

Межвидовая несовместимость при отдаленной гибридизации растений и возможности ее преодоления

Л.А. Першина^{1, 2} , Н.В. Трубачеева¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Отдаленная гибридизация вносит существенный вклад в видообразование покрытосеменных растений, обеспечивая перенос генов между видами и расширяя их потенциал к адаптации. В экспериментальных условиях отдаленная гибридизация используется для увеличения генетического разнообразия культурных растений. В процессе видообразования определяющее значение имеет возникновение репродуктивной изоляции, а выявляемая у растений способность к отдаленным скрещиваниям определяется возможностью ее преодоления. В обзоре рассматриваются основные типы несовместимости при отдаленных скрещиваниях растений, а также факторы и методические подходы, способствующие преодолению репродуктивных барьеров. Пример генетического контроля презиготических барьеров – роль генов *Kr*, определяющих нескрещиваемость между пшеницей и рожью. Постзиготическая несовместимость может быть связана с сильно выраженной генетической и эпигенетической изменчивостью, индуцируемой в результате отдаленных скрещиваний. Ранние этапы постзиготического периода являются критическими для развивающихся гибридных семян из-за гибели зародышей, в том числе связанной с одноклеточной элиминацией хромосом из гибридных клеток и аномальным развитием эндосперма. Рассматриваются возможности использования методов культивирования *in vitro* для преодоления презиготической и эмбриональной несовместимости у гибридов. Подчеркивается, что депрессия и летальность гибридов F_1 обусловлены результатом взаимодействия комплементарных генов, вызывающих гибридные некроз, хлороз и карликовость. Обращено внимание на причины стерильности гибридов F_1 . В качестве одного из механизмов несовместимости при отдаленных скрещиваниях рассматриваются ядерно-цитоплазматические взаимодействия. Подчеркиваются проблемы в работе с реципрокными гибридами и аллоплазматическими линиями – основными моделями, используемыми при изучении эффектов цитоплазмы и ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Приведены примеры, указывающие на то, что аллоплазматические линии не являются результатом простого сочетания ядерного генома одного вида, а цитоплазмы – другого. Процесс формирования аллоплазматических линий связан со структурно-функциональной изменчивостью ядерных и оргanelльных геномов.

Ключевые слова: отдаленная гибридизация; покрытосеменные растения; межвидовая несовместимость; преодоление несовместимости.

Interspecific incompatibility in wide hybridization of plants and ways to overcome

L.A. Pershina^{1, 2} , N.V. Trubacheeva¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Wide hybridization is an important factor of angiosperm speciation and provides an introgression of genes between species. In experimental conditions wide hybridization is used to increase the genetic diversity of cultivated plants. Since the emergence of reproductive barriers is of great importance for speciation, plant capacity for wide crosses is determined by a possibility of overcoming these barriers. The review discusses the main types of incompatibility in wide crossing plants, as well as factors and methodological approaches that contribute to overcoming them. The role of *Kr* genes, which determine incompatibility between wheat and rye, is one of the examples of prezygotic isolation mechanism. Postzygotic incompatibility may be associated with a highly pronounced genetic and epigenetic variability induced by wide crossings. Early stages of the postzygotic period are crucial for developing hybrid seeds due to embryo's death, including those associated with uniparental chromosome elimination in hybrid cells and abnormal development of the endosperm. A depression and a lethality of F_1 hybrids may be the result of interaction between complementary genes, which cause hybrid necrosis, hybrid chlorosis, and hybrid dwarfness. The causes of hybrid sterility are discussed. Nuclear-cytoplasmic interactions are regarded as one of the mechanisms of incompatibility in wide crosses. Reciprocal hybrids and alloplasmic lines are the main models for studying cytoplasm effects and nuclear-cytoplasmic interactions. Problems concerning work with their models are emphasized. There are some examples underlining the fact that alloplasmic lines are not a plain combination of nuclear genome and cytoplasm of different species. Development

of alloplasmatic lines is connected with structural and functional variability of nuclear and organelle genomes.

Key words: wide hybridization; angiosperm plants; interspecific incompatibility; overcoming incompatibility.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Першина Л.А., Трубочеева Н.В. Межвидовая несовместимость при отдаленной гибридизации растений и возможности ее преодоления. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):416-425. DOI 10.18699/VJ16.082

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Pershina L.A., Trubacheeva N.V. Interspecific incompatibility in wide hybridization of plants and ways to overcome. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(4):416-425. DOI 10.18699/VJ16.082

Отдаленная гибридизация – распространенное явление в природных популяциях, что подтверждает существование гибридных зон в ареалах произрастания как покрытосеменных травянистых и древесных, так и голосеменных растений (Коропачинский, Милютин, 2006; Mahé et al., 2007; Moreno et al., 2015).

Благодаря высокой степени генетической изменчивости, к которой приводят отдаленные скрещивания, и возможности структурно-функциональной стабилизации гибридных геномов, отдаленная гибридизация вносит существенный вклад в видообразование, особенно покрытосеменных растений (Rieseberg, Wills, 2007). Рассматривают два пути видообразования с участием отдаленных гибридов: гомотипное (рекомбинантное) и политипное. Гомотипное гибридное видообразование – формирование новых видов без изменения числа хромосом относительно исходных гибридов (Lai et al., 2005; Rieseberg, Wills, 2007). Гибридное политипное видообразование включает полную дубликацию гибридного генома (аллополиплоидизацию) (Pires et al., 2004).

Отдаленная гибридизация не только способствует образованию новых видов, но и обеспечивает перенос генов между видами (Anderson, 1953; Rieseberg, Wendel, 1993). Это приводит к изменчивости в структуре популяций и расширяет потенциал видов к адаптации в меняющихся условиях произрастания (Seehausen, 2004).

В экспериментальных условиях получение отдаленных гибридов и аллополиплоидов используют для моделирования начальных этапов гибридного видообразования (Eilam et al., 2008), а также для увеличения генетического разнообразия культурных растений в результате создания синтетических аллополиплоидов (Alvarez et al., 1992) или интрогрессии новых генов в геном культурных видов от их дикорастущих и культурных сородичей (Tu et al., 2009; Ito et al., 2011; Лайкова и др., 2013; Першина, 2014).

В процессе видообразования растений, так же, как и животных, определяющее значение имеет возникновение барьеров репродуктивной изоляции между видами (Sobel et al., 2010). Следовательно, способность покрытосеменных растений к отдаленным скрещиваниям определяется возможностью их преодоления. Механизмам репродуктивной изоляции с точки зрения их роли в эволюции уделяется большое внимание (Rieseberg, Carney, 1998; Widmer et al., 2009; Sobel et al., 2010). Не менее важной является и необходимость их изучения с целью разработки методов преодоления несовместимости при отдаленных скрещиваниях. Работы в этом направлении были заложены

в первой половине прошлого века (Карпеченко, 1935) и интенсивно развиваются до настоящего времени (Kruse, 1974; Van Tuyl et al., 1991; Pershina et al., 1998; Першина и др., 2012; Першина, 2014; Niu et al., 2014).

В обзоре рассматриваются основные типы несовместимости, проявляющиеся при отдаленных скрещиваниях и развитии гибридных растений, а также факторы и методические подходы, которые способствуют преодолению межвидовой несовместимости и получению новых генотипов растений на основе отдаленной гибридизации.

Типы несовместимости

при отдаленных скрещиваниях.

Презиготическая несовместимость

Несовместимость, проявляющаяся до оплодотворения, определяют как презиготическую (неспособность к скрещиванию), после оплодотворения – как постзиготическую (скрещивание происходит, но не развиваются гибридные семена; наблюдаются слабое развитие, нежизнеспособность или стерильность гибридов F_1 , а также гибридов более поздних поколений) (Rieseberg, Carney, 1998; Widmer et al., 2009). Помимо генетически обусловленных презиготических барьеров (например, различий во времени цветения растений), скрещиваемости могут препятствовать экологические факторы (в том числе разобщенность мест обитания) (Rieseberg, Carney, 1998). В случае если популяции разных видов после периода географической изоляции оказываются в одном ареале, например в результате их интродукции из естественных мест обитания, могут произойти скрещивания между ними с последующим образованием гибридных зон, а затем и новых видов. В этом отношении наиболее хорошо изучены гибридные зоны, связанные с недавними событиями видообразования: кордовой травы – аллополиплоидного вида *Spartina anglica* ($2n = 124$) на юге Великобритании (Ainouche et al., 2004); видов крестовника – рекомбинантного тетраплоида *Senecio eboraensis* ($2n = 40$) и аллотетраплоида *S. cambrensis* ($2n = 60$) в центре Великобритании и в Ирландии (Abbott et al., 2005); тетраплоидных видов козлогородника *Tragopogon miscellus* ($2n = 24$) и *T. mirus* ($2n = 24$) в Северной Америке (Tate et al., 2006).

Генетически детерминированные презиготические типы репродуктивной изоляции проявляются в виде прогамной несовместимости (при прорастании пыльцы и пыльцевых трубок) и сингамной несовместимости (во время двойного оплодотворения) (Шульдин, 1978). Так, причиной нескрещиваемости генотипов мягкой пшени-

цы *Triticum aestivum*, носителей доминантных генов *Kr* (crossability with rye), с рожью посевной *Secale cereale* является неспособность пыльцевых трубок проникнуть в зародышевый мешок (Lange, Wojciechowska, 1976). У мягкой пшеницы обнаружено пять генов, ответственных за проявление этого признака: *Kr1*, *Kr2*, *Kr3*, *Kr4* и *Skr*, соответственно локализованных на хромосомах 5B, 5AL, 5D, 1A и 5BS (Bertin et al., 2009).

Интрогрессия рецессивных аллелей *kr1* от доноров этих аллелей в другие генотипы пшеницы может приводить к повышению скрещиваемости этих генотипов не только с рожью (Molnár-Láng et al., 1996), но и с ячменем *Hordeum vulgare*, что важно для получения пшенично-ячменных гибридов и генотипов мягкой пшеницы с интрогрессией хромосом ячменя (Molnár-Láng et al., 2000). Однако выявлены гибридные комбинации, в том числе мягкая пшеница × культурный ячмень (Koba et al., 1992), мягкая пшеница × кукуруза (Laurie, Bennett, 1987), в которых гены *Kr* не проявили действия. По-видимому, в семействе злаковых генетический контроль скрещиваемости между видами определяется более сложными механизмами.

В случаях, если у гибридных комбинаций пыльцевые трубки дорастают до завязи и входят в зародышевый мешок, нарушения могут проявляться во время оплодотворения: спермии не сливаются ни с ядром яйцеклетки, ни с центральной клеткой или объединяются только с ядром яйцеклетки или только с ядром центральной клетки (Банникова, 1986).

Среди факторов внешней среды на скрещиваемость влияние оказывают температура и интенсивность освещения (Bertin et al., 2009). Для преодоления несовместимости, связанной с нарушениями прорастания пыльцевых трубок и оплодотворения, у ряда двудольных растений используют опыление *in vitro* в сочетании с методами культивирования завязей, семяпочек и изолированных зародышей (Van Tuyl et al., 1991). Для стимулирования прорастания пыльцевых трубок, оплодотворения и развития гибридных зародышей цветки материнских растений как двудольных (Zhou et al., 1991; Jansky, 2006), так и однодольных растений (Kruse, 1974; Pershina et al., 1998; Першина и др., 2000; Sanei et al., 2011; Niu et al., 2014) до опыления или после обрабатывают фитогормонами. Это позволяет не только осуществлять межвидовые скрещивания, например, в родах *Nicotiana* (Zhou et al., 1991), *Solanum* (Jansky, 2006), *Hordeum* (Sanei et al., 2011), но и производить скрещивания между видами, которые отнесены к разным подтрибам: *H. vulgare* × *T. aestivum* (Kruse, 1974; Pershina et al., 1998), *H. geniculatum* (= *H. marinum* ssp. *gussoneanum*) ($2n = 28$) × *T. aestivum* (Pershina et al., 1988) и разным трибам: *T. aestivum* × *Zea mays* (Niu et al., 2014), *T. aestivum* × *Pennisetum glaucum* (Inagaki, Mujeeb-Kazi, 1998).

Изменчивость гибридных геномов и постзиготическая несовместимость

В тех случаях, когда при отдаленных скрещиваниях происходит оплодотворение и образуются гибридные клетки, их деление может быть нарушено в разные периоды развития гибридных организмов, начиная от деления зиготы до формирования репродуктивных органов гибридов F_1 или их потомков. Одна из причин этих нарушений

обусловлена тем, что отдаленная гибридизация (как и аллополиплоидизация) вызывает «геномный шок», приводящий к быстрым генетическим и эпигенетическим изменениям во вновь сформированном геноме у гибридов и их потомков (Ainouche et al., 2004; Ng et al., 2012; Wang et al., 2014): в результате элиминации кодирующих и не-кодирующих последовательностей ДНК уменьшается размер генома и происходит потеря генов (Eilam et al., 2008), активируются мобильные элементы, что приводит к хромосомным перестройкам (Comai, 2000), вследствие «транскриптомного шока» изменяется экспрессия генов (Gaeta et al., 2009; Buggs et al., 2011).

Преобразования гибридных геномов, в зависимости от происхождения исходных гибридных комбинаций, могут приводить к различным результатам. В одних случаях гибриды не развиваются, в других среди потомков гибридов, в том числе после дупликации геномов, формируются стабильные линии. Некоторые из них могут стать репродуктивно изолированными видами и, характеризуясь признаками гетерозиса, превосходить родительские виды по плодовитости, жизнеспособности и адаптивности (Ellstrand, Schierenbeck, 2000; Ainouche et al., 2004).

Эмбриональная несовместимость и возможности ее преодоления

Ранние этапы постзиготического периода являются критическими для развивающихся гибридных семян. После двойного оплодотворения несовместимость может проявляться начиная с первого деления зиготы в течение всего периода развития зародыша (эмбриональная несовместимость) и приводить к выраженным нарушениям в развитии эндосперма (Банникова, 1986; Vinkenoog et al., 2003). Для преодоления эмбриональной несовместимости применим метод «спасения зародышей» (embryo rescue techniques), предусматривающий их своевременное вычленение и культивирование *in vitro*. Сроки и способы вычленения гибридных зародышей, состав питательных сред и условия культивирования зависят от таксономической принадлежности скрещиваемых видов (Kruse, 1974; Pershina et al., 1998; Yang et al., 2007). Впервые этот метод был использован для культивирования гибридных зародышей льна (Laibach, 1925) и применяется для получения гибридов F_1 многих культур, в том числе злаковых (Kruse, 1974; Pershina et al., 1998; Moreno et al., 2014), овощных (Geerts et al., 2011), цитрусовых (Aleza et al., 2012), винограда (Li et al., 2014a) и др.

Крайнее проявление несовместимости между чужеродными геномами – полная или частичная элиминация хромосом одного из родителей из гибридных клеток зародыша, что, по сути, – избавление от чужеродной ДНК путем ее уничтожения (Houben et al., 2011). Это явление было описано еще в 20-е годы прошлого столетия (Карпеченко, 1935). Однородительская элиминация хромосом характерна для многих гибридных комбинаций ячменя (Subrahmanyam, Bothmer, 1987; Pershina, Shumny, 2000), ряда гибридов пшеницы, овса, табака, томатов, капустных (Houben et al., 2011). При полной элиминации генома одного родительского вида развиваются гаплоидные зародыши другого (Subrahmanyam, Bothmer, 1987; Ishii et al., 2010), а при частичной – к гаплоидному набору одного

родительского вида добавлены отдельные хромосомы другого (Riera-Lizarazu et al., 1996).

Механизмы однородительской элиминации наиболее хорошо изучены на примере межвидовой гибридной комбинации *H. vulgare* × *H. bulbosum* (Gernand et al., 2006; Sanei et al., 2011) и межтритной – *T. aestivum* × *P. glaucum* (Gernand et al., 2005; Ishii et al., 2010). Процесс элиминации хромосом сопровождаются следующие события: пространственное разделение родительских геномов в интерфазном ядре; нарушение расхождения сестринских хроматид вида-гаплопродюсера в анафазе; образование хромосомных перестроек и микроядер; гетерохроматизация и фрагментация ДНК микроядер; разрушение микроядер под действием эндонуклеазы (Gernand et al., 2005, 2006; Ishii et al., 2010).

Основная причина элиминации хромосом *H. bulbosum* в комбинации *H. vulgare* × *H. bulbosum* связана с инактивацией их центромер. Это определяется тем, что неактивные центромеры *H. bulbosum*, в отличие от активных центромер *H. vulgare*, не содержат (или имеют в малом количестве) гистон СЕНН3, который является сайтом сборки для кинетохорного комплекса нормально функционирующей центромеры (Sanei et al., 2011). «Элиминационная сила» генома *H. vulgare* по отношению к геному *H. bulbosum* проявляется в комбинациях, в которых оба родителя имеют одинаковое число хромосом, – *H. vulgare* ($2n = 14$) × *H. bulbosum* ($2n = 14$) или *H. vulgare* ($2n = 28$) × *H. bulbosum* ($2n = 28$), т.е. при соотношении родительских геномов 1:1 (Davies, 1974; Pershina, Shumny, 2000). Гены, ответственные за процесс элиминации, локализованы в коротких плечах второй и третьей хромосом кукурузного ячменя (Ho, Kasha, 1975).

Гибридные комбинации с проявлением однородительской элиминации хромосом – *H. vulgare* × *H. bulbosum*, *T. aestivum* × *Z. mays*, *T. aestivum* × *P. glaucum* – используют в сочетании с методом культивирования зародышей для получения ДГ-линий (дигаплоидных линий, сформированных на основе гаплоидных растений с удвоенным числом хромосом) ячменя (Devaux, 2003) и пшеницы (Inagaki, Mujeib-Kazi, 1998; Niroula, Bimb, 2009). В результате неполной элиминации хромосом кукурузы в гибридных комбинациях *Avena sativa* × *Z. mays* получен набор овсяно-кукурузных дополненных линий, использованный для картирования генома кукурузы (Ananiev et al., 1997). Процесс элиминации хромосом может регулироваться условиями выращивания растений в период развития гибридных зародышей или гибридных растений: повышение температуры до 30 °C ускоряет элиминацию хромосом (Pershina, Shumny, 2000; Sanei et al., 2011), при температуре ниже 18 °C этот процесс задерживается (Sanei et al., 2011).

Проявление несовместимости у гибридов F₁

С началом развития гибридов F₁ постзиготическая несовместимость может быть результатом проявления гибридного хлороза, гибридной карликовости или гибридного некроза, наблюдаемых у растений разных систематических групп и обусловленных комплементарным взаимодействием генов, носителями которых является

каждый из родительских видов (Lee, 1981; Tsunewaki, 1992; Пухальский и др., 2002).

Под действием генов, вызывающих гибридный хлороз, формируются аномальные, быстро деградирующие хлоропласты, что приводит к пожелтению листьев и преждевременному старению растений (Nakano et al., 2015). На примере пшенично-ржаных гибридов *T. aestivum* × *S. cereale* установлено, что в результате взаимодействия генов гибридной карликовости на ранних этапах развития побегов прекращается развитие апекса и таким образом блокируется переход от вегетативной стадии развития к генеративной (Tikhenko et al., 2015).

Гибридный некроз (или «гибридная слабость») может проявляться в разные фазы развития растений, а от степени их поражения – приводить к летальному, сублетальному или нормальному фенотипу (Пухальский и др., 2002). Крайняя степень гибридного некроза обусловлена запрограммированной гибелью клеток, приводящей к постепенному усыханию и отмиранию листьев от кончиков до их основания (Mizuno et al., 2010). Это становится причиной массовой гибели гибридных проростков от развития первых листьев до колошения, являясь, например, определяющим механизмом несовместимости между культурным ячменем *H. vulgare* и рожью посевной *S. cereale* (Першина и др., 2000). Гибридный некроз ассоциирует с целым комплексом фенотипических признаков, аналогичных тем, которые проявляются у растений в ответ на воздействие стрессов, включая поражение патогенами (Bombliès, Weigel, 2007). Обнаружены гибридные комбинации пшеницы (Sharma et al., 2003) и *Arabidopsis thaliana* (Bombliès et al., 2007), которые рассматривают в качестве моделей для изучения аутоиммунной системы у растений и молекулярных механизмов постзиготической несовместимости, обусловленной действием генов гибридного некроза.

Накопление данных о генетическом контроле гибридного хлороза, гибридной карликовости и гибридного некроза, а также их распространение у сортов и дикорастущих сородичей (Tsunewaki, 1992; Пухальский и др., 2008) способствуют целенаправленному подбору родительских пар для получения жизнеспособных гибридов как при межсортовых, так и при отдаленных скрещиваниях.

Другим широко распространенным постзиготическим барьером несовместимости является стерильность гибридов. Стерильность, обусловленная образованием нефункциональных гамет с несбалансированным числом хромосом, может быть следствием их аномального поведения в мейозе из-за хромосомной несовместимости, что описано для многих гибридных комбинаций (Вавилов, 1935; Будашкина, 1971; Нумерова и др., 1990; Moreno et al., 2014).

Классический подход к восстановлению фертильности гибридов F₁, особенно полученных от скрещиваний родительских видов с разным числом хромосом, – удвоение их числа, обеспечивающее формирование бивалентов между гомологичными хромосомами и правильное их расхождение (Feldman, Levy, 2005). К дупликации геномов приводят спонтанное или индуцированное удвоение числа хромосом в соматических клетках, например под действием колхицина (Blakeslee, Avery, 1937), и образо-

вание функциональных женских и мужских гамет с нередуцированным числом хромосом (Silkova et al., 2011; Crismani et al., 2013). Кроме генетической обусловленности образования функциональных гамет у отдаленных гибридов (Silkova et al., 2011), на этот процесс оказывают влияние экзогенные факторы – высокая температура (Карпеченко, 1938) или условия *in vitro* при наличии фитогормонов в культуральных средах, обеспечивающих регенерацию проростков в каллусной культуре, индуцированной из соматических клеток гибридов (Pershina et al., 1998). При сильно выраженных межгеномных конфликтах, приводящих к широкому спектру нарушений в мейозе, как, например, в комбинации *Oryza sativa* ($2n = 24$) × *Luziola peruviana* ($2n = 24$), индуцировать образование функциональных гамет не удастся (Moreno et al., 2014). Аномальное поведение хромосом в мейозе – не единственная причина образования нежизнеспособных гамет. Так, у некоторых комбинаций межподвидовых гибридов *O. sativa* subsp. *indica* × *O. sativa* subsp. *japonica* мейоз до образования тетрад протекает нормально, но после этой стадии происходят многочисленные нарушения в развитии микроспор и пыльников (Liu et al., 2004).

Кроме того, стерильность у отдаленных гибридов может проявляться и в результате ядерно-цитоплазматической несовместимости (Zhu et al., 2008).

Ядерно-цитоплазматические взаимодействия как один из механизмов несовместимости при отдаленных скрещиваниях и особенности моделей для их изучения

В растительной клетке наследуемая генетическая информация неравномерно распределена между геномами ядра, митохондрий и пластид. Структурно-функциональная коадаптация между этими геномами в процессе эволюции сопровождалась как интеграцией большей части генов пластид и митохондрий в ядерный геном, так и потерей генов органелл (Jesse et al., 2008). Ядерный геном контролирует экспрессию органелльных генов с помощью факторов, которые взаимодействуют на посттранскрипционном уровне с целевыми органелльными транскриптами. Этот процесс называется антероградной регуляцией (Brautigam et al., 2007). Со стороны органелльных геномов осуществляется ретроградная регуляция, включающая множество путей передачи сигналов, направленных на регулирование экспрессии ядерных генов (Fujii, Toriyama, 2008). Скоординированные взаимодействия между ядерным и органелльными геномами определяют как «ядерно-цитоплазматические взаимодействия» (Michalak de Jimenez et al., 2013). В случае нарушения взаимодействий между ядром и органелльными геномами возникают ядерно-цитоплазматические конфликты. Следствием такого конфликта является цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), ассоциированная с мутациями генов митохондриального генома, оказывающих влияние на целевые ядерные гены, ответственные за развитие органов цветка и пыльцы (Yang et al., 2008).

Более сложные механизмы межгеномных взаимодействий, в том числе связанных с нарушениями эволюционно сложившегося ядерно-цитоплазматического баланса, проявляются при отдаленной гибридизации. Это опре-

деляется тем, что у отдаленных гибридов в одном ядре объединяются два разных родительских генома, внедренных в большинстве случаев в материнскую цитоплазму. В литературе вполне справедливо подчеркивается, что роли ядерно-цитоплазматических взаимодействий в постзиготической изоляции между видами уделяется мало внимания, а в качестве моделей для изучения эффектов ядерно-цитоплазматических взаимодействий рассматриваются реципрокные гибриды и аллоплазматические линии (Levin, 2003).

Реципрокные гибриды сочетают один и тот же ядерный гибридный геном с разной цитоплазмой, поэтому при наличии различий между парами реципрокных гибридов их можно считать результатом влияния цитоплазмы или особенностей ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Так, влиянием цитоплазмы объясняют неодинаковый уровень метилирования ДНК и различия в паттернах экспрессии генов у реципрокных гибридов между сортом *Nipponbare Oryza sativa* ssp. *japonica* и линией 93-11 *O. sativa* ssp. *indica* (He et al., 2010), а также различия в проявлении фенотипических признаков (высоты растений, формы плода и массы одного плода) у реципрокных гибридов между *Solanum lycopersicum* и *S. pimpinellifolium*, которые определяются дифференциальной экспрессией генов, опосредованной влиянием не кодирующих малых РНК (Li et al., 2014b).

Однако различия, проявляющиеся у реципрокных гибридов, могут не только быть связаны с влиянием цитоплазмы, но и определяться эффектами происхождения родителей (parent-of-origin effects), что оказывает существенное воздействие в период развития гибридных семян (Dilkes, Comai, 2004). В зависимости от плоидности скрещиваемых видов могут нарушаться необходимое соотношение (2:1) полного набора хромосом материнского генотипа к отцовскому (Bushell et al., 2003), а также баланс импринтированных генов в эндосперме (Vinkenoog et al., 2003). Это влечет за собой аномальное развитие эндосперма и функционально связанного с ним гибридного зародыша. Использование реципрокных гибридов в качестве моделей для изучения ядерно-цитоплазматических взаимодействий усложняется и тем, что не для всех гибридных комбинаций возможно осуществить оба направления скрещиваний из-за генетически детерминированной презиготической репродуктивной изоляции (Rieseberg, Carney, 1998).

Другими моделями для изучения роли ядерно-цитоплазматических взаимодействий в качестве постзиготических механизмов несовместимости являются аллоплазматические линии (Levin, 2003). По определению, аллоплазматические линии (ядерно-цитоплазматические гибриды) сочетают ядерный геном одного вида, а цитоплазму – другого (Kaul, 1988). Теоретически для образования аллоплазматических линий должны происходить два основных события: 1) замещение материнского ядерного генома на отцовский ядерный геном в процессе последовательных возвратных скрещиваний гибридов с отцовским видом; 2) эволюционно закрепленная передача органелльных геномов по материнской линии (Tsunewaki, 1996). Аллоплазматические линии получены у разных видов *Triticum* (Tsunewaki, 1996), *Allium cepa* (Vu et al., 2011), *Brassica*

napus (Landgren et al., 1996; Shinada et al., 2006), *Nicotiana tabacum* (Farbos et al., 2001) и других растений. В зависимости от ядерно-цитоплазматических комбинаций у аллоплазматических линий могут происходить нарушения клеточного развития, связанные с высокой частотой хромосомных аномалий в соматических клетках, приводящих к гибели клеток, подавлению роста и развития растений (Бадаева и др., 2006). Кроме того, у аллоплазматических линий отмечают задержку сроков созревания, проявление ЦМС, а также формирование беззародышевых или морщинистых семян, изменения в морфологии семядолей и листьев (Jiang et al., 1993; Suzuki et al., 1995), в структуре и окраске цветков (Farbos et al., 2001).

На примере аллоплазматических линий разного происхождения показана ассоциированность проявления ЦМС с функционированием митохондриальных генов (Landgren et al., 1996; Shinada et al., 2006). Поскольку аллоплазматические линии с ЦМС рассматривают как одну из систем, используемых для получения гибридных семян (Pelletier, Budar, 2007), важным аспектом служит выявление механизмов восстановления их фертильности.

Так, фертильность аллоплазматических линий восстанавливается в результате их опыления линиями, имеющими тот же ядерный геном, что и аллоплазматические линии, но которые несут ядерные гены – восстановители фертильности на чужеродной цитоплазме (Shinada et al., 2006). Например, у аллоплазматических линий мягкой пшеницы с цитоплазмой *Triticum timopheevii* восстановление фертильности (за счет развития жизнеспособной пыльцы) контролируется полигенной системой основных восьмизерных *Rf1* – *Rf8* генов (*fertility restorer*), локализованных в хромосомах мягкой пшеницы 1A, 7D, 1B, 2DS, 6B, 6D, 7B, 6DS (Sinha et al., 2013), а также трех менее эффективных генов, локализованных в хромосомах 2A, 4B и 6A (Ahmed et al., 2001).

Кроме того, у генотипов пшеницы, имеющих чужеродную цитоплазму, происходит нарушение функционирования ядерных генов *scs* (*species cytoplasmic specific*), ответственных за ядерно-цитоплазматическую совместимость (Michalak de Jimenez et al., 2013). Гены *scs*, как и гены *Rf*, имеют специфические мишени в митохондриях, но, в отличие от генов *Rf*, не связаны с восстановлением фертильности у аллоплазматических линий, а определяют ядерно-цитоплазматическую совместимость за счет поддержания необходимого уровня энергии и жизнеспособности растений (Maan, 1992). Ядерно-цитоплазматическая совместимость у аллоплазматических линий пшеницы восстанавливается под действием генов *scs* (Hossain et al., 2004) или *Ncc* (*nuclear cytoplasmic compatibility*) (Asakura et al., 1997), которые интрогрессируются в ядерный геном аллоплазматических генотипов пшеницы в процессе их формирования из ядерного генома материнского вида (донора цитоплазмы).

Аналогичный механизм восстановления фертильности (за счет интрогрессии генов из ядерного генома донора цитоплазмы) характерен для аллоплазматических линий разного происхождения: *N. tabacum* с цитоплазмой *N. repanda* (Gerstel et al., 1978); *B. napus* с цитоплазмой *Enarthrocarpus lyratus* (Janeja et al., 2003); *B. juncea* с цитоплазмой *E. lyratus* (Banga et al., 2003), цитоплазмой

Erucastrum canariense (Prakash et al., 2001) и цитоплазмой *Diplotaxis catholica* (Pathania et al., 2003).

Степень выраженности ядерно-цитоплазматического конфликта зависит от филогенетической отдаленности видов, сочетающих чужеродные по отношению друг к другу ядерные геном и цитоплазму. Например, исследование аллоплазматических линий мягкой пшеницы, несущих цитоплазму видов *Aegilops* и дикорастущего вида ячменя *H. chilense*, показало, что более масштабные изменения на уровне транскрипции и метаболизма происходят у линий с цитоплазмой *H. chilense*, таксономически более отдаленного от пшеницы вида, чем виды *Aegilops* (Crosatti et al., 2013). Следует отметить, что в цитируемой работе изученные аллоплазматические линии, независимо от происхождения цитоплазмы, были фертильными.

Все рассмотренные выше примеры аллоплазматических линий предполагают, что у них сочетаются цитоплазма одного вида, а ядерный геном – другого, так как при их образовании происходила передача цитоплазмы по материнской линии. Между тем описаны случаи нарушения эволюционно закрепленного механизма наследования геномов органелл (Даниленко, Давыденко, 2003), в том числе при гибридизации (Даниленко, Давыденко, 2003; Bogdanova, 2007). Так, при межпопуляционных скрещиваниях *Helianthus verticillatus* выявлены случаи передачи хлоропластного генома (Ellis et al., 2008), а при межпопуляционных скрещиваниях *Silene vulgaris* – митохондриального генома (Bentley et al., 2010) от отцовского генотипа. При отдаленной гибридизации пшеницы отмечали замену передачи мтДНК по материнской линии на отцовское или двуродительское наследование (Soliman et al., 1987; Kiang et al., 1994; Kitagawa et al., 2002; Aksyonova et al., 2005).

Двуродительское наследование геномов органелл приводит к гетероплазмии у гибридов F_1 , т. е. к наличию в клетках гибридов более одного варианта митохондриальной (мт) или хлоропластной (хп) ДНК. При беккроссировании отцовским видом (пшеницей) ячменно-пшеничных гибридов *H. vulgare* × *T. aestivum*, для которых характерна гетероплазмия мтДНК, наблюдали изменчивость не только ядерного, но и митохондриального генома. При этом характер изменчивости мтДНК у формирующихся аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* ассоциирован или с восстановлением фертильности, или с закреплением стерильности (Aksyonova et al., 2005; Трубаچهва и др., 2009, 2012). Так, при восстановлении фертильности аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* происходит увеличение числа копий мтДНК пшеничного (отцовского) типа, а при закреплении стерильности преобладают копии материнского (ячменного) типа. Такую же закономерность наблюдали и при образовании аллоплазматических линий пшеницы, несущих цитоплазму определенных видов *Aegilops* (Tsukamoto et al., 2000; Hattori et al., 2002). Установлено, что дифференциальная амплификация копий мтДНК у аллоплазматических линий пшеницы находится под контролем ядерно-цитоплазматических взаимодействий и зависит от материнского вида – источника цитоплазмы (Hattori et al., 2002).

Состояние гетероплазмы отмечено у аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* и (*H. maritimum* ssp.

gussoneanum)-*T. aestivum* и по определенным последовательностям хпДНК, что также можно объяснить дупликацией передачи этих последовательностей при скрещиваниях видов ячменя *H. vulgare* и *H. marinum* ssp. *gussoneanum* с мягкой пшеницей (Трубачева и др., 2012; Першина и др., 2014).

Таким образом, приведенные данные указывают на то, что аллоплазматические линии не являются результатом простого сочетания ядерного генома одного вида, а цитоплазмы – другого. В процессе становления аллоплазматических линий происходит ядерно-цитоплазматическая коадаптация, связанная со структурно-функциональной изменчивостью ядерного и оргanelльных геномов, которая может обеспечить восстановление фертильности и поддержание жизнеспособности этих линий.

Acknowledgments

This work was supported by State Budgeted Project 0324-2015-0005 and the Russian Foundation for Basic Research, project 14-04-00574.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Abbott R.J., Ireland H.I., Joseph L., Davies M.S., Rogers H.J. Recent plant speciation in Britain and Ireland: origins, establishment and evolution of four new hybrid species. *Proc. Roy. Irish Acad.* 2005;105:173-183.
- Ahmed T.A., Tsujimoto H., Sasakuma T. QTL analysis of fertility-restoration against cytoplasmic male sterility in wheat. *Genes Genet. Syst.* 2001;76:33-38.
- Ainouche M.L., Baumel A., Salmon A. *Spartina anglica* C.E. Hubbard: a natural model system for analyzing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes. *Biol. J. Linn. Soc.* 2004;82:475-484.
- Aksyonova E., Sinyavskaya M., Danilenko N., Pershina L., Nakamura C., Davydenko O. Heteroplasmy and paternally oriented shift of the organellar DNA composition in barley-wheat hybrids during backcrosses with wheat parents. *Genome.* 2005;48:761-769.
- Aleza P., Juárez J., Cuenca J., Ollitrault P., Navarro L. Extensive citrus triploid hybrid production by 2x × 4x sexual hybridizations and parent-effect on the length of the juvenile phase. *Plant Cell Rep.* 2012;31:1723-1735.
- Alvarez J.B., Ballesteros J., Sillero J.A., Martin L.M. *Tritordeum*: a new crop of potential importance in the food industry. *Hereditas.* 1992;116:193-197.
- Ananiev E.V., Riera-Lizarazu O., Rines H.W., Phillips R.L. Oat-maize chromosome addition lines: A new system for mapping the maize genome. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1997;94:3524-3529.
- Anderson E. Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* 1953;28:280-307.
- Asaka N., Nakamura C., Ohtsuka I. A nuclear compatibility gene, *Ncc-tmp*, of *Triticum timopheevi* for the cytoplasm of *Aegilops squarrosa*. *Genes Genet. Syst.* 1997;72:71-78.
- Badaeva E.D., Pershina L.A., Bil'danova L.L. Cytogenetic analysis of alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* with unstable fertility and viability. *Russ. J. Genet.* 2006;42:140-149.
- Banga S.S., Deol J.S., Banga S.K. Alloplasmic male-sterile *Brassica juncea* with *Enarthrocarpus lyratus* cytoplasm and the introgression of gene(s) for fertility restoration from cytoplasm donor species. *Theor. Appl. Genet.* 2003;106:1390-1395.
- Bannikova V.P. Mezhydivovaya nesovmestimost u rasteniy [Interspecies incompatibility in plants]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1986.
- Bentley K.E., Mande J.R., McCauley D.E. Paternal leakage and heteroplasmy of mitochondrial genomes in *Silene vulgaris*: evidence from experimental crosses. *Genetics.* 2010;185:961-968.
- Bertin I., Fish L., Foote T., Knight E., Snape J., Moore G. Development of consistently crossable wheat genotypes for alien wheat gene transfer through fine-mapping of the *Kr1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119:1371-1381.
- Blakeslee A.F., Avery A.C. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. *J. Hered.* 1937;28(12):393-411.
- Bogdanova V.S. Inheritance of organelle DNA markers in a pea cross associated with nuclear-cytoplasmic incompatibility. *Theor. Appl. Genet.* 2007;114:333-339.
- Bombliks K., Lempe J., Eppe P., Warthmann N., Lanz C., Dangel J.L., Weigel D. Autoimmune response as a mechanism for a Dobzhansky-Muller-type incompatibility syndrome in plants. *PLoS Biol.* 2007;5(9):e236.
- Bombliks K., Weigel D. Hybrid necrosis: autoimmunity as a potential gene-flow barrier in plant species. *Nat. Rev. Genet.* 2007;8:382-393.
- Brautigam K., Dietzel I., Pfannschmidt T. Plastid-nucleus communication: anterograde and retrograde signaling in the development and function of plastids. *Cell Mol. Biol. Plastids.* 2007;19:409-455.
- Budashkina E.B. Tsitogenetika mezhydivovykh gibridov pshenitsy [Cytogenetics interspecific hybrids of wheat]. Tsitogenetika pshenitsy i ee gibridov [Cytogenetics of wheat and its hybrids]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1971:196-221.
- Buggs R.J.A., Zhang L., Miles N., Tate J.A., Gao L., Wei W., Schnable P.S., Barbazuk W.B., Soltis P.S., Soltis D.E. Transcriptomic shock generates evolutionary novelty in a newly formed, natural allopolyploid plant. *Curr. Biol.* 2011;21:551-556.
- Bushell C., Spielman M., Scott R.J. The basis of natural and artificial postzygotic hybridization barriers in Arabidopsis species. *Plant Cell.* 2003;15:1430-1442.
- Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploids plants. *Plant Mol. Biol.* 2000;43:387-399.
- Crismani W., Girard C., Mercier R. Tinkering with meiosis. *J. Exp. Bot.* 2013;64:55-65.
- Crosatti C., Quansah L., Maré C., Giusti L., Roncaglia E., Atienza S.G., Cattivelli L., Fait A. Cytoplasmic genome substitution in wheat affects the nuclear-cytoplasmic cross-talk leading to transcript and metabolite alterations. *BMC Genom.* 2013;14:868-889.
- Danilenko N.G., Davidenko O.G. Miry genomov organell [World of organelle genomes]. Minsk, Tekhnologia Publ., 2003.
- Davies D.R. Chromosome elimination in inter-specific hybrids. *Heredity.* 1974;32:267-270.
- Devaux P. The *Hordeum bulbosum* (L.) method. Doubled Haploid Production in Crop Plants: A Manual. Eds M. Maluszynski, K.J. Kasza, B.P. Forster, I. Szarejko. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2003; 15-19.
- Dilkes B.P., Comai L. A differential dosage hypothesis for parental effects in seed development. *Plant Cell.* 2004;16:3174-3180.
- Eilam T., Anikster Y., Millet E., Manisterski J., Feldman M. Nuclear DNA amount and genome downsizing in natural and synthetic allopolyploids of the genera *Aegilops* and *Triticum*. *Genome.* 2008;51: 616-627.
- Ellis J.R., Bentley K.E., McCauley D.E. Detection of rare paternal chloroplast inheritance in controlled crosses of the endangered sunflower *Helianthus verticillatus*. *Heredity.* 2008;100:574-580.
- Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2000;97:7043-7050.
- Farbos I., Mouras A., Bereterbide A., Glimelius K. Defective cell proliferation in the floral meristem of alloplasmic plants of *Nicotiana glauca* leads to abnormal floral organ development and male sterility. *Plant J.* 2001;26:131-142.
- Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109:250-258.
- Fujii S., Toriyama K. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility. *Plant Cell Physiol.* 2008;49:1484-1494.
- Gaeta R.T., Yoo S.Y., Pires J.C., Doerge R.W., Chen Z.J., Osborn T.C. Analysis of gene expression in resynthesized *Brassica napus* allo-

- polyploids using *Arabidopsis* 70 mer oligo microarrays. PLoS ONE. 2009;4:e4760.
- Geerts P., Toussaint A., Mergeai G., Baudoin J.P. Phaseolus immature embryo rescue technology. Method. Mol. Biol. 2011;710:117-129.
- Gernand D., Houben A., Pickering R., Rutten T. Elimination of chromosomes in *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* crosses at mitosis and interphase involves micronucleus formation and progressive heterochromatinization. Cytogenet. Genome Res. 2006;114:169-174.
- Gernand D., Rutten T., Varshney A., Rubtsova M., Prodanovic S., Brütz C., Kumlehn J., Matzk F., Houben A. Uniparental chromosome elimination at mitosis and interphase in wheat and pearl millet crosses involves micronucleus formation, progressive heterochromatinization, and DNA fragmentation. Plant Cell. 2005;17:2431-2438.
- Gerstel D.U., Burns J.A., Burk L.G. Cytoplasmic male sterility in *Nicotiana*, restoration of fertility, and the nucleolus. Genetics. 1978;89:157-169.
- Hattori N., Kitagawa K., Takumi S., Nakamura C. Mitochondrial DNA heteroplasmy in wheat, *Aegilops* and their nucleus-cytoplasm hybrids. Genetics. 2002;160(4):1619-1630.
- He G., Zhu X., Elling A.A., Chen L., Wang X., Guo L., Liang M., He H., Zhang H., Chen F., Qi Y., Chen R., Deng X-Q. Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. Plant Cell. 2010;22:17-33.
- Ho K.M., Kasha K.J. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley. Genome. 1975;81:263-273.
- Hossain K.G., Riera-Lizarazu O., Kalavacharia V., Vales M.I., Rust J.L., Maan S.S., Kianian S.F. Molecular cytogenetic characterization of an alloplasmic durum wheat line with a portion of chromosome 1D of *Triticum aestivum* carrying the *scs^{ae}* gene. Genome. 2004;47:206-214.
- Houben A., Sanei M., Pickering R. Barley doubled-haploid production by uniparental chromosome elimination. Plant Cell Tiss. Org. 2011;104:321-327.
- Inagaki M.N., Mujeib-Kazi A. Production of polyhaploids of hexaploid wheat using stored pearl millet pollen. Euphytica. 1998;100(1-3):253-259.
- Ishii T., Ueda T., Tanaka H., Tsujimoto H. Chromosome elimination by wide hybridization between *Triticeae* or oat plant and pearl millet: pearl chromosome dynamics in hybrid embryo cells. Chromosome Res. 2010;18:821-883.
- Ito T., Konno I., Kubota S., Ochiai T., Sonoda T., Hayashi Y., Fukuda T., Yokoyama J., Nakayama H., Kameya T., Kanno A. Production and characterization of interspecific hybrids between *Asparagus kiusianus* Makino and *A. officinalis* L. Euphytica. 2011;182:285-294.
- Janeja H.S., Banga S.K., Bhaskar P.B., Banga S.S. Alloplasmic male sterile *Brassica napus* with *Enarthrocarpus lyratus* cytoplasm: introgression and molecular mapping of an *E. lyratus* chromosome segment carrying a fertility restoring gene. Genome. 2003;46:792-797.
- Jansky S. Overcoming hybridization barriers in potato. Plant Breeding. 2006;125:1-12.
- Jesse D., Woodson J.D., Chory J. Coordination of gene expression between organellar and nuclear genomes. Nat. Rev. Genet. 2008;9:383-395.
- Jiang J., Chen P., Friebe B., Raupp W.J., Gill B.S. Alloplasmic wheat – *Elymus ciliaris* chromosome addition lines. Genome. 1993;36:327-333.
- Karpechenko G.D. Teoriya otdalennykh gibridizatsii [Theory of remote hybridization]. Teoreticheskie osnovy selektsii rasteniy [Theoretical Foundations of Plant Breeding]. Moscow; Leningrad, Selkhozgiz, 1935;1.
- Karpechenko G.D. Tetraploid barleys obtained using high temperatures. Biologicheskii zhurnal = Biological Journal. 1938;7(2).
- Kaul M.L.H. Male Sterility in Higher Plants. Berlin; Heidelberg; N.Y.; London; Paris; Toronto: Springer-Verlag, 1988.
- Kiang A.S., Connolly V., McConnell D.J., Kavanagh T.A. Paternal inheritance of mitochondria and chloroplasts in *Festuca pratensis*-*Lolium perenne* intergeneric hybrids. Theor. Appl. Genet. 1994;87:681-688.
- Kitagawa K., Takumi S., Nakamura C. Evidence of paternal transmission of mitochondrial DNA in a nucleus-cytoplasm hybrid of timopheevi wheat. Genes. Genet. Syst. 2002;77:243-250.
- Koba T., Shimada T. Variations in the crossability of common wheat cultivars with cultivated barley. Hereditas. 1992;116:187-192.
- Koropachinsky I.Y., Milutin L.I. Estestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rasteniy [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk, Geo, 2006.
- Kruse A. An *in vivo/in vitro* embryo culture technique. Hereditas. 1974;77:219-224.
- Lai Z., Nakazato T., Salmaso M., Burke J.M., Tang S., Knapp S.J., Rieseberg L.H. Extensive chromosomal repatterning and evolution of sterility barriers in hybrid sunflower species. Genetics. 2005;171:291-303.
- Laibach F. Das taubwerden der bastardsamen und die künstliche anfrucht früh absterbender bastardembryonen. Ztschr. Bot. 1925;17:417-485.
- Laikova L.I., Belan I.A., Badaeva E.D., Rosseeva L.P., Shepelev S.S., Shumny V.K., Pershina L.A. Development and study of spring bread wheat variety “Pamyati Maystrenko” with introgression of genetic material from synthetic hexaploid *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. Russ. J. Genet. 2013;49:89-97.
- Landgren M., Zetterstrand M., Sundberg E., Glimelius K. Alloplasmic male-sterile *Brassica* lines containing *B. tournefortii* mitochondria express an *ORF 3* of the *atp6* gene and a 32 kDa protein. Plant Mol. Biol. 1996;32:879-890.
- Lange L., Wojciechowska B. The crossing of common wheat (*T. aestivum* L.) with cultivated rye (*S. cereale* L.). I. Crossability, pollen grain germination and pollen tube growth. Euphytica. 1976;25:609-620.
- Laurie D.A., Bennett M.D. The effect of the crossability loci *Kr1* and *Kr2* on fertilization frequency in hexaploid wheat × maize crosses. Theor. Appl. Genet. 1987;73:403-409.
- Lee J.A. Genetics of *D3* complementary lethality in *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. J. Hered. 1981;72:299-300.
- Levin D.A. The cytoplasmic factor in plant speciation. Syst. Bot. 2003;28(1):5-11.
- Li G.R., Ji W., Wang G., Zhang J.X., Wang Y.J. An improved embryo-rescue protocol for hybrid progeny from seedless *Vitis vinifera* grapes × wild Chinese *Vitis* species. In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2014a;50:110-120.
- Li J., Sun Q., Yu N., Zhu J., Zou X., Qi Z., Ghani M.A., Chen L. The role of small RNAs on phenotypes in reciprocal hybrids between *Solanum lycopersicum* and *S. pimpinellifolium*. BMC Plant Biol. 2014b;14:296-306.
- Liu H.Y., Xu C.G., Zhang Q. Male and female gamete abortions, and reduced affinity between the uniting gametes as the causes for sterility in an indica/japonica hybrid in rice. Sex. Plant Reprod. 2004;17:55-62.
- Maan S.S. Transfer of the species specific cytoplasm (*scs*) from *Triticum timopheevii* to *Triticum turgidum*. Genome. 1992;35:238-243.
- Mahé L., Le Pierrès D., Combes M.-C., Lashermes P. Introgressive hybridization between the allotetraploid *Coffea arabica* and one of its diploid ancestors, *Coffea canephora*, in an exceptional sympatric zone in New Caledonia. Genome. 2007;50:316-324.
- Michalak de Jimenez M.K., Bassi F.M., Ghavami F., Simons K., Dizon R., Seetan R.I., Alnemer L.M., Denton A.M., Doğramaci M., Šimková H., Doležel J., Seth K., Luo M.-C., Dvorak J., Gu Y.Q., Kianian S.F. A radiation hybrid map of chromosome 1D reveals synteny conservation at a wheat speciation locus. Funct. Integr. Genomics. 2013;13:19-32.
- Mizuno N., Hosog N., Park P., Takum S. Hypersensitive response-like reaction is associated with hybrid necrosis in interspecific crosses between tetraploid wheat and *Aegilops tauschii* Coss. PLoS ONE. 2010;5:1-16.
- Molnár-Láng M., Linc G., Logojan A., Sutka J. Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) × winter barley (*Hordeum vulgare*). Genome. 2000;43:1045-1054.

- Molnár-Láng M., Linc G., Sutka J. Transfer of the recessive crossability allele *kr1* from Chinese Spring into the winter wheat variety Martonvásári 9. *Euphytica*. 1996;90:301-305.
- Moreno P.E., Caetano C.M., Olaya C.A., Agrono T.C., Torres E.A. Chromosome elimination in intergeneric hybrid of *Oryza sativa* × *Luziola peruviana*. *Agr. Sci.* 2014;5:1344-1350.
- Moreno E.M.S., Speranza P.R., Laque J.M.R., Neffa V.G.S. Natural hybridization among subspecies of *Turnera sidoides* L. (Passifloraceae) revealed by morphological and genetic evidence. *Plant Syst. Evol.* 2015;301:883-892.
- Nakano N., Mizuno N., Tosa Y., Yoshida K., Park P., Takumi S. Accelerated senescence and enhanced disease resistance in hybrid chlorosis lines derived from interspecific crosses between tetraploid wheat and *Aegilops tauschii*. *PLoS ONE*. 2015;10. DOI 10.1371/journal.pone.0121583.
- Ng D.W.-K., Lu J., Chen Z.J. Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012;15:154-161.
- Niroula R.K., Bimb H.P. Overview of wheat × maize system of crosses for dihaploid induction in wheat. *World Appl. Sci. J.* 2009;7:1037-1045.
- Niu Z., Jiang A., Hammad W.A., Oladzadabbasabadi A., Xu S.S., Merzoum M., Elias E.M. Review of doubled haploid production in durum and common wheat through wheat × maize hybridization. *Plant Breeding*. 2014;133:313-320.
- Numerova O.M., Pershina L.A., Shumny V.K. Meiosis in barley-wheat hybrids *H. vulgare* × *T. timopheevii* Zhuk and their descendants from alien crossings. *Tsitologiya i genetika = Cytology and Genetics*. 1990;24(3):22-26.
- Pathania A., Bhat S.R., Dinesh Kumar V., Ashutosh K.P.B., Prakash S., Chopra V.L. Cytoplasmic male sterility in alloplasmic *Brassica juncea* carrying *Diplotaxis catholica* cytoplasm: molecular characterization and genetics of fertility restoration. *Theor. Appl. Genet.* 2003;107:455-461.
- Pelletier G., Budar F. The molecular biology of cytoplasmically inherited male sterility and prospects for its engineering. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2007;18:121-125.
- Pershina L.A. Plant chromosome engineering is an area of biotechnology. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2014;4(4):311-317.
- Pershina L.A., Belova L.I., Numerova O.M., Shumny V.K. Effect of the genotypic diversity of *Hordeum vulgare* L. and *Secale cereale* L. on their crossability and the development and viability of hybrid embryos and plants. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2000;36(4):520-526.
- Pershina L.A., Devyatkina E.P., Trubacheeva N.V., Kravtsova L.A., Dobrovol'skaya O.B. Characterization of fertility restoration in alloplasmic lines derived from hybridization of self-fertilized offspring of barley-wheat (*Hordeum vulgare* L. × *Triticum aestivum* L.) amphiploid with common wheat varieties Saratovskaya 29 and Pyrotix 28. *Russ. J. Genet.* 2012;48(12):1184-1190.
- Pershina L.A., Numerova O.M., Belova L.I., Devyatkina E.P. Biotechnological and cytogenetic aspects of producing new wheat genotypes using hybrids. *Euphytica*. 1998;100(1-3):239-244.
- Pershina L.A., Shumny V.K. Simulating processes of species formation and rise of biodiversity on the base of wide hybridization of cereals. *Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. V. 1. Basic problems of species and ecosystems evolution. Part 2. Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Informational Technologies and Modelling*. Novosibirsk: ICG. 2000;88-91.
- Pershina L.A., Trubacheeva N.V., Sinyavskaya M.G., Devyatkina E.P., Kravtsova L.A. Nuclear-cytoplasmic compatibility and the state of mitochondrial and chloroplast DNA regions in alloplasmic recombinant and introgressive lines (*H. vulgare*)–*T. aestivum*. *Russ. J. Genet.* 2014;50(10):1017-1024.
- Pires J.C., Lim K.Y., Kovarik A., Matyásek R., Boyd A., Leitch A.R., Leitch I.J., Bennett M.D., Soltis P.S., Soltis D.E. Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors. *Am. J. Bot.* 2004;91:1022-1035.
- Prakash S., Ahuja I., Upreti C., Kumar V.D., Bhat S.R., Kirti P.B., Chopra V.L. Expression of male sterility in alloplasmic *Brassica juncea* with *Erucastrum canariense* cytoplasm and the development of a fertility restoration system. *Plant Breeding*. 2001;120:479-482.
- Pukhalskiy V.A., Bilinskaya E.A., Martynov S.P., Dobrovorskaya T.V., Obolenkova G.A. New data on the distribution of hybrid necrosis genes in winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Russ. J. Genet.* 2008;44(2):171-179.
- Pukhalskiy V.A., Martynov S.P., Dobrovorskaya T.V. Geny gibridnogo nekroza pshenits (teoriya voprosa i katalog nositeley letalnykh genov) [Hybrid Necrosis Genes in Wheats (Theory of Matter and Catalog of Lethal Genes Carriers)]. Moscow, MSHA Publ., 2002.
- Riera-Lizarazu O., Rines H.W., Phillips R.L. Cytological and molecular characterization of out × maize partial hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 1996;93:123-135.
- Rieseberg L.H., Carney S.E. Plant hybridization. *New Phytol.* 1998;140:599-624.
- Rieseberg L.H., Wendel J.F. Introgression and its consequences in plants. Ed. R.G. Harrison. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford Univ. Press, 1993;70-109.
- Rieseberg L.H., Wills J.H. Plant speciation. *Science*. 2007;317:910-913.
- Sanei M., Pickering R., Kumke K., Nasuda S., Houben A. Loss of centromeric histone H3 (*CENH3*) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2011;108:498-505.
- Seehausen O. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 2004;19:198-207.
- Sharma G., Srivalli B., Khanna-Chopra R. Hybrid necrosis in wheat – a genetic system showing reduced capacity to detoxify reactive oxygen species leading to programmed cell death. *Indian J. Biotechnol.* 2003;2(1):17-25.
- Shinada T., Kikuchi Y., Fujimoto R., Kishitani S. An alloplasmic male-sterile line of *Brassica oleracea* harboring the mitochondria from *Diplotaxis muralis* expresses a novel chimeric open reading frame, *orf72*. *Plant Cell Physiol.* 2006;47:549-553.
- Shulyndin A.F. Geneticheskie zakonomernosti rasshchepleniya otdalennykh gibridov rasteniy [Genetic regularity of remote hybrid segregation]. *Problemy otdalennoy gibridizatsii rasteniy [Problems of Remote Plant Hybridization]*. Sofia, Bolgarskaya Akademiya nauk, 1978:33-44.
- Silkova O.G., Shchapova A.I., Shumny V.K. Patterns of meiosis in ABDR amphihaploids depend on the specific type of univalent chromosome division. *Euphytica*; 2011;178:415-426.
- Sinha P., Tomar S.M.S., Vinod Singh V.K., Balyan H.S. Genetic analysis and molecular mapping of new fertility restorer gene *Rf8* for *Triticum timopheevii* cytoplasm in wheat (*Triticum aestivum* L.) using SSR markers. *Genetics*. 2013;141:431-441.
- Sobel J.M., Chen G.F., Watt L.R., Schemske D.W. The biology of speciation. *Evolution*. 2010;64:295-315.
- Soliman K., Fedak G., Allard R.W. Inheritance of organelle DNA in barley and *Hordeum* × *Secale* intergeneric hybrids. *Genome*. 1987;29:867-872.
- Subrahmanyam N.C., Bothmer R. von. Interspecific hybridization with *Hordeum bulbosum* and development of hybrids and haploids. *Hereditas*. 1987;106:119-127.
- Suzuki T., Nakamura C., Mori N., Kaneda C. Overexpression of mitochondrial genes in alloplasmic common wheat with a cytoplasm of wheatgrass (*Agropyron trichophorum*) showing depressed vigor and male sterility. *Plant Mol. Biol.* 1995;27:553-565.
- Tate J.A., Ni Z., Scheen A.-C., Koh J., Gilbert C.A., Lefkowitz D., Chen Z.J., Soltis P.S., Soltis D.E. Evolution and expression of homeologous loci in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae), a recent and reciprocally formed allopolyploid. *Genetics*. 2006;173:1599-1611.
- Tikhenko N., Rutten T., Tsvetkova N., Dobrovolskaya O., Zaynali Nezhad K., Roder M.S., Börner A. Hybrid dwarfness in crosses between wheat (*Triticum aestivum* L.) and rye (*Secale cereale* L.): a new look at an old phenomenon. *Plant Biol. (Stuttg)*. 2015;17:320-326.

- Trubacheeva N.V., Efremova T.T., Badaeva E.D., Kravtsova L.A., Belova L.I., Devyatkina E.P., Pershina L.A. Production of alloplasmic and euplasmic wheat-barley ditelosomic substitution lines 7H1L^{mar} (7D) and analysis of the 18S/5S mitochondrial repeat in these lines. *Russ. J. Genet.* 2009;45(12):1438-1443.
- Trubacheeva N.V., Kravtsova L.A., Devyatkina E.P., Efremova T.T., Sinyavskaya M.G., Shumny V.K., Pershina L.A. Heteroplasmic and homoplasmic states of mitochondrial and chloroplast DNA regions in progenies of distant common wheat hybrids of different origins. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2012;2(6):494-500.
- Tsukamoto N., Asakura N., Hattori N., Takumi S., Mori N., Nakamura C. Identification of paternal mitochondrial DNA sequences in the nucleus-cytoplasm hybrid of tetraploid and hexaploid wheat with D and D2 plasmon from *Aegilops* species. *Curr. Genet.* 2000;38: 208-221.
- Tsunewaki K. Aneuploid analyses of hybrid necrosis and hybrid chlorosis in tetraploid wheats using the D genome chromosome substitution lines of durum wheat. *Genome.* 1992;35:594-601.
- Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis. *Methods of Genome Analysis in Plant.* Ed. P.P. Jauhar. Boca Raton; New York; London; Tokyo: CRC Press, 1996;271-299.
- Tu Y., Sun J., Ge X., Li Z. Chromosome elimination, addition and introgression in intertribal partial hybrids between *Brassica rapa* and *Isatis indigotica*. *Ann. Bot.* 2009;103:1039-1048.
- Van Tuyl J.M., Van Diën M.P., Van Creijl M.G.M., Van Kleinwee T.C.M., Franken J., Bino R.J. Application of *in vitro* pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses. *Plant Sci.* 1991;74: 115-126.
- Vavilov N.I. Nauchnye osnovy selektsii pshenitsy [Scientific foundations of wheat breeding]. Leningrad, Sel'hozgiz Publ., 1935.
- Vinkenoog V., Bushell C., Spielman M., Adams S., Dickinson H.G., Rod J., Scott R.J. Genomic imprinting and endosperm development in flowering plants. *Mol. Biotechnol.* 2003;25:149-184.
- Vu H.Q., Iwata M., Yamauchi N., Shigyo M. Production of novel alloplasmic male sterile lines in *Allium cepa* harbouring the cytoplasm from *Allium roylei*. *Plant Breeding.* 2011;130:469-475.
- Wang H., Jiang J., Chen S., Qi X., Fang W., Guan Z., Teng N., Liao Y., Chen F. Rapid genetic and epigenetic alterations under intergeneric genomic shock in newly synthesized *Chrysanthemum morifolium* × *Leucanthemum paludosum* hybrids (Asteraceae). *Genome Biol. Evol.* 2014;6:247-259.
- Widmer A., Lexer C., Cozzolino S. Evolution of reproductive isolation in plants. *Heredity.* 2009;102:31-38.
- Yang D., Li W., Li S., Yang X., Wu J., Cao Z. In vitro embryo rescue culture of F1 progenies from crosses between diploid and tetraploid grape varieties. *Plant Growth Regul.* 2007;51:63-71.
- Yang J., Zhang M., Yu J. Mitochondrial retrograde regulation tuning fork in nuclear genes expressions of higher plants. *J. Genet. Genomics.* 2008;35:65-71.
- Zhou W.M., Yoshida K., Shintaku Y., Takeda G. The use of IAA to overcome interspecific hybrid inviability in reciprocal crosses between *Nicotiana tabacum* L. and *N. repanda* Willd. *Theor. Appl. Genet.* 1991;82:657-661.
- Zhu Y., Saraike T., Yamamoto Y., Hagita H., Takumi S., Murai K. *Orf-260cra*, a novel mitochondrial gene, is associated with the homeotic transformation of stamens into pistil-like structures (pistillody) in alloplasmic wheat. *Plant Cell Physiol.* 2008;49:1723-1733.