subantarctic species. Earlier we showed this between North Pacific and Subantarctic bluegrasses (*Poa* s. str.). Research of nuclear and chloroplast sequences' variety allows us to detect cryptic species. In special issue (Shneyer, Kotseruba, 2014) we evaluated this phenomenon in grasses. Detection of the multiple interspecific and intergeneric events is of large methodological importance because it was proposed a novel system of the grasses based on molecular phylogenetic data (Simon, 2007). We think that a complicated system of intercrossing typical to the grass evolution makes this system unrealizable. Theoretically, taxa formation better agrees with the Genomic Concept of Genus suggested by Löve (each genus is an unique combination of genomes – Löve, 1984) in spite of the fact that attempts to apply this concept to real results of molecular phylogenetic analysis often disappoint the researchers.