

УДК 575

**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ
В СЕЛЕКЦИИ ЗЕРНОВЫХ**

Т.Т. ГЛАЗКО, В.И. ГЛАЗКО

Рассмотрены современные представления о закономерностях эволюции основных источников растительного питания — культурных зерновых. Обсуждается роль полиплоидизации, генных дупликаций, транспозиций в дивергенции геномов. На примере эталонного для зерновых культур «компактного» генома риса, наиболее исследованного с генетической точки зрения, обсуждаются накопленные данные о тесной связи между генами устойчивости к абиотическим и биотическим факторам экологического стресса и ключевыми генами контроля процессов развития у растений. Приводятся данные о высоком уровне селективного давления в районах локализации генов-мишеней искусственного отбора, а также участия в изменчивости таких районов транспозирующихся элементов. Предложена гипотеза ускоренной эволюции генов, вовлекаемых в процессы доместикации, основанная на повышенной частоте интеграции транспозирующихся элементов в активно транскрибируемые участки генетического материала, корреляциях между интеграцией провирусной ДНК и устойчивостью к ретровирусным инфекциям, а также повышенных частотах рекомбинаций в районах с высокой плотностью локализации транспозирующихся элементов.

В современной генетике культурных растений разные поколения молекулярно-генетических маркеров используются для решения двух главных проблем: создание новых сортов с желательным балансом между урожайностью и устойчивостью к действию биотических и абиотических факторов экологического стресса, а также уменьшение энергоемкости и биологизация агротехнологий в растениеводстве [1, 2, 4]. В этих целях используются два основных подхода, дополняющие друг друга: 1) поиск молекулярно-генетических маркеров, сцепленных с главными генами количественных признаков (QTL), картирование их локализации на геномных картах разных видов; 2) поиск ключевых генов, аллели которых ассоциированы с моногенным, качественным характером изменчивости хозяйственно ценных признаков.

Рис принадлежит к семейству злаковых, в которые входят и пшеница, и кукуруза, и ряд других видов, ключевых в питании человека и с.-х. животных, но отличается от них наименьшим размером генома (рис — 440 Мга пар оснований (М.п.о.); кукуруза — 2500 М.п.о.; овес — 4900 М.п.о.). Благодаря этому в современной генетике зерновых геном риса выполняет такую же ключевую роль как модельный объект, как геном плодовой мушки дрозофилы в генетике животных.

Начало доместикации риса относят к неолиту, примерно 11000 лет назад, т. е. к началу формирования аграрной цивилизации.

Среди 200000 диких видов высших растений только около 100 за весь этот период вовлекались в доместикацию, наиболее успешно — пшеница и рис, составляющие до сих пор основной источник растительного питания в мире.

Основные информационные источники по генетике риса

Секвенирование генома риса было выполнено при участии 2 коммерческих компаний: Монсанто, Мириад Генетике и Сингента; и в результате выполнения 2 исследовательских проектов: Международный проект секвенирования генома риса (IRGSP) сорта Nipponbare of *Oryza sativa* ssp. japonica с участием лабораторий 10 стран (Япония, США, Китай, Тайвань, Корея, Индия, Тайланд, Франция, Бразилия, Англия) и проект по секвенированию *Oryza sativa* L. ssp. *Indica* (Китай)*.

База данных по транскрибирующимся последовательностям в разных условиях у 4 видов: арабидопсис, рис, виноград и геном гриба *Magnaporthe grisea* (MPSS) представлена по адресу: <http://mpss.udel.edu>

Создана генетическая карта 12 хромосом риса, включающая 2275 маркеров по 1174 отдельным сегментам, структурным генам и по микросателлитным локусам [14].

Связь генома риса с другими культурными видами растений

Исследованы закономерности-эволюции геномов зерновых; показано их происхождение от общего предкового вида путем множественных циклов полиплоидизации, наименее полиплоидизированные виды среди однодольных — рис, среди двудольных — арабидопсис [6, 25]. Показано, что вслед за полиплоидизацией в геномах происходили множественные утраты парных генов, их повторные дубликации, перемещение в новые группы сцепления [26]. Тем не менее, отдельные генные кластеры сохраняют свое единство

у разных видов зерновых, например, блоки генов, определяющих устойчивость риса и ячменя по отношению к разным расам *Pyricularia grisea* [9]. Обнаружено, что такие же процессы реорганизации генетического материала, которые выявлены в крупных сегментах хромосом, реализуются и на внутригенном уровне [19].

Таким образом, к настоящему времени исследованы генетические основы сходства и отличий геномов с.-х. видов зерновых.

Появление нового типа молекулярно-генетических маркеров — моно-нуклеотидный полиморфизм (Single-nucleotide polymorphisms, SNP) позволило создать новую карту 12 хромосом риса по полиморфизму нуклеотидов в некодирующих межгенных последовательностях у разных сортов риса. Появились новые возможности поиска главных генов хозяйственно ценных количественных признаков (QTL) у риса [21].

К настоящему времени в геноме риса локализовано 5416 QTL с маркерами на флангах, позиция которых определена на картах хромосом риса**.

Все хозяйственно ценные признаки, для которых выявлены QTL, подразделены на следующие категории: устойчивость к абиотическим стрессам (вода, свет, температура или ксенобиотики); анатомические признаки (размеры корней, стеблей или листьев); биохимические и физиологические признаки, включая активность ферментов; биотический стресс: признаки, связанные с устойчивостью к патогенам; признаки, связанные с развитием растений или их частей, а также со скоростью созревания; признаки, связанные с качеством конеч-

* Базы данных доступны по следующим адресам: <http://www.rice-research.org/>; <http://demeter.bio.bnl.gov/>; <http://rgp.dna.affrc.go.jp/cgi-bin/statusdb/seqcollab.pl>; <http://www.tigr.org/tdb/e2k1/osal/>; <http://rgp.dna.affrc.go.jp/IRGSP/>; <http://rapdb.lab.nig.ac.jp/>; <http://orygenesdb.cirad.fr/>; <http://www.blackwell-synergy.com/doi/full/>; <http://141.223.132.44/pfg/>; <http://www-plb.ucdavis.edu/Labs/sundar/rice/>; <http://www.fao.org/>.

** <http://www.gramene.org/qtl/help.html>

ной продукции; стерильность или фертильность, в т. ч. несовместимость; признаки, связанные с ростом или покоем; признаки, прямо связанные с экономическими показателями урожайности.

Молекулярно-генетический арсенал используется для решения проблем ускорения селекционной работы с помощью картирования, в основном главных генов хозяйственно ценных количественных признаков (QTL) связанных с: урожайностью; устойчивостью к действию абиотических стрессов (дефицит и избыток воды, засоление); устойчивостью к биотическим факторам стресса — патогенам.

Построена карта локализации главных QTL для 7 характеристик урожая у риса: высота растения (см); время колошения (в днях); количество метелок на растение; количество колосков на метелку; количество зерен на колосок; масса одного зерна (г); урожай зерен на одном растении (г) [30].

Примеры QTL устойчивости к абиотическим факторам стресса

Найдены сегменты хромосом, в которых локализованы QTL устойчивости проростков риса к засолению, локализация генов — длинные плечи хромосом 1 и 3 [20].

Создана карта локализации главных QTL устойчивости к дефициту воды (толерантности и уменьшению потерь) у риса: отдельно картированы гены, ассоциированные со способностью надпочвенной части растений сохранять влагу, и корневой системы — ее накапливать [8].

Описана область локализации QTL устойчивости риса к затоплению. Выявлен основной ген, обуславливающий такую устойчивость. Показано увеличение транскрипции этого гена (Sub1A) при затоплении у толерантного сорта, а также увеличение транскрипции такого фермента, как алкогольдегидрогеназы (Adh1) [16].

Примеры QTL устойчивости к биотическим факторам стресса

В геноме риса картировано около 25 генов резистентности (R) к пирикулярнозу, большинство из которых аллельны или тесно сцеплены. Например, 5 R генов идентифицированы как Pi-k локус на хромосоме 11. Pi-ta и Pi-ta2 аллельны или тесно сцеплены в периферической области хромосомы 12. Pi5(t) и Pi3(t) локализованы в этой же области на хромосоме 5.

Выявлен Pi 9 ген, обеспечивающий широкую устойчивость к пирикулярнозу (устойчив к 43 изолятам *M. grisea* из 13-ти стран) у линии риса *indica* 75-1-127; он был интродуцирован от дикого вида *Oryza minuta*, локализован в хромосоме 6 риса. Секвенирование области в 76 т.п.о. позволило выявить 6 tandemно расположенных R генов. Анализ мутантов с делециями по Pi9 локусу показал, что в формировании широкой устойчивости принимают участие гены Nbs2-Pi9 и Nbs3-Pi9 [27].

Совмещение карт QTL по устойчивости риса к различным заболеваниям (количественная устойчивость к заболеваниям — quantitative disease resistance, QDR) и локализации генов, прямо участвующих в ответе растений на контакты с патогенами (качественные гены резистентности, R, или аналоги генов резистентности, resistance gene analogs — RGA), позволило выявить сегменты хромосом с повышенной плотностью локализации таких генов [28].

Сегменты, в которых локализируются гены, идентифицируемые как главные в отношении резистентности к болезням (QTL, $n = 94$) найдены в каждой из 12 хромосом риса; они покрывают 54% всего генома риса со средней длиной 14 сМ

Показано [13], что в сегментах хромосом, в которых локализируются QTL резистентности у риса, статистически достоверно «перепредставлены»

(встречаются чаще, чем в других областях генома) гены 4 семейств: 1 — митохондриальный фактор терминации транскрипции (95% QTL); 2 — глутатион ϵ -трансфераза С домен (87,2% QTL) и глутатион ϵ -трансфераза, N домен (85,4% QTL); 3 — UDP-глюкозил трансфераза (80,4% QTL); 4 — пептидазы S8 и S53 (90,5% QTL). Необходимо подчеркнуть, что гены семейств глутатион ϵ -трансферазы и глюкозил трансферазы играют важную роль в биохимических путях антиоксидантных систем для всех эукариот как растений, так и животных. Таким образом, для сегментов хромосом, ассоциированных с устойчивостью к заболеваниям риса, типична повышенная частота локализации генов, продукты которых являются ключевыми ферментами универсальных антиоксидантных систем.

Оказалось, что ключевые гены устойчивости к биотическим и абиотическим факторам стресса совпадают или тесно связаны с ключевыми генами развития у риса [10].

В наших исследованиях рассмотрена дифференциация между сортами риса по ряду локусов, кодирующих ферменты с известной биохимической функцией и хромосомной локализацией [3, 13]: 1) ферменты метаболизма экзогенных субстратов — эстеразы (EST), щелочные фосфатазы (ACP); 2) внутриклеточной энергетики — малик энзим (ME, шунт между гликолизом и циклом Кребса); 3) синтез нуклеозид трифосфатов — пурииннуклеозидфосфорилаза (PN).

Обнаружена сорт-специфичность генной экспрессии ряда систем в разных органах проростков, а также ассоциации генотипов с некоторыми хозяйственно ценными признаками, в частности с устойчивостью к засолению и к загущению, у 27 исследованных сортов риса.

Оказалось, что на генетических картах локализация эстераз, с которыми

ассоциирована устойчивость к засолению по нашим данным, совпадает с флангами QTL такой устойчивости, локализованными в 2006 г. в хромосомах 1 и 3 риса.

Гены качественной изменчивости хозяйственно ценных признаков

Большинство количественных признаков имеют генотипические варианты, превращающие их в моногенные признаки — например, «ген зеленой революции» — ген полукарликовости, мутация у риса *sd-1* — мутация в ключевом гене синтеза гиббереллиновой кислоты — гибберелин 20-оксидазе [22].

К примерам генов, ассоциированных с качеством конечной продукции риса, относятся следующие:

1. Краснозерность риса. Выявлено 2 локуса, определяющих окраску перикарпа и зерен у риса: Rc (коричневый перикарп и зерно) и Rd (красный перикарп и зерно). Их одновременное присутствие дает красную окраску. Rc картирован на хромосоме 7, Rd — на хромосоме 1. Обнаруживается тесное генетическое сцепление с ними последовательностей транспозирующихся элементов (транспозонов) [13].

Пищевые и кулинарные качества риса определяются в основном наличием белка и крахмала (амилозы — линейного углевода; амилопектина — ветвящегося углевода). Содержание белка колеблется от 5,5 до 18% и контролируется многими генами, как и содержание крахмала.

Крахмалы растений представлены 2 типами гомополимеров глюкозы (1-й — амилоза, слабо ветвящаяся линейная молекула, со степенью полимеризации от 1000 до 5000 единиц глюкозы; 2-й, амилопектин, существенно более крупный полимер (степень полимеризации от 10^5 — 10^6 единиц глюкозы), с высокой частотой содержащий альфа-1,6 боковых связи (связи ветвления).

У высших растений идентифицировано 5 подсемейств синтаз крахмала, включая синтазу, связанную с гранулами крахмала (*granule-bound starch synthase*, GBSS), синтазу крахмала I (SSI), синтазу крахмала II (SSII), синтазу крахмала III (SSIII) и синтазу крахмала IV (SSIV). GBSS существенна для синтеза амилозы и находится исключительно в связанном с гранулами крахмала состоянии. SSI, SSII, SSIII, и SSIV (обозначенная у двудольных как SSV) ответственны за удлинение цепей амилопектина и распределены между гранулярной и растворимой фракциями. Каждый класс SS генов играет свою, специфическую роль в синтезе амилопектинов; их дупликация и дифференциация произошли до подразделения однодольных и двудольных. В общей сложности у риса описано 10 генов, кодирующих синтазы крахмала: 1 — SSI, 3 — SSII и по 2 для каждой из SSIII, IV и GBSS [11];

2. Относительное количество амилозы в зернах риса является признаком, который непосредственно контролировался искусственным отбором на улучшенные диетические свойства риса, связанные с уменьшением ее содержания (мутация *Waxy* гена GBSS, кодирующего синтазу амилозы). Мутация ошибки сплайсинга в 1-интроне гена *Waxy* (синтаза амилозы GBSS) приводит к отсутствию амилозы в глютинозных («липких») сортах риса. Эта мутация преобладает в сортах риса линии *temperate*, *japonica*, но редка или полностью отсутствует в сортах риса линии *tropical*, *japonica*, *indica*, *aus* и *aromatic*.

Выполнен анализ нуклеотидных последовательностей в районе, окружающем мутацию гена *Waxy*. Оказалось, что в этом районе у носителей мутации наблюдается резко сниженная изменчивость у разных сортов риса как по нуклеотидным заменам в 3-й позиции кодонов («молчашие» замены), так и по гетерозиготности по сравне-

нию с сортами без этой мутации. Это позволило прийти к выводу о том, что нуклеотидная изменчивость в этом районе контролируется искусственным отбором, направленным на присутствие мутации *Waxy*. Размер мишени (>250 т.п.о.) указывает на очень сильное действие отбора в этой области, с коэффициентом селекции нуклеотидных замен около 4, что существенно выше оценок, полученных у кукурузы по отдельным генам, вовлекаемым в доместикацию, или у диких видов [3].

В данном случае коэффициент селекции нуклеотидных замен рассчитывался путем оценки отличий по частотам встречаемости нуклеотидных замен в последовательностях, окружающих мутацию *Waxy*, у сортов риса с этой мутацией и без нее.

Отбор по мутации сплайсига локуса *Wx* оказал существенное влияние на весь район его локализации, что привело: к снижению нуклеотидной изменчивости в районе около 250-kb; выраженному неравновесию по сцеплению (статистически достоверное отличие от случайных комбинаций) нуклеотидных замен в разных позициях в этом районе с желательной мутацией; к снижению полиморфизма в области генома, окружающей локус *Wx*. Высокие значения коэффициента селекции нуклеотидных замен в этой области могут быть прямо связаны с отбором по кулинарным свойствам конечной продукции и культурными привычками использования «липкого» риса этносов северо-восточной Азии (ко-эволюция с этносами человека).

У кукурузы полигенные системы, включающие гены *ael*, *BI2* и *sul*, участвующие в путях биосинтеза крахмала, находятся под прямым давлением отбора, связанного со специфическими кулинарными свойствами конечного продукта (приготовление лепешек) в процессе ранней доместикации кукурузы в Мексике. Оценки селектив-

ного давления на нуклеотидные замены у кукурузы и риса по районам локализации генов, ко-эволюционирующих с человеком, оказались существенно выше, чем самый высокий коэффициент селекции, известный к настоящему времени, в природной системе — отбор на устойчивость к химиопрепаратам у малярийного плазмодия, *Plasmodium falciparum* (на порядок).

Несмотря на сходное давление отбора на гены, вовлекаемые в доместикацию, у кукурузы и риса эти два вида по-разному отвечают на него в связи с особенностями их различий в организации геномов: в отличие от кукурузы у риса выявлено снижение нуклеотидной изменчивости по крайней мере по 39 структурным генам в районе локализации *Wx* локуса в результате генетического «путешествия автостопом». Таким образом, высокая плотность локализации структурных генов у риса приводит к уменьшению генетической изменчивости у достаточно большого количества структурных генов. Из этого следует, что «селективная интерференция», при которой эволюционный ответ на селекцию по данному локусу снижается в связи с направленной в противоположном направлении селекцией по сцепленным генам, может быть существенно более выражена именно у риса по сравнению с другими зерновыми [13].

Подобный факт ко-эволюции генофондов с.-х. видов с генофондами популяций человека был обнаружен не только у культурных растений зерновых (рис, кукуруза), но и между генофондами крупного рогатого скота и человека. Обнаружено, что по 6 локусам, кодирующим белки молока, наибольшая частота встречаемости аллелей, ассоциированных с высокой молочной продуктивностью, наблюдается в северо-европейском регионе, в котором у популяций людей наиболее высока частота встречаемости варианта лактазы (фермент, переваривающий лактозу) с вы-

сокой активностью. Отмечается также, что именно в этом регионе исторически зарождалось молочное скотоводство в позднем неолите [7].

Взаимосвязь между генетической структурой популяций человека и с.-х. животных обнаруживается при анализе ряда инфекционных заболеваний («болезни толпы»). Показано, что они эволюционировали от сходных заболеваний доместичированных животных, с которыми люди начали вступать в тесный контакт примерно 10 тыс. лет назад [12].

Механизмы, лежащие в основе изменчивости генов — мишеней искусственного отбора и ко-эволюции культурных растений с генофондами человека

Мутация по гену GBSS1 (глютинозные сорта риса) возникла благодаря независимым множественным транспозициям с последующими повторными транспозициями и делециями частей транспозонов [15, 23].

Транспозоны формируют кластеры, в зоне которых увеличена частота рекомбинаций, дупликаций и внутригенный полиморфизм (например, геном *Magnaporthe oryzae*) [29]. Показано, что чаще всего транспозирующиеся элементы локализуются в областях активно транскрибирующихся генов [13].

Среди известных к настоящему времени 3 семейств коротких диспергированных повторов у растений (p-SINE 1, SINE 2, SINE 3) первый (p-SINE 1) был выявлен в локусе *Wx* у *Oryza sativa*. Показано, что p-SINE2 возник у предкового вида с геномами AA, BB, CC, DD и EE, как и p-SINE 1, тогда как p-SINE3 — у предковых зерновых видов с геномом AA. Нуклеотидные последовательности членов семейства p-SINE 1 оказались существенно более дивергировавшими, чем p-SINE2 или p-SINE3, что позволяет предполагать появление p-SINE3 в период доместикации, формирования самого вида

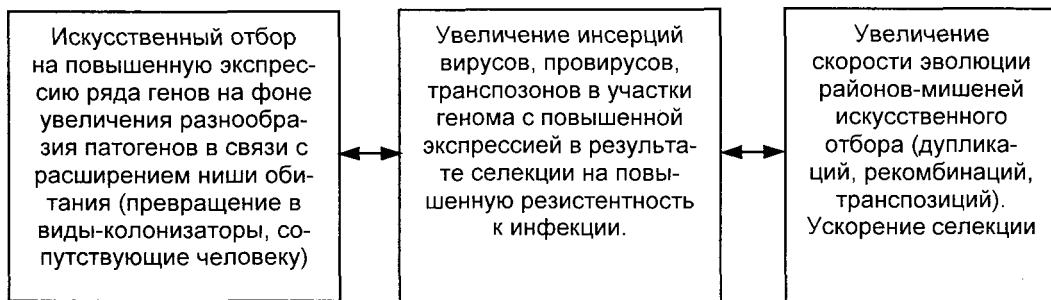


Схема возможных механизмов ускоренной эволюции районов локализации генов — мишеней искусственного отбора

Oryza sativa (около 11 тыс. лет назад). Создана карта локализации коротких диспергированных повторов на 12 хромосомах риса. В 2006 г. опубликована карта 12 хромосом риса, совмещающая данные по картированию семейств транспозирующихся элементов и микросателлитных локусов [17]. Анализ накопленных данных об участии транспозирующих элементов в эволюции дублированных генов, их локализации в районы генома с активной транскрипцией, корреляции между количеством встроенных провирусных транспозирующихся элементов и устойчивостью сортов риса к ретровирусным инфекциям [26] позволяет предложить схему механизмов ускоренной эволюции в геномах доместичированных видов районов — мишеней искусственного отбора.

Можно ожидать, что расширение ареала, вслед за путями миграции человека, увеличивало количество контактов доместичированных видов с новыми вариантами ретровирусных инфекций и, таким образом, способствовало появлению в их геномах новых транспозирующихся элементов. С одной стороны, такие последовательности сохранялись в результате естественного отбора, поскольку они препятствовали повторным заражениям, а с другой — увеличивали генетическую изменчивость в районах их интеграции в геном (инсерционный мутагенез, рекомбинационные процессы), что

могло приводить к появлению новых мутаций, существенных для искусственного отбора.

Участие транспозирующихся элементов в дивергенции геномов близкородственных доместичированных и диких видов могло бы позволить объяснить некоторые накопленные эмпирические данные. В частности, относительно повышенную скорость эволюции ряда генетических элементов в геномах доместичированных видов, а также наши ранее полученные данные о более высокой частоте встречаемости в геномах доместичированных полорогих коротких фрагментов ДНК, фланкированных инвертированными повторами, по сравнению с близкородственными дикими формами [5, 13].

ЛИТЕРАТУРА

1. Глазко В.И. Геном *Oryza sativa* L. как модельный объект генетических исследований зерновых культур // С.-х. биология, 2006. № 5. С. 68-80. — 2. Глазко В.И., Созинов И. А. Генетика изоферментов с.-х. животных и растений. Киев: Урожай, 1993. — 3. Гончарова Ю.К., Иванюв А.Н., Князева К.В., Глазко В.И. Эстеразные спектры и адаптивная пластичность сортов риса // Докл. РАСХН, 2007. № 1. — 4. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (Экологические основы). М.: Изд-во Агрорус, 2001. Т. 1, т. 2. — 5. Копылов К.В., Глазко В.И. Особенности распределения инвертированных повторов микросателлитных ло-

- кусов (ISSR-PCR) у представителів *Ungulata u Delphinidae*// Доповіді Національної академії наук України, 2005. № 9. С. 179-186. — 6. **Blanc W.** // The Plant Cell, 2004. Vol. 16. P. 1667-1678. — 7. **Beja-Pereira A., Luikart G., Bradley D. et al.** // Nature Genetics, 2003. Vol. 35. N4. P. 311-313. — 8. **Bing Yue, WeiyaXue, Lizhong Xiong et al.** // Genetics, 2006. Vol. 172. P. 1213-1228. — 9. **Chen, Wang, Xing et al.** // PNAS, 2003. Vol. 100. № 5. P. 2544-2549. — 10. **Cooper B, Clarke J.D., Budworth P. et al.** // PNAS, 2003. Vol. 100. N. 8. P. 4945-4950. — 11. **Dian W., Jiang H., Wu P.** // Journal of Experimental Botany, 2004. Vol. 56. N. 412. PP. 623-632. — 12. **Diamond J.** // Nature, 2002. Vol. 418. P. 700-707. — 13. **Glazko V.I., Glazko T.T.** Genome of rice (*Oryza Sativa* L.) as model and its coevolution with human. M., 2006. — 14. **Harushima, Yano, Shomura et al.** // Genetics, 1998. Vol. 148. P. 479-494. — 15. **Kawase, Fukunaga, Kato.** // Mol Genet Genomics, 2005. Vol. 274. N2. — 16. **Kenong Xu, Xia Xu, Takeshi Fukao et al.** // Nature, 2006. Vol 442. P. 705-708. — 17. **Kwon, Hong, Son et al.** // Mol. Cells, 2006. Vol. 21. N 3. P. 360-366. — 18. **Kunii, Kanda, Nagano et al.** // BMC Genomics, 2004. Vol. 5. P. 1-14. — 19. **Langham R.J., Walsh J., Dunn M. et al.** // Genetics, 2004. P. 935-945. — 20. **Lee, Ahn.** // Mol. Cells, 2006. Vol. 21. N 2. P. 192-196. — 21. **Monna L., Ohta R., Masuda H. et al.** // DNA Research, 2006. 13. P. 43-51. — 22. **Nagano, Onishi, Ogasawara et al.** // Genes Genet Syst, 2005. Vol. 80. N5. P. 351 — 356. — 23. **Nagano, Kunii, Azuma et al.** // Genes Genet Syst, 2002. Vol. 77. N 2. P. 69-79. — 24. **Olsen, Caicedo, Polato et al.** // Genetics, 2006. — 25. **Paterson, Bowers.** // PNAS, 2004. Vol. 101. N. 26. P. 9903-9908. — 26. **Paterson, Freeling, Sasaki.** // Genome Research, 2005. Vol. 15. P. 1643—1650. — 27. **Qu, Liu, Zhou et al.** // Genetics, 2006. Vol. 172. P. 1901-1914. — 28. **Wisser R.J., Sun O., Hulbert S.H. et al.** // Genetics, 2005. Vol. 169. P. 2277-2293. — 29. **Xu, Osawa, Tsuchimoto et al.** // Genes Genet Syst, 2005. Vol. 80. N 3. P. 161-171. — 30. **You A., Lu X., Jin H. et al.** // Genetics, 2006. Vol. 172. P. 1287-1300.

**Статья поступила
8 сентября 2006 г.**

SUMMARY

Up-to-date notions about evolution laws of principal vegetable food sources, cultivated cereals, have been considered. The role of polyploidization, duplications of genes (genic dubbing), transpositions in genome divergence, is being discussed. As an example of compact rice genome, which is standard for grain crops, most studied in terms of genetics, collected data about close connection, between genes of resistance to abiotic and biotic factors of ecological stress and key genes of plants' development control. They came up with a hypothesis of rapid genes' evolution, involved in domestication processes, based upon frequency of transposition elements' integration in actively transcribed parts (loci) of the genetic material, correlation between provirus DNA and resistance to retroviral infection, increase in recombinations' recurrence as well.