



УДК 575.1/.8+577.2+58

Тандемные дубликации генов, эуполиплоидия и вторичная диплоидизация – генетические механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений

А. В. Родионов

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия
E-mail: avrodionov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/00-0003-1146-1622>

Ключевые слова: видообразование, геном, дисплоидия, кариотип, мезополиплоид, палеополиплоид, полиплоидия, эволюция растений, WGD.

Аннотация. В статье рассмотрены генетические механизмы видообразования у растений. Показано значение межвидовой гибридизации и полиплоидии (полногеномной дубликации, WGD) как основных для растений механизмов видообразования. Рассматриваются три пути преобразований гибридного генома, связанные с видообразованием. В первом варианте плоидность потомства в сравнении с плоидностью родителей не меняется, геном гибридной линии стабилизируется посредством возвратных скрещиваний и интрогрессии без полиплоидизации. Во втором варианте геном гибрида полиплоидизируется, первоначально нестабильный геном неополиплоида постепенно переходит в стабильное состояние эуполиплоида с сохранением полиплоидного числа хромосом, но с диплоидным типом конъюгации хромосом в мейозе. Это широко распространенный и быстрый механизм видо- и родообразования у высших растений, который обеспечил морфологическую и генетическую обособленность и адаптивность не менее 15 % современных видов высших растений, но это путь, который обычно не приводит к ароморфозам, это видообразование на уже достигнутом уровне сложности. Третий путь видообразования реализуется посредством дисплоидии и вторичной диплоидизации генома. В этом случае неополиплоид претерпевает значительные геномные перестройки и утрачивает большую часть дублицированных копий генов, число хромосом его радикально уменьшается. У разных особей вида, вставшего на путь стохастического фракционирования генома и дисплоидии, исходная генетическая избыточность разных компонентов генома, мультиплицированных после WGD, трансформируется непредсказуемо своеобразно, что приводит к радикальному увеличению внутривидового геномного и эпигенетического полиморфизма и дает богатый материал для естественного отбора. Также показано, что у эуполиплоидов и палеополиплоидов значительную роль в наследуемых адаптациях к условиям среды и в анатомо-морфологических новациях играют сегментные и тандемные дубликации генов, не связанные с WGD. Некоторые из палеополиплоидов, оказавшиеся эволюционно прогрессивными морфотипами, обладатели ароморфозов с диплоидизированными геномами, дают начало новым филогенетическим ветвям, новым надродовым таксонам. В статье предлагается выделить роды с уникальным двуххромосомным геномом *Zingeria* и *Colpodium* ($x=2$; $2n=4, 8, 12$) в подтрибу *Zingeriinae* Rodionov, **subtrib. nov.** – Тип: *Zingeria* P. A. Smirn. Кроме того, объединение в одну подтрибу *Helictochloinae* Röser et Tkach родов *Helictochloa* и *Molineriella* кажется нам необоснованным с геномной точки зрения, поскольку фундаментальным различием между этими двумя родами является то, виды *Molineriella* несут необычный 4-хромосомный геном, в то время как видообразование в роде *Helictochloa* ($x=7$; $2n=14–154$) идет через перебор разных сочетаний 7-хромосомных субгеномов, обозначаемых буквами E, L, B, C, M, V, G, U. Поэтому мы считаем необходимым выделить виды этого рода в отдельную подтрибу *Molineriellinae* Rodionov, **subtrib. nov.** – Тип: *Molineriella* Rouy.

Tandem duplications, eupolyploidy and secondary diploidization – genetic mechanisms of plant speciation and progressive evolution

A. V. Rodionov

Komarov Botanical Institute, Prof. Popov St., 2, St. Petersburg, 197376, Russian Federation

Keywords: dysploidy, genome, karyotype, mesopolyploid, paleopolyploid, plant evolution, polyploidy, speciation, WGD.

Summary. The article considers the genetic mechanisms of plant speciation. The importance of interspecific hybridization and polyploidy (whole genome duplication, WGD) as the main mechanisms of plant speciation is shown. There are three main ways of transformations of the hybrid genome associated with speciation. In the first way, the ploidy of the offspring does not change in comparison with the parents' ploidy; the genomes of hybrid lines are stabilized through backcrosses and introgression without polyploidization. In the second way, the interspecific hybridization followed by whole genome duplication. Then, the initially unstable neopolyploid genome gradually passes into a stable eupolyploid state with the preservation of the polyploid number of chromosomes but with the diploid type of chromosome conjugation in meiosis. This is a widespread and rapid mechanism of plant speciation and genus formation in higher plants, which ensured the morphological and genetic isolation and adaptability of at least 15 % of modern species of higher plants. However, this is a path that usually does not lead to aromorphoses, this is speciation at an already achieved level of complexity. The third way of speciation is realized through dysploidy and secondary diploidization of the genome. In this case, the neopolyploid undergoes significant genomic rearrangements and loses most of the duplicated gene copies, its number of chromosomes is radically reduced. In different individuals of a species that has embarked on the path of stochastic genome fractionation and dysploidy, the initial genetic redundancy of various genome components multiplied after WGD is transformed in an unpredictably unique way, which leads to a radical increase in intraspecific genomic and epigenetic polymorphism and provides rich material for natural selection. It was also shown that in eupolyploids and paleopolyploids, a significant role in heritable adaptations to environmental conditions and in anatomical and morphological innovations is played by segment and tandem duplications not associated with WGD. Some of the paleopolyploids, which turned out to be evolutionarily progressive morphotypes, possessing aromorphoses with diploidized genomes, give rise to new phylogenetic branches, new suprageneric taxa. The article proposes to assign both genera carrying a unique two-chromosomal genome *Zingeria* and *Colpodium* ($x = 2$; $2n = 4, 8, 12$) into subtribe **Zingeriinae** Rodionov, **subtrib. nov.** – Type: *Zingeria* P. A. Smirn. In addition, the accommodation of the genera *Helictochloa* and *Molineriella* into one subtribe Helictochloinae Röser et Tkach seems to us unreasonable from a genomic point of view, since the fundamental difference between representatives of these two genera is that *Molineriella* species carry an unusual 4-chromosomal genome, while speciation in genus *Helictochloa* ($2n = 14 - 154$) goes through the combinations of different 7-chromosome subgenomes, denoted by the letters E, L, B, C, M, V, G, U. Therefore, we consider it necessary to assign *Molineriella* into a monogenic subtribe **Molineriellinae** Rodionov, **subtrib. nov.** – Type: *Molineriella* Rouy.

Введение

Успехи сравнительной геномики, казалось бы, разрешили давний спор о том, играла или нет полиплоидия заметную роль в прогрессивной эволюции цветковых растений. Следы одного или нескольких актов полногеномной дубликации (WGD) есть в геномах всех исследованных в этом отношении голосеменных и покрытосеменных растений (Van de Peer et al., 2017; Liu et al., 2021, 2022b). Предки современных настоящих мхов (Bryophyta), папоротников и гомоспоровых плауновидных, так же как цветковые растения, пережили по крайней мере

один акт WGD в своей истории (Szövényi et al., 2021). Следов WGD не видно в секвенированных геномах предков многоклеточных наземных растений – харовых водорослей (Nishiyama et al., 2018; Jiao, 2020), но среди современных Characeae полиплоиды, несомненно, есть – кроме базового для видов *Chara* числа хромосом $n = 14$ в секциях *Agardhia* и *Grovesia* есть виды, у которых $n = 42$ и $n = 56$ (Casanova, 2015). Дубликаций-последствий WGD не обнаружено в полностью секвенированных геномах плаунка *Selaginella moellendorffii* (Banks et al., 2011), антоцеротового мха *Anthoceros angustus* (Zhang et al., 2020), печеночного мха *Marchantia polymorpha* (Bow-

man et al., 2017). Однако не исключено, что это древние палеополиплоиды – во всяком случае, в роде *Selaginella* известны как виды-диплоиды ($n = 8–12$), так и полиплоиды с $n = 18–20, 30–32, 48–60$ (Jermy et al., 1967; Takamiya, 1993; Skaptsov et al., 2018, 2020). В роде *Anthoceros* по крайней мере один вид – *A. punctatus* – полиплоид (Proskauer, 1957; Dawes et al., 2020). В роде *Marchantia* два вида – *M. globosa* и *M. breviloba* – тетраплоиды (Fitsch, 1991; Bischler, Bisselier-Dubayle, 1993). Отсюда может сложиться впечатление, что именно акты WGD переводят геном в новое эволюционно лабильное состояние, дают тот материал для естественного отбора, который, в конце концов, и обеспечил эволюционный успех Spermatophyta на макроэволюционном уровне (Van de Peer et al., 2017; Benton et al., 2022; Qiao et al., 2022), и дал разнообразие сортов и видов сельскохозяйственных растений на ниве практической селекции (Rodionov, 2013; Rodionov et al., 2019). Примечательно, что около 70 % зарегистрированных актов WGD у предков современных растений происходило в период экологической катастрофы на границе мелового периода или предшествовало ему, и есть основания думать, что какие-то особенности появившихся тогда полиплоидных геномов помогли их обладателям адаптироваться к новым экологическим условиям (Van de Peer et al., 2017; Benton et al., 2022). Однако исследования последнего времени и переосмысление некоторых давно известных фактов, так или иначе связанных с процессами видообразования у растений, позволяют по-новому взглянуть на пути и механизмы прогрессивной эволюции у растений.

Неополиплоиды, эуполиплоиды, мезополиплоиды, палеополиплоиды

Полиплоидный геном может появиться в результате слияния нередуцированных гамет или в результате нерасхождения хромосом в соматической ткани (Ramsey, Schemke, 1998). Если при этом появилось растение с тремя и более идентичными геномами (AAA, AAAA, ...), его называют автополиплоидом, в то время как полиплоиды, возникшие после объединения в одном ядре близких, но неодинаковых, гомеологических геномов (AABB, AABBCC и т. п.), именуют аллополиплоидами. По авторитетному свидетельству Hitoshi Kihara, общеупотребимые сейчас термины автополиплоидия и аллополиплоидия (нем. Autopolyploidie/Allopolyploidie, англ. auto-

polyploidy/allopolyploidy) были предложены в 1926 г. проф. В. Nёмес (Kihara, Ono, 1926).

Полиплоидный геном, возникший *de novo*, и, прежде всего, аллополиплоидный геном на ранних этапах своего существования, нестабилен. Это состояние, обозначаемое термином «геномный шок» (McClintock, 1984; Senerchia et al., 2015; Zhang et al., 2018), характеризуется целым комплексом явлений, включающих потерю части ДНК ядерного генома («фракционирование генома»), хромосомные перестройки, изменения рисунка метилирования генома, изменение транскриптома, экспансию транспозонов (Renny-Byfield, Wendel, 2014; Senerchia et al., 2015; Soltis et al., 2016a, b; Zhang et al., 2018; Rodionov et al., 2019, 2020b, c; Benton et al., 2022). В ряду поколений процессы реорганизации аллополиплоидного генома постепенно затухают, геном переходит в новое, квазистабильное состояние. Растение с таким геномом может вступать в новые акты отдаленной гибридизации, тем самым геном может вернуться в состояние геномного шока.

При описании динамики изменений полиплоидного генома во времени используют термины, предложенные Claude Favarger (1961), различая неополиплоиды, палеополиплоиды и мезополиплоиды. По Фаварже (Favarger, 1961), неополиплоид – это недавно возникший полиплоид, морфологически и кариологически близкий к известным, рядом существующим диплоидным видам, которые считаются его предками. Палеополиплоид – давно возникший полиплоид, не имеющий близких по морфологии диплоидных видов в границах своего ареала, в пределах рода или близких родов; мезополиплоид – полиплоид, диплоидные предки которого неизвестны, но диплоидные виды того же рода в других ареалах есть. Подчеркивая динамичность полиплоидных комплексов в пределах рода, Фаварже (Favarger, 1984) пишет, что если в ближайшие несколько сот лет исчезнет диплоидный подвид *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis* ($2n = 2x = 16$), что вполне вероятно, то неополиплоидные расы *R. plantagineus* ($2n = 24, 32, 40$ – Huber, 1985) надо будет считать мезополиплоидами, поскольку полиплоидная природа вида будет обоснована только существованием пиренейского диплоидного вида *R. pyrenaicus* ($2n = 16$ – Diosdado, Pastor, 1996) и других диплоидов в этом виде, отличающихся по ареалу от *R. plantagineus* (Favarger, 1984). Поддерживая основную идею Фаварже о динамичной во вре-

мени природе полиплоидных комплексов, Стеббинс не мог согласиться с предлагаемыми Фаварже критериями для разделения стадий нео-, мезо- и палеополиплоидов (Stebbins, 1984, 1986). Он полагал, что к палеополиплоидам следует относить такие виды, наименьшее число хромосом в геноме которых кратно больше основного числа хромосом (x) в родственном роде – то есть это полиплоиды по сравнению с внешней группой, родственным родом, принадлежащим к тому же семейству, но диплоидные предки их не известны. Мезополиплоиды – это виды, число хромосом в геноме которых кратно больше основного числа хромосом (x), встречающегося в том же роде, но диплоиды не встречаются в том ареале, где распространен мезополиплоид. Предполагается, что эти виды уже были полиплоидными, когда мигрировали в свои местообитания. Неоплиплоиды – это виды или цитотипы, которые являются полиплоидными по отношению к другим видам того же рода, обнаруженным в ареале распространения неоплиплоида или в прилегающих районах (Stebbins, 1986). Подчеркнем, что длительное время к палеополиплоидам относили только высокополиплоидные виды родов, в которых не было диплоидов, как это наблюдается у бамбуков, в большинстве родов папоротников и в нескольких семействах покрытосеменных, таких как Magnoliaceae, Platanaceae, Salicaceae и Bromeliaceae (Stebbins, 1984, 1986; Guerra, 2008). Лишь в геномную эру этот термин стал использоваться при описании геномов низкохромосомных видов типа *Arabidopsis*, прошедших в своей истории через несколько раундов WGD (Grant et al., 2000; Guerra, 2008; Mandáková et al., 2010; Murat et al., 2017). Мандакова и соавт. (Mandáková et al., 2010) предложили адаптировать эти термины с учетом данных сравнительной геномики. Согласно их определению, «... Mesopolyploid species exhibit diploid-like meiosis, disomic inheritance, and diploidized genomes up to quasidiploid complements with a very low number of chromosomes; however, the parental subgenomes are still discernible by comparative (cyto)genetic and phylogenetic methods. In paleopolyploids, the long-term amalgamation of parental genomes is hampering their identification by these methods, and

ancient paleopolyploid WGD events can only be uncovered by comparison of orthologous sequences»¹ (Mandáková et al., 2010: 2284). Часть определения «мезополиплоида» в редакции Mandáková et al. (2010), подчеркнутая нами, выделяет в потоке изменений геномов и кариотипов при переходе от состояния неоплиплоида к состоянию палеополиплоида определенный этап, когда кариотип и геном диплоидизированы, число хромосом в гаплоидном кариотипе и геноме в сравнении с неоплиплоидом уже уменьшено. Такой этап действительно чрезвычайно важен в процессе вторичной диплоидизации полиплоидного по происхождению генома. Однако в предложенной классификации есть существенное упущение – не выделена и не названа стадия, на которой полиплоидный геном стабилизирован, число хромосом в нем соответствует сумме чисел хромосом в кариотипах родительских видов или несущественно отличается от этой цифры. Для этого состояния генома нами в 2010 г. предложен термин **эуплиплоид** (от др.-греч. εὖ- «хорошо» – хороший, добротный; настоящий, подлинный, истинный), который относится к принципиально важному этапу в эволюции кариотипов и геномов: «Неоплиплоиды постепенно превращаются в относительно стабильные типичные авто- и аллополиплоиды (предлагаем для этой стадии термин “эуплиплоиды”). В результате хромосомных перестроек эуплиплоиды со временем трансформируются в палеополиплоиды» (Rodionov et al., 2010: 1598–1599). Если принять термин мезополиплоид в понимании цитируемых авторов (Mandáková et al., 2010), то **неоплиплоид**, пройдя через состояние **эуплиплоида**, далее через стадию **мезополиплоида** переходит к стадии **палеополиплоида**. Эуплиплоид – это такое состояние полиплоидного по происхождению генома, когда кариотип и геном такие же, как у мягкой пшеницы ($2n = 42$, геномная формула ВВААDD) – полиплоидная природа кариотипа не вызывает сомнений, число хромосом в геноме/кариотипе есть сумма числа хромосом в диплоидных геномах предковых видов, геном и кариотип относительно стабильны. Собственно говоря, именно эуплиплоидами являлись все те многохромосомные виды, которые пионеры

¹ Перевод: Мезополиплоидные виды демонстрируют диплоидо-подобный мейоз, дисомное наследование и диплоидные геномы вплоть до квазидиплоидных комплектов с очень низким числом хромосом; однако родительские субгеномы все еще можно различить сравнительными (цитогенетическими и филогенетическими) методами. У палеополиплоидов длительное слияние родительских геномов затрудняет их идентификацию с помощью этих методов, и древние палеополиплоидные события WGD могут быть обнаружены только путем сравнения ортологичных последовательностей.

кариосистематики называли «полиплоидами» (Winkler, 1916; Münzing, 1936; Darlington, 1937; Sokolovskaya, Strelkova, 1948; Stebbins, 1950), но введение нового термина «эуполиплоид», по нашему мнению, оправдано, поскольку «полиплоиды» сейчас понимаются расширительно, включают в себя неополиплоиды, мезополиплоиды и палеополиплоиды, а состояние генома и кариотипа на стадии эуполиплоида принципиально иное, чем у нео-, мезо- и палеополиплоида в современном понимании этих терминов.

Переход неополиплоида к состоянию эуполиплоида – важнейший этап в эволюции генома и кариотипа растений, часто связанный с установлением нового вида (видов).

Эволюционные потенции полиплоидов, роль полиплоидии в видообразовании у растений, на первый взгляд, очевидны (Stebbins, 1980, 1984, 1986; Soltis et al., 2014a, b):

1. Важным фактором видообразования является репродуктивная изоляция родительских диплоидных видов и полиплоидного потомка, а известно, что у потомства от скрещивания полиплоида с родительскими видами часто возникают проблемы с упорядоченным расхождением хромосом в мейозе и, следовательно, с продуцированием гамет со сбалансированными хромосомными наборами, и поэтому полиплоид часто репродуктивно изолирован от родительских видов. Кроме того, у потомков от скрещивания диплоида и полиплоида трудно соблюсти необходимое для нормального развития эндосперма соотношение 2 : 1 между материнским и отцовским геномами, что ведет к гибели эмбриона (Johnston et al., 1980).

2. У аллополиплоида (но и у автополиплоида тоже – см.: D. E. Soltis, P. S. Soltis, 1989) выше разнообразие аллелей, чем у родительских диплоидных форм – более разнообразный материал для отбора.

3. Для полиплоидов (преимущественно аллополиплоидов) характерны явления гетерозиса (Das et al., 2021).

4. Наличие нескольких копий одного гена в геноме у полиплоидов создает условия для дивергенции генов и приобретения ими или их дериватами новых функций (Li et al., 2021b).

5. Многочисленность полиплоидов среди высокогорных и арктических растений, обитающих в экстремальных условиях, косвенно показывает, что WGD, возможно, способствует освоению новых и нарушенных экологических

ниш, а, следовательно, и географической/экологической изоляции полиплоида от родительских видов (Stebbins, 1984, 1986).

Но существуют и контраргументы (Stebbins, 1980, 1986; Mayrose et al., 2011, 2014; Soltis et al., 2014a, b):

1. Полиплоидов относительно много, потому что они легко возникают при межвидовой гибридизации, однако ничего принципиально нового полиплоидные формы не демонстрируют.

2. Искусственно полученные полиплоиды обычно не отличаются принципиально от своих диплоидных предков, не имеют перед ними преимуществ.

3. Мутации в геномах полиплоидов «забуферены» и не могут быть подхвачены отбором, поэтому у полиплоидов ограниченный эволюционный потенциал.

Если следовать этой системе взглядов, то полиплоиды можно рассматривать как «dead-ends» на эволюционном древе растений, что эволюционный прогресс связан почти исключительно с диплоидами, предки которых тоже были диплоидами (Stebbins, 1980). Полиплоиды лишь изредка способны трансформироваться в диплоиды и тем самым выходить из эволюционно стабильного состояния (Stebbins, 1986).

Как достоинства, так и определенные ограничения на пути видообразования и эволюционных новаций у полиплоидов примерно равновесны. В соответствии с этим в мире растений мы видим два этапа в развитии полиплоидов, когда идет активное видообразование, два сценария этого процесса:

1-й сценарий: сальтационное видообразование, когда новый полиплоидный, часто деспециализированный и вегетативно размножающийся вид возникает как результат межвидовой гибридизации и полиплоидизации (WGD) – путь, при котором реализуются вышеперечисленные сильные стороны полиплоидного генома;

2-й сценарий, представляющий из себя продолжение и развитие 1-го: постепенное или сальтационное фракционирование генома, вторичная диплоидизация кариотипа, ведущие к появлению видов-палеополиплоидов, обладающих новыми специализированными признаками (апоморфов), время от времени дающих начало новым филогенетическим ветвям, иногда монотипным, в других же случаях склонным к активному видообразованию и морфологической диверсификации.

Эуполиплоиды: сальтационное видообразование путем морфологической деспециализации и частичной репродуктивной изоляции

В состоянии эуполиплоида находятся геномы/кариотипы многочисленных видов растений, классических полиплоидов, полиплоидная природа кариотипа которых не вызывает сомнений у кариосистематиков и исследователей флоры. Среди цветковых растений только в родах, где можно видеть диплоидные и, в то же время, полиплоидные растения, эуполиплоидных видов не менее 15 %. В родах с низким основным числом хромосом $x = 2-7$ их существенно больше – до 50 %, а среди папоротников – треть (Wood et al., 2009). Эуполиплоидные геномы характерны для сем. Роасеае, в некоторых других семействах, в частности, в Montiaceae и Brassicaceae, они тоже встречаются часто, но все же в 3 раза реже, чем у злаков. Очень редко акты полиплоидизации имели место в порядке Arecales (Zhan et al., 2021).

К типичным эуполиплоидам относятся многочисленные аллотетраплоидные виды с упорядоченным, диплоидного типа расхождением хромосом в мейозе. Такие полиплоиды называют амфидиплоидами – термин этот введен в научный тезаурус М. С. Навашиным (Nawashin, 1927). Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 1991) называл амфидиплоиды вторичными диплоидами со сложными геномами, отличая их от диплоидов первичных, которые, как мы сейчас знаем, в действительности являются палеополиплоидами (Mandáková et al., 2010).

Факультативно эуполиплоиды могут вступать в новые раунды межвидовой гибридизации после чего появляются полиплоиды более высокого уровня плоидности, в геномах которых много более двух разных субгеномов (Winterfeld et al., 2014; Suissa et al., 2022). При этом постзиготическая изоляция при межвидовом скрещивании полиплоидов высоких порядков часто выражена слабее, чем при гибридизации диплоидов и тетраплоидов (Sutherland, Galloway, 2017). Возможно поэтому среди эуполиплоидных видов гораздо чаще встречаются тетраплоиды и реже гексаплоиды. Неполная постзиготическая изоляция имеет следствием непрерывный обмен аллелями между полиплоидами высоких порядков, что замедляет дивергенцию морфотипов в многохромосомных полиплоидных комплексах (Sutherland, Galloway, 2017). Таким путем возникают целые комплексы факультативно пере-

крестноопыляющихся природных рас, гибридные «рои» (swarms), отчасти апомиктических или самоопыляющихся «микровидов», которые невозможно разделить на какие-либо «крупные» («морфологические») виды (Tzvelev, 1995; Kameilin, 2009).

Появление вследствие межвидовой гибридизации эуполиплоидов разного уровня полиплоидии – это радикальный и быстрый способ видообразования. Таким путем возникли тысячи видов современных растений. Анализ чисел хромосом в кариотипах около 30 тыс. видов цветковых растений, относящихся к 147 семействам 46 порядков, показал, что полиплоиды (эуполиплоиды) есть во всех порядках и в 139 из 147 семейств растений (Zhan et al., 2021). В частности, кариотип и геном сформировавшегося около 9 тыс. лет назад гексаплоида *Triticum aestivum* ($2n = 42$, $x = 7$, BBAADD), возникшего в результате объединения геномов тетраплоидной полбы (эммера) *T. turgidum* ($2n = 28$, BBAА) и генома диплоидного (палеополиплоидного) вида *Aegilops tauschii* ($2n = 14$, DD) (IWGSC 2018; Levy, Feldman, 2022). Примечательно, что геном и кариотип ресинтезированных аллополиплоидов с геномной конституцией (BBAADD) в первых поколениях гибридов в той или иной степени (в зависимости от линейной принадлежности родительских видов) нестабилен – в этот момент идет потеря части дублированных последовательностей, реорганизация набора транспозонов и тандемных повторов, однако затем геном стабилизируется, спаривание хромосом в мейозе идет без образования мультивалентов (Levy, Feldman, 2022).

Прекрасные примеры видообразования путем образования новых комбинаций субгеномов дают нам и другие злаки из трибы Пшеницевые, у которых новые роды и виды возникают прежде всего путем межвидовой гибридизации и полиплоидизации через появление все новых и новых комбинаций субгеномов (Löve, 1982, 1984; Dewey, 1984; Wang et al., 1994; Yen et al., 2005). Лёве (Löve, 1982, 1984) предложил считать родом группу близкородственных видов, имеющую или специфический диплоидный геном, или особую, только для этого рода характерную комбинацию субгеномов. При этом автополиплоидное умножение генома или субгенома не считалось достаточным для того, чтобы относить носителей таких комбинаций генома к разным родам. Например: диплоиды с геномами НН – это *Hordeum*, StSt – *Pseudoroegneria*, PP – *Agropyron*. Соче-

тание субгеномов H и St в любом соотношении, например, HHStSt, HHStStStSt, HHHHStSt – это кариотипы рода *Elymus*; PPStSt – *Douglasdeweya*. Сочетание субгенома St с субгеномом Y (происхождение Y-субгенома неизвестно, вероятно, это древний дериват St-генома – Liu et al., 2022a) StStYY и StStStStYY – *Roegneria*; HHStStYY – это уже не *Elymus*, а *Campeiostrachys*, а если в кариотипах *Campeiostrachys* субгеномы HH замещены на субгеномы PP – вид надо отнести к роду *Kenhyllia* (Yen et al., 2005).

Попытки последовательного применения в таксономии Злаков геномной концепции рода достаточно часто приводили к таксономическим новациям, которые не совпадали с дискретностью морфологических признаков, считавшихся таксономически значимыми в систематике. Поэтому геномная концепция рода не поддерживалась или поддерживалась, но с оговорками и обширными исключениями, опытными систематиками растений (Baum et al., 1987; Tzvelev, 1991; Barkworth, 1992; Kamelin, 2004; Goncharov, 2011; Wang, Lu, 2014; Bernhardt, 2015). Важным обстоятельством было то, что установление геномного состава видов требовало длительных и дорогостоящих экспериментов, трудоемкого анализа поведения хромосом в мейозе I у экспериментально полученных межвидовых гибридов – задача для многих природных видов в реальности неразрешимая (Kamelin, 2004). Поэтому концепция разграничения родов Пшеницевых (и не только Пшеницевых) по геномному критерию родов не казалась Р. В. Камелину и многим другим ботаникам-систематикам продуктивной. Кроме того, Р. В. Камелин полагал, что геномы полиплоидных злаков почти наверняка сложны по составу и по происхождению, следовательно, не может быть уверенности, что первичные геномы диплоидов и субгеномы полиплоидов в каждом конкретном случае определены экспериментаторами правильно и не очевидно, что эволюция известных нам злаков шла именно от диплоидов к полиплоидам. Хотя в ту пору еще не было известных нам результатов полногеномного секвенирования большого числа видов, Р. В. Камелин (Kamelin, 2004) вполне резонно допускал то, чему сейчас есть сравнительно-геномные доказательства: геномы, которые представляются нам первичными диплоидами, могут в действительности являться недавними дериватами полиплоидных геномов.

Но, с другой стороны, прав был и Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 1991), 30 лет назад писавший о воз-

можностях практического применения геномного критерия: «в настоящее время они, конечно, очень ограничены, так как геномный анализ требует проведения очень трудоемких исследований. Однако то, что невозможно теперь, со временем может стать возможным. Вероятно, будет разработана новая методика, значительно облегчающая генетический анализ, который, несомненно, очень перспективен. Не исключено, что в будущем станет возможным использование содержащейся в геномах избыточной информации, что откроет широкие возможности для создания новых таксонов, а может быть, и для воссоздания уже вымерших таксонов, геномы которых сохранились в хромосомных наборах ныне живущих видов, но не используются ими в онтогенезе» (курсив наш). Н. Н. Цвелев полагал, что геномный критерий родов заслуживает внимания хотя бы потому, что в настоящее время однозначных синапоморфий для построения системы родов Пшеницевых на основании таксономически убедительных морфологических гиагусов или репродуктивной изоляции все равно не найдено, поэтому кажется вполне возможным, что новые и будущие методики исследования геномов вполне могут сделать геномный критерий родов инструментом в руках систематика-практика (Tzvelev, 1975, 1991, 1992).

Надо напомнить, что экспериментальной основой, на которой строилась геномная концепция рода, был разработанный Кихарой метод «геномного анализа», состоящий в том, что полиплоидное растение, геномный состав которого требовалось установить, скрещивалось с его несколькими вероятными диплоидными предками, после чего у гибридов I поколения изучались закономерности спаривания хромосом (конъюгации) в мейозе I (Kihara, 1930; Yen et al., 2005; Yang et al., 2016; Zelenin et al., 2016). Впоследствии появились другие методы, способные дать ответ о родственной близости полиплоида и его предполагаемых предков. Такую возможность давали методы дифференциального окрашивания хромосом с помощью разных способов выявления С-гетерохроматина в хромосомах (Vosa, 1979; Badaev et al., 1985; Muravenko et al., 1994; Punina et al., 2005; Badaeva et al., 2010a, b; Zelenin et al., 2016). Затем появилась возможность сопоставлять молекулярную композицию хромосом полиплоидов и их предполагаемых предков путем картирования на хромосомах вторичных и даже уникальных маркерных последовательностей ДНК с помощью FISH (Dierschke

et al., 2009; Chester et al., 2010; Badaeva et al., 2015; Divashuk et al., 2016; Li et al., 2021; Tomaszewska et al., 2022), определять происхождение субгеномов аллополиплоидов с помощью GISH (Kotseruba et al., 2003; Dierschke et al., 2009; Chester et al., 2010; Yang et al., 2016; Amosova et al., 2019). Наконец, исключительные возможности исследования происхождения аллополиплоидов раскрылись с появлением и удешевлением технологий полногеномного и выборочного секвенирования геномов аллополиплоидов и гомоплоидных гибридов (Edet et al., 2018; Kyriakidou et al., 2018; Guo et al., 2021; Šlenker et al., 2021; Gnutikov et al., 2022). Новые данные уже оказывают свое влияние на таксономию, позволяя уточнять и изменять границы родов и видов, изменять положение триб, родов и видов в системе семейств.

На важную особенность морфологической эволюции растений, на первый взгляд противоречащую общим законам эволюции, обратили внимание Дж. Л. Стеббинс (Stebbins, 1980) и Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 1975, 1992). Один из базисных принципов теории эволюции гласит, что в пределах конкретной филогенетической ветви характеристики любого общего предка являются более примитивными, неспециализированными, чем характеристики его потомков на различных ветвях их древа, потомков, которые всегда более или менее специализированы пропорционально времени их появления (Simpson, 1944). Традиционный взгляд на видообразование и эволюцию морфологических признаков у растений предполагал, что эволюционными потенциями обладают именно неспециализированные формы, что в каждой из филогенетических ветвей идут разнонаправленные процессы специализации, а специализированные формы не способны к диверсификации (Tzvelev, 1975, 1992). Однако в различных семействах, включая архаичные Winteraceae, а также недавние высокоспециализированные Asteraceae и Poaceae, относительно неспециализированные роды имеют число хромосом в кариотипах, которое можно интерпретировать как полиплоидное, в то время как роды с низким числом хромосом в геноме выглядят более специализированными с морфологической точки зрения (Stebbins, 1980). У злаков, например, виды с диплоидными кариотипами ($2n = 10-14$), как правило, представляют собой высокоспециализированные формы часто с узкими или разорванными ареалами, в то время как возникшие в результате аллополиплоидизации их эуполиплоидные потомки, с их

сложной комбинацией субгеномов, выглядят деспециализированными. Это выражается в том, что у них проявляются более древние, а потому и более примитивные в эволюционно-морфологическом смысле признаки, как это наблюдается, например, у полиплоидных *Elymus* в сравнении с их диплоидными предками из родов *Hordeum* и *Pseudoroegneria* (Yen et al., 2005), у многочисленных полиплоидных *Calamagrostis sensu lato* в сравнении с их вероятными диплоидными предками из родов *Agrostis* и *Trisetum* (Tzvelev, 1992; Saarella et al., 2017). PacBio-секвенирование четырех протяженных (около 1 т. п. н.) низкокопийных районов ядерного генома папоротников из рода *Botrychium* (сем. Ophioglossaceae) показало, что многочисленные полиплоиды в этом роде возникли недавно, не более 5 млн лет назад, в результате недавней быстрой неадаптивной радиации, в ходе которой относительно небольшое количество диплоидных видов (12 из 20 исследованных) в результате независимых актов межвидовой гибридизации дали 19 тетраплоидных и один гексаплоидный вид, причем геномы трех диплоидных видов участвовали в формировании субгеномов тетраплоидов только один раз, а субгеном, полученный от *B. pallidum*, найден в геномах 7 тетраплоидов и одного гексаплоида (Dauphin et al., 2018). Таким образом, мы видим, что при сальтационном видообразовании путем аллополиплоидизации и интрогрессии эволюция словно идет вспять: высокоспециализированные эволюционно стазисные диплоидные (в действительности, как мы сейчас знаем, палеополиплоидные) «предки» в результате гибридизации дают начало нескольким или многим эуполиплоидным родам, которые по совокупности признаков выглядят малоспециализированными.

Переход неополиплоида к эуполиплоидному, квазистабильному состоянию часто происходит в сочетании с переходом к многолетней форме жизни, самоопылению, апомиксису и вегетативному размножению, что важно при ограниченных возможностях найти полового партнера (Schinkel et al., 2016; Herben et al., 2017; Rice et al., 2019; Meudt et al., 2021; Villa et al., 2022). Особенности новых экологических ниш, необычный температурный режим, непривычный уровень солености и иные неблагоприятные для данного вида экологические факторы, с которыми растениям приходится сталкиваться на границах их естественных ареалов, на нарушенных землях и во вновь осваиваемых экологических нишах,

повышают вероятность появления гамет с нередуцированным числом хромосом у растений с облигатным или факультативным половым размножением (Pécricx et al., 2011; Klatt et al., 2018). Возможно, поэтому эуполиплоидов много среди инвазионных видов (Prentis et al., 2008), среди видов-эндемиков островной флоры (Meudt et al., 2021). В тундрах Северного полушария 51 % видов – полиплоиды, в расположенной южнее тайге их 47 % (Rice et al., 2019). В западной Канаде, Гренландии и европейской Арктике 87 % эндемиков – полиплоиды, в Берингии таких эндемиков 69 % (Brochmann et al., 2004; Probatova, 2007), на Аляске 55 % (Stebbins, 1986).

В экстремальных условиях существования вероятность межвидовой гибридизации и появления аллополиплоидов увеличивается. Интересный и поучительный факт приводит Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 1992): виды двух богатых видами секций рода Мятлик – *Poa* и *Stenopoa* – в умеренно-теплой зоне часто растут вместе, не скрещиваясь. Гибриды между ними и произошедшие в результате такой гибридизации дочерние виды встречаются только в Арктике и в высокогорьях.

Влияя на частоту появления нередуцированных гамет, экстремальные климатические условия способствуют относительной многочисленности полиплоидов в Арктике, однако большого видового разнообразия и многочисленных популяций здесь нет. Эуполиплоидное стабильное состояние генома в сочетании с бесполом размножением, фиксированной гетерозиготностью, защитой от инбридинга и непредсказуемых результатов генетического дрейфа позволяет арктическим полиплоидам длительное время успешно сосуществовать и успешно конкурировать с предварительно адаптированными и тоже немногочисленными диплоидными (фактически палеополиплоидными) родственниками (Brochmann et al., 2004; Rice et al., 2019).

Удачные сочетания аллелей субгеномов аллополиплоида, характерные для высоких полиплоидов крупные размеры, переход к неполовому размножению могут способствовать успешному освоению новых ареалов, адаптации к экстремальным условиям существования на краю ареалов, но не к обретению новых ароморфозов – переход в эуполиплоидное состояние часто связан с видообразованием, но это видообразование на уже освоенном уровне эволюционной сложности, шаг, не ведущий сам по себе к прогрессивной эволюции.

Ахиллесова пята этих прекрасно адаптированных к условиям среды полиплоидов, часто клонально размножающихся и потому устойчиво передающих потомству весь комплекс прошедших отбор адаптивных признаков экстремалов – низкий уровень внутривидовой изменчивости (Grebelnyi, 2006, 2009). Между тем, есть все основания ожидать, что следующие поколения этого вида непременно столкнутся с новыми вызовами со стороны видов-конкурентов или среды обитания. На этот случай природой создан механизм множественной изменчивости и генетического дрейфа на основе мейотической нестабильности и диспloidии. Яркий пример явлений подобного рода приводит агробиолог Йенс Клаусен (Clausen, 1961): в прериях северо-запада США растет крупный и многочисленный мятлик *Poa ampla* Merr. (сейчас: *Poa juncifolia* Scribn.). В его кариотипе ($2n$) 63 хромосомы. От 90 до 95 процентов жизнеспособных семян производятся этим видом апомиктически, в результате чего все растения в потомстве имеют 63 хромосомы, фенотипически они воспроизводят родителей. Однако небольшая часть потомства, от 5 до 10 %, появляются на свет в результате оплодотворения. Как правило, это небольшие, слабые растения, различающиеся по числу хромосом. У них насчитывали $2n = 56, 60-63, 66, 70, 82, 84, 90-93, 98-102, 126$, до $2n = 147$ хромосом. Очевидно, перед нами своеобразный резерв, целенаправленное продуцирование все новых и новых вариантов комбинаций аллелей, некоторые из которых могут оказаться более успешными, чем родительское поколение при будущем непредсказуемом, новом по сочетанию экологических факторов, и, увы, неизбежном экологическом кризисе.

Второй путь видообразования у растений: постполиплоидная диплоидизация кариотипа (PPD) и фракционирование генома

Складывается впечатление, что на коротких отрезках эволюционного пути сопровождаемая полногеномной дубликацией межвидовая гибридизация, легко формируя новые, репродуктивно изолированные от родителей полиплоидные виды, ничего принципиально нового не создает, что вновь появившиеся мутации из-за нескольких копий каждого гена в полиплоидном геноме забуферены, они не оказывают влияния на фенотип и не проходят тестирование есте-

ственным отбором. Напротив, в долговременной перспективе бывает так, что через миллионы лет после WGD, носители палеополиплоидных геномов получают шанс вступить в состояние «взрывного» видообразования (диверсификации) и дать начало новым крупным надвидовым таксонам (Schranz et al., 2012; Landis et al., 2018; Mandáková, Lysak, 2018; Ma et al., 2021). Иначе говоря, не полиплоидное состояние генома само по себе стимулирует процессы прогрессивной эволюции, появление новых ароморфозов, давая начала новым таксонам более высоких рангов, но межвидовая гибридизация и WGD есть лишь предусловия диверсификации геномов. Можно думать, что неополиплоидное дестабилизированное состояние генома – это тот плавильный котел, в котором из исходного сочетания родительских геномов в состоянии «геномного шока» создаются множественные комбинации аллелей и новые эпигенетические конструкции, которые затем проходят проверку естественным или искусственным отбором (Mandáková, Lysak, 2018; Rodionov et al., 2019; 2020d, c).

Здесь имеет место иной, чем в случае эуполиплоидизации, сценарий трансформации неополиплоидного генома, иной механизм видообразования. Для того чтобы отбор в пользу благоприятного сочетания аллелей был эффективен, и чтобы новые возможности, появившиеся у генома после появления «неогенов», реализовались, по всей видимости, нужна полногеномная или, по меньшей мере, сегментная постполиплоидная диплоидизация генома (PPD) (Dodsworth et al., 2016; Mandáková, Lysak, 2018; Carta et al., 2020; Zhan et al., 2021). Отмеченный Шранцем и соавт. (Schranz et al., 2012) временной интервал, lag-фаза между актом WGD и взрывной диверсификацией в новой филогенетической ветви объясним, как раз тем, что это период постепенной диплоидизации генома и кариотипа (Dodsworth et al., 2016; Li et al., 2021b). Иногда lag-период может быть весьма длительным – например, предшествовавшее разделению двух основных групп злаков на клады BOP и PACMAD событие WGD в геноме общего предка всех злаков (его называют ρ -WGD) произошло примерно 98,2 млн лет назад (95 % доверительный интервал (CI) 115,7–82,7 млн лет назад) (Ma et al., 2021). Время разделения филогенетических ветвей фестукоидных (BOP) и арундиноидных (PACMAD) злаков сейчас оценивается как имевшее место в верхнем мелу примерно 73,6 млн лет назад (95 % CI 93,3–58,6 млн лет назад) – то есть отстоит на 24 млн лет от ρ -WGD (Ma et al., 2021). С этого вре-

мени злаки вступают в период активного таксонообразования. За короткий период в несколько миллионов лет в интервале между 67,8 (95 % CI 86,5–54,3) и 62,0 (95 % CI 79,1–49,7) млн лет назад появились и дивергировали BOP-подсемейства *Bambusoideae*, *Oryzoideae* и *Pooideae* (Ma et al., 2021), после чего злаки претерпели еще несколько периодов быстрого таксонообразования в периоды экологических кризисов на границах эоцен-олигоценовой и олигоцен-миоценовой эпох (Ma et al., 2021; Zhang et al., 2022). Общий предок злаков клады PACMAD после отделения от ветви BOP до времени дивергенции подсемейств *Panicoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae*, *Micrairoideae*, *Aristidoideae* и *Danthonioideae* существовал достаточно долго, так, что в консервативных районах гена 5.8S рРНК появилось две синапоморфные замены (Rodionov et al., 2017).

Примечательно, что у представителей разных подсемейств злаков не выявлено общих хромосомных перестроек – это свидетельствует о том, что кариотип общего предка злаков в течение 20–30 млн лет перед дивергенцией BOP и PACMAD не претерпевал существенных изменений и радикальные перестройки кариотипа, сопряженные с родо- и видообразованием у злаков, начали происходить независимо в разных подсемействах уже после разделения филогенетических ветвей последних (Ma et al., 2021).

По-видимому, процессы вторичной диплоидизации кариотипов и геномов могут идти по-разному в разных филогенетических ветвях царства растений (Li et al., 2021b; Ma et al., 2021). При этом надо различать два разных по механизмам явления в ходе диплоидизации генома и кариотипа:

а) кариологическая диплоидизация полиплоидного генома, направленная на установление бивалентного спаривания хромосом: морфология хромосом за счет инверсий и транслокаций при этом может меняться, но радикальной перестройки хромосомного набора не происходит – это характерная для эуполиплоидов и мезополиплоидов амфидиплоидизация кариотипа, в терминах М. С. Навашина (Nawaschin, 1927);

б) диплоидизация кариотипа и фракционирование генома, включающие уменьшение за счет транслокаций или, реже, анеуплоидии, числа хромосом в гаплоидном геноме и потерю части копий генов – диплоидизацию генетической конституции генома – это состояние генома характерно для мезополиплоидов в терминах Мандáковой и соавт. (Mandáková et al., 2010).

Диплоидизация кариотипа и уменьшение числа хромосом в кариотипе полиплоида (дисплоидия) – предусловие эволюционного прогресса

Как уже сказано, переход от нестабильного состояния неополплоида к стабилизированному геному эуполплоида включает в себя, среди прочего, функциональную диплоидизацию кариотипа – образование амфидиплоидов – хромосомных наборов, в которых гомологичные и гомеологичные хромосомы преимущественно или исключительно конъюгируют с образованием бивалентов (Barker et al., 2016; Mandáková, Lysak, 2018; Soares et al., 2021). Однако в некоторых филогенетических ветвях, в геноме неополплоида в первых же поколениях, или в эуполплоидном геноме в какой-то момент его существования, запускаются процессы уменьшения числа хромосом в гаплоидном геноме – дисплоидия. Дисплоидия обычно определяется по вариациям гаплоидного (n) и основного (x) числа хромосом в полиплоидных рядах в пределах таксона (рода или надродового таксона). Хороший пример подобного рода вариаций видим в роде *Crepis*, у видов которого 5 различных основных чисел хромосом ($x = 3, 4, 5, 6, 11$), причем у предков, по-видимому, было $x = 6$, трансформация которого до 5, 4 и 3 происходила, в основном, через реципрокные транслокации между неомологичными хромосомами. Это происходило неоднократно и независимо в разных филогенетических ветвях этого рода (Senderowicz et al., 2021). Очевидно, что в родах, где кариологически определяются несколько основных чисел хромосом, активно идут процессы вторичной диплоидизации кариотипа (Mandáková, Lysak, 2018). В разных филогенетических ветвях растений процессы реорганизации кариотипов идут с разными скоростями, в частности, у трав заметно быстрее, чем у древесных растений, что объясняется меньшим эффективным размером популяций и более высокой способностью расселения трав в сравнении с древесными растениями (Levin, Wilson, 1976). Исследование кариотипов сотен видов разных семейств показало, что при реорганизации кариотипа полиплоида в ряду поколений основное число хромосом чаще уменьшается, чем увеличивается (Mandáková, Lysak, 2018).

Дисплоидия может идти двумя принципиально разными способами. Во-первых, это может быть потеря хромосом одного родителя во

время нескольких первых эмбриональных делений, как это происходит у гибридов *Triticum* × *Zea*, быстро теряющих все хромосомы кукурузы (Laurie, Bennett, 1989), или у межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* и *H. bulbosum*, у которых не работают центромеры *H. bulbosum*, вследствие чего хромосомы этого предка попадают в микроядра и элиминируются (Sanei et al., 2011). У октоплоидных гибридов ржи и пшеницы (три-тикале) все хромосомы ржи остаются, а потеря хромосом *Triticum* идет в течение нескольких поколений (Evtushenko et al., 2019). Диплоидные (палеополплоидные) и гаплоидные растения, у которых произошла потеря одной из хромосом, в каждой из которой несколько тысяч генов и многие из них представлены в гаплоидном геноме только одной копией, нежизнеспособны (Rutledge, Cimini, 2016). Однако у полиплоидов, особенно у высоких полиплоидов, наблюдалась потеря полноразмерных хромосом, которая вела к уменьшению числа хромосом в гаплоидных геномах потомства (напр.: Felix et al., 2011; Evtushenko et al., 2019). Классический пример жизнеспособности анеуплоидов – знаменитая коллекция нуллисомиков по каждой из 21 хромосом гаплоидного набора пшеницы *T. aestivum*, полученная Сирсом (Sears, 1944). Мур и Коллинсу (Moore, Collins, 1983) удалось получить жизнеспособные и частично фертильные нуллисомики по трем из 24 хромосом гаплоидного набора тетраплоида *Nicotiana tabacum*. У тетраплоидов и гексаплоидов утрата хромосомы или даже пары хромосом одного из субгеномов обычно компенсируется или добавлением в геном соответствующего числа хромосом-гомеологов (Gaeta et al., 2007; Lim et al., 2008), или изменением уровня транскрипции большого числа генов в каждом из субгеномов (Zhang et al., 2017).

Другой механизм уменьшения числа хромосом в кариотипе полиплоида – тандемные слияния хромосом и встраивание целых хромосом во внутренние районы другой хромосомы (Mandáková et al., 2010; The International *Brachipodium* Initiative, 2010; Schubert, Lysak, 2011; Mandáková, Lysak, 2018). Так, например, у вида *Gossypium hirsutum* (хлопчатник) $n = 13$, а у близкого ему вида из другого рода *Gossypioides kirkii* $n = 12$. Сравнение геномов показало, что причина различий в числе хромосом – серия транслокаций. Половина хромосомы 4 *G. kirkii* гомологична половине хромосомы 4 *G. hirsutum*, но вторая половина генов хромосомы 4 *G. kirkii* у *G. hirsutum* лежит в хромосоме 2. Хромосома 6 *G. kirkii* – результат

слияния хромосом, при котором фрагмент хромосомы 2 *G. hirsutum* встроился в центр хромосомы 6 *G. hirsutum*, где, кроме того, разместилась еще и часть генов хромосомы 4 *G. hirsutum* (Udall et al., 2019).

Среди всех цветковых растений с наибольшей частотой акты диспloidии обнаруживаются в порядке Poales (Zhan et al., 2021). По результатам сравнительной геномики, последовательность событий, имевших место в ходе эволюции кариотипов злаков, представляется следующей: общий предок злаков имел в гаплоидном геноме 5 или 7 хромосом, затем появился тетраплоид с 10 или 14 хромосомами, который за короткий период около 8 млн лет трансформировался в амфидиплоид – его гаплоидный геном состоял из 12 групп сцепления (Salse, 2012; Wang et al., 2016; Murat et al., 2017; Ma et al., 2021). Этот геном существовал долго, около 42 млн лет – хромосомные перестройки, изменившие этот предковый кариотип, которые можно видеть в хромосомных наборах современных злаков из разных подсемейств, в каждом подсемействе своеобразны – отсюда следует, что возникали они в каждой ветви независимо уже после их разветвления (Ma et al., 2021). Среди современных видов сем. Poaceae к анцестральному для злаков варианту групп сцепления наиболее близки группы

сцепления в геномах южноамериканского злака *Pharus latifolius* (подсем. *Pharodoideae*) и риса *Oryza sativa* (подсем. *Oryzoideae*) и ($n = x = 12$) (Ma et al., 2021; Seetharam et al., 2021), а также в геноме бамбуков (подсем. *Bambusoideae*, $n = 2x = 24$) (Gui et al., 2010). У последних видообразование идет за счет комбинаций 12-хромосомных (иногда 10, 11 или 13-хромосомных) субгеномов на тетраплоидном ($2n = 40, 44, 46, 48$), редко – гексаплоидном ($2n = 68, 70, 72$), совсем редко – октоплоидном уровне ($2n = 80, 96, 98, 104$) (Zhou et al., 2017). С увеличением уровня пloidности количество ДНК в субгеномах бамбуков заметно уменьшается (Zhou et al., 2017: Suppl. table S1) – результат фракционирования геномов. Например, бамбуки утратили исходно дуплицированные у злаков гены *cbf-II* и *cbf-III*, повышающие устойчивость к холоду у северных злаков (Zhang et al., 2022). У предка подсемейства *Pooideae* число хромосом в гаплоидном геноме уменьшилось до 7 – это основное число хромосом x в геноме многих родов злаков (Hilu, 2004; Rodionov et al., 2007). В некоторых из филогенетических ветвей злаков путем транслокаций число хромосом продолжало уменьшаться и далее, в частности, в ветви *Zingeria* + *Colpodium* до $x = 2$ (Rodionov et al., 2007; Kim et al., 2009), у видов рода *Molineriella* $n = x = 4$ (Devesa et al., 1990a, b)¹. Каким обра-

¹ Злаки с двуххромосомными геномами *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *C. hedbergii* (Melderis) Tzvelev, *C. chionogeiton* (Pilg.) Tzvelev, *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn., *Z. kochii* (Mez) Tzvelev, *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn., *Z. pisidica* (Boiss.) Tutin сейчас относят к subtribe *Coleanthinae* Rouy (syn. – *Puccinelliinae* Soreng et Davis): *Catabrosa*, *Catabrosella*, *Coleanthus*, *Colpodium* (syn. – *Keniochloa*), *Hyalopoa*, *Paracolpodium*, *Phippsia*, *Puccinellia* (syn. – *Pseudosclerochloa*), *Sclerochloa*, *Zingeria*, *Hyalopodium* (Soreng et al., 2015; Tkach et al., 2020), а злаки из рода *Molineriella* с их особым 4-хромосомным геномом к subtribe *Airinae* Fr.: *Aira*, *Antinoria*, *Avenella*, *Corynephorus*, *Helictochloa* {incl. *Avenula* subg. *Pratavenastrum*}, *Molineriella*, *Periballia* (Soreng et al., 2015) или subtribe *Helictochloinae* Röser et Tkach: *Helictochloa*, *Molineriella* (Tkach et al., 2020). Уникальный геномный состав и особое положение на филогенетических деревьях, построенных как по ядерным, так и по хлоропластным генам (Kim et al., 2008, 2009; Rodionov et al., 2008, 2017; Rodionov et al., 2020a, 2021; Tkach et al., 2020), отсутствие надежных морфологических синапоморфий между двуххромосомными злаками с одной стороны и *Coleanthus*, *Phippsia*, *Puccinellia* с другой, побуждают нас предложить, руководствуясь прежде всего особым двуххромосомным геномом как основным таксономически значимым признаком (радикалом, в терминах Н. И. Вавилова – см. Vavilov, 1922), относить двуххромосомные злаки в особую подтрибу трибы *Poaeae*, подтрибу ***Zingeriinae*** Rodionov, **subtrib. nov.** – Type: *Zingeria* P. A. Smirn.

Diagnosis. – Differs from *Coleanthinae* by two chromosome basic chromosome number.

Included genera. – *Zingeria*, *Colpodium*.

Distribution. – North Caucasus, Lower Volga Region of Russian Federation, Romania,

Относится ли к этой подтрибе *Hyalopodium araraticum* (Lipsky) Röser et Tkach (\equiv *Catabrosella araratica* Lipsky), зависит от того, имеют ли образцы этого вида, попадающие в одну кладу с двуххромосомными злаками (Kim et al., 2008, 2009; Tkach et al., 2020), двуххромосомный геном. Неочевидно, что сделанное ранее определение числа хромосом у этого вида $2n = 42$ (Pogosyan et al., 1972) относится именно к *Hyalopodium araraticum* – вид довольно трудно определяется (Tzvelev, 1976).

Объединение в одну подтрибу *Helictochloinae* Röser et Tkach родов *Helictochloa* и *Molineriella*, предложенное Tkach et al. (2020), выглядит необоснованным с геномной точки зрения, поскольку фундаментальное различие между этими двумя родами то, что у видов *Molineriella* необычный 4-хромосомный геном (Devesa et al., 1990a, b), в то время как виды рода *Helictochloa* имеют основное число хромосом $x = 7$, а в кариотипе у них может быть от $2n = 2x = 14$ до $2n = 22x = 154$ (Winterfeld et al., 2014). Эволюция и видообразование в пределах этого рода идет путем перебора сочетаний семи вариантов 7-хромосомных субгеномов, обозначаемых буквами E, L, B, C, M, V, G, U (Winterfeld et al., 2014), а не через диспloidию. Руководствуясь особенностями состава и механизмов эволюции геномов у рода *Molineriella*, мы считаем необходимым выделить виды этого рода в отдельную подтрибу ***Molineriellinae*** Rodionov, **subtrib. nov.** – Type: *Molineriella* Rouy.

зом происходило уменьшение числа хромосом (диспloidия) при переходе от 12-хромосомного генома к 5-хромосомному геному *Brachypodium* изучено в деталях. Сравнение групп сцепления риса и *Brachypodium distachyon* ($n = 5$) показало, что у *B. distachyon* хромосома 1 образовалась в результате комбинации трех хромосом предкового генома, когда в середину хромосомы 3 встроилась хромосома 7, в центр которой встроилась хромосома 6. В центр хромосомы 1 предка злаков встроилась хромосома 5, что дало хромосому 2 *B. distachyon*. Хромосома 3 образовалась, когда в центр хромосомы 2 встроилась хромосома 8, в центр которой, в свою очередь, встроилась хромосома 10. Хромосома 4 – результат встраивания хромосомы 11 в хромосому 9, а затем этой комбинации – в хромосому 2. При этом хромосома 5 *B. distachyon* оказалась синтена хромосоме 4 риса и предка злаков (The International *Brachypodium* Initiative, 2010).

Анализ вариаций числа хромосом в кариотипах 30 тыс. видов 147 семейств цветковых растений (Zhan et al., 2021) позволил определить наиболее вероятное число хромосом в геномах гипотетических предков всех семейств, порядков и надпорядков. Расчеты показали, что гаплоидное число хромосом n у общего предка астерид было равно 11; у предка розид $n = 11$; у остальных двудольных (кроме розид и астерид) $n = 9$; у однодольных коммелинид $n = 13$; у прочих однодольных $n = 14$; у магнолиид $n = 12$; у Австробэйлиецветных (порядок Austrobaileyales) и Нимфейных (порядок Nymphaeales) $n = 14$. Иным способом, путем сравнительного анализа групп сцепления в секвенированных геномах цветковых растений, Мурат и соавт. (Murat et al., 2017) пришли к выводу, что у общего предка однодольных и двудольных растений в геноме было 15 протохромосом и 22 800 генов, у предка двудольных – 7 протохромосом, у предка однодольных 5 протохромосом, у предка злаков 7 протохромосом. Обратим внимание, что предки-основатели всех основных филогенетических ветвей современных Spermatophyta имели диплоидизированные геномы с небольшим числом хромосом. Учитывая, что на всем протяжении истории высших растений они несколько раз проходили через

акты WGD, малое число хромосом в гаплоидных геномах предков основных клад, порядков, семейств и триб говорит о том, что всем актам прогрессивной эволюции цветковых растений предшествовало уменьшение числа хромосом в гаплоидном геноме бывшего полиплоида (диспloidия и фракционирование генома). Под актом прогрессивной эволюции мы понимаем обретение новым таксоном комплекса признаков или создание в его геноме предусловий для обретения комплекса признаков, характерных для представителей каждой из основных клад цветковых растений (однодольные, астериды, розиты и т. д., порядки, семейства и подсемейства однодольных и двудольных).

Интересно, что в эволюционно стазисных, древних порядках и семействах, как правило, имеющих в своем составе один или лишь несколько высокоспециализированных видов, число хромосом в гаплоидном геноме относительно большое – например, у папоротника *Asplenium achilleifolium* $n = 120$ (Ammal, Bhavanandan, 1991), у *Dryopteris championii* $n = 123$ (Weng, 1989), у *Ophioglossum pycnostichum* $n =$ около 630 (Löve, Löve, 1976). В порядке Poales основное число хромосом в кариотипах видов архаичных таксонов не столь велико, но все же выше, чем у большинства «прогрессивных» групп: у *Anomochloa* $n = x = 18$ (Hunziker et al., 1989), у *Streptochaeta* $n = x = 11$ (Hunziker et al., 1982), у *Pharus* $n = x = 12$ (Norrman et al., 1994). Отсюда можно сделать вывод, что сохранение большого числа хромосом в гаплоидном геноме (n) является признаком эволюционно стазисных, бедных видами филогенетических ветвей, а уменьшение числа хромосом в геноме до небольших показателей n и x у предков процветающих, богатых видами надвидовых таксонов высших растений как раз и было одним из предусловий эволюционного успеха их потомков.

Что отличает кариотип/геном с большим числом хромосом и групп сцепления от малохромосомных геномов/кариотипов? Возможно, определяющим фактором относительной стазисности многохромосомных геномов являются генетико-автоматические процессы или разная организация интерфазного ядра у видов с большим и малым числом хромосом, или уменьшение числа хромосом в геноме лишь одно из последствий другого процесса – уменьшения размера генома вследствие его фракционирования.

¹ (окончание со стр. 98)

Description. – Mediterranean annual grasses sister to subtribe *Airinae* Fr.

Diagnosis. – Differs from *Airinae* Fr. by basic chromosome number $x = 4$.

Included genus. – *Molineriella* Rouy.

Distribution. – Mediterranean.

Фракционирование генома и сегментная дупликация некоторых генов как предусловие эволюционного прогресса в морфологии и физиологии вида, рода, семейства

Нео- и мезополиплоиды, которым суждено стать предками новых порядков, семейств и триб, проходят через процессы вторичной диплоидизации генома, заключающиеся в потере значительной части дублированных в результате WGD копий протеин-кодирующих генов и регуляторных последовательностей, появлении неогенов и в независимой от WGD мультимпликации некоторых влияющих на морфологию и физиологию жизненных процессов генов и генных семейств. Утрату субгеномами полиплоида части дублированных копий генов и иных последовательностей обозначают термином «фракционирование генома» (Langham et al., 2004; Mandáková, Lysak, 2018; Li et al., 2021b). Значение этого процесса в эволюции геномов растений трудно переоценить. Если предположить, что гаплоидный геном общего предка наземных растений имел один геном (был истинным гаплоидом), то после серии полногеномных дубликаций и трипликаций генома у яблони должен был быть огромный геном, в котором каждый ген должен быть представлен 24-мя аллелями (повторен 24 раза), у злаков 32 раза, у капусты *Brassica oleraceae* 144 раза (Liang, Schnable, 2018), а число генов в геномах всех цветковых растений должно быть значительно больше, чем число генов в геноме позвоночных, в истории которых лишь два акта WGD имели место около 450 млн лет назад (Sacerdot et al., 2018). Действительно, в типичном геноме млекопитающих, в геноме человека, около 20 тыс. протеин-кодирующих генов (Lopes et al., 2021), а в геномах растений число генов, как правило, больше – оно варьирует от 8 166 у одноклеточной зеленой водоросли *Ostreococcus tauri* (Derelle et al., 2006) до примерно 108 тыс. генов у пшеницы *Triticum aestivum* (IWGSC, 2018) и у *Brassica napus* (Bayer et al., 2021). В среднем, 64,5 % генов в гаплоидном геноме растений имеют копии (паралоги), доля генов, имеющих в геноме паралоги, варьирует от 45,5 % у мха *Physcomitrella* до 84,4 % у яблони *Malus domestica* (Panchy et al., 2016). Так, геном бананов *Musa accuminata* ($2n = 22$) 75–100 млн лет назад прошел через три раунда аллополиплоидизации и состоит сейчас из 36 542 протеин-кодирующих генов. Большинство (65,4 %) генов представлены в геноме лишь одной копией и только 10 %

сохранили 4 копии предковых геномов (D’Hont et al., 2012).

Фракционирование генома может идти равномерно из всех субгеномов мезополиплоида, как это имеет место, например, у *T. aestivum* (IWGSC, 2018), рапса *Brassica napus* (Chalhoub et al., 2014), хлопка (Yoo et al., 2013). В других случаях в большей степени теряются гены одного из родительских субгеномов, а гены второго родителя предпочтительно остаются. Например, сравнивая геном тетраплоида *Zingiber trichopoda* ($2n = 8$) с геномом его диплоидного предка *Z. biebersteiniana* ($2n = 4$), можно видеть, что *Z. trichopoda* утратила почти все гены 35S рРНК, доставшиеся ей от *Z. biebersteiniana*, значительную часть генов 5S рРНК и все центромерные повторы этого предка, а копии этих генов в субгеноме второго «родителя» (видовая принадлежность этого предка не установлена), по-видимому, сохранились (Kotseruba et al., 2003). Сопоставление закономерностей фракционирования геномов полиплоидов в процессе вторичной диплоидизации из геномов показывает, что, как правило, среди дублированных после WGD генов в геноме потомков сохраняются паралоги генов, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, например, факторов транскрипции, и потому изменчивость их ограничена необходимостью сохранять протеин-протеиновые взаимодействия (Freeling, 2009; D’Hont et al., 2012; Rodgers-Melnick et al., 2012; Li et al., 2021b). Существенным здесь является и сохранение дозы продуктов согласованно работающих генов. По той же причине действие отбора, по-видимому, может быть направлено и в противоположном направлении: утрата дубликата какого-то гена одним субгеномом во имя соблюдения правила сохранения дозы продуктов генов может способствовать утрате дубликатов (диплоидизации), или смене функций, или тканеспецифичности транскрипции и трансляции дубликатами других генов, участвовавших в продуцировании данного мультипротеинового комплекса (Li et al., 2021b).

Различие субгеномов по скорости фракционирования коррелирует с уровнем экспрессии генов в разных субгеномах – преимущественно утрачиваются гены, которые не экспрессируются (Cheng et al., 2012; Li et al., 2021b). Механизмы фракционирования геномов палеополиплоидов и неополиплоидов, неополиплоидов с разной композицией субгеномов, могут быть разными. Они связаны как с незаконной внутривидовой

сомной рекомбинаций и рекомбинацией между гомеологами, а также и с эндонуклеазной активностью транспозонов (Freeling, 2009; Freeling et al., 2012, 2015; Fambrini et al., 2020; Bayer et al., 2021; Li et al., 2021b; Wang et al., 2021).

На разных этапах существования полиплоида потеря генов происходит с разной интенсивностью – как правило, на стадии неополплоида идут многочисленные перестройки генома (Xiong et al., 2011; Buggs et al., 2012), затем, у мезополплоидов скорость потерь заметно снижается до 4–70 млн п. н./млн лет, 4–482 п. н./поколение (Wang et al., 2021). В разных линиях неополплоидов скорость фракционирования генома может заметно различаться (Mandáková et al., 2017).

Чтобы оценить скорость фракционирования генома, рассмотрим, что происходило с геномом рапса. Амфидиплоид рапс (*Brassica napus*, геном ААСС, $2n = 36$) возник примерно 7500 лет назад в результате гибридизации капусты *B. oleracea* (геном СС, $2n = 18$) и репы *B. rapa* (геном АА, $2n = 20$), в дикорастущем состоянии неизвестен. В гаплоидном геноме *B. oleracea* 58 315 генов, в геноме *B. rapa* 59 864 генов. Можно было ожидать, что в геноме *B. napus* будет (А+С) 118 179 генов – на самом деле здесь 108 580 генов, кроме того, 955 генов *B. napus* уникальны и не найдены у родителей. То есть, за короткий период в 7,5 тыс. лет из генома рапса утрачено 10 тысяч генов, и, в то же время, приобретена 1 тыс. новых генов (Bayer et al., 2021) – наглядная демонстрация изменений генома при видообразовании и, возможно, предусловие будущего прогресса.

В процессе фракционирования нео- и мезополплоидных геномов разных видов, по комплектам сохранившихся в дублированном состоянии и оставшихся в единичных копиях генов геномы растений всех филогенетических ветвей оказываются различны, что может рассматриваться как причина морфологических различий между таксонами. Так, сильно измененные в сравнении с другими Poaceae колоски архаичной ветви Streptochaeta, по-видимому, появились после того, как геном Streptochaeta потерял одну из двух копий, влияющих на морфологию колоска генов *fruitfull (ful)* и *leafy hull sterile1 (lhs1)*, дублированных у общего предка Poaceae и в дублированном состоянии сохранившихся у остальных злаков (Seetharam et al., 2021). Напротив, гены, кодирующие факторы транскрипции и влияющие на морфологию колоска *frizzy panicle (fzp)* и *branched silkless1 (bd1)*

в геномах «продвинутых» злаков дублированы, а у имеющего особые по строению колоски архаичного *Pharus latifolius* сохранились только в одной копии (Ma et al., 2021).

Эволюционное значение межвидовой гибридизации и последующих WGD сейчас не вызывает сомнений. Однако есть филогенетические линии, где последний акт WGD имел место десятки и сотни млн лет назад, а процессы видообразования в них идут. Например, геном предка винограда (*Vitis*), папайи (*Carica*) и какао (*Theobroma*) стал тетраплоидным около 110 млн лет назад, а в линии, ведущей к *Oryza* и *Sorghum* последний акт WGD имел место более 9 млн лет (Guo et al., 2019b). Какие связанные с видообразованием и, может быть, с прогрессивной эволюцией, процессы идут в таких и подобных им вторично диплоидизированных геномах палеополплоидов? Исследования последнего времени показали, что многие адаптации и анатомо-морфологические новации у растений обусловлены дубликациями генов, не связанными с WGD. По типам их можно разделить на тандемные дубликации и на сегментные дубликации генов или протяженных участков генома, после которых новообразованная ДНК-копия встраивается в новое, отдаленное от исходной матрицы место в геноме (Freeling, 2009; Freeling et al., 2015; Kuzmin et al., 2021).

Сегментные дубликации – это возникающие помимо WGD протяженные, иногда длиной несколько сот тысяч или млн п. н. участки генома, представленные в гаплоидном геноме в двух или более копиях, располагающиеся на той же или в других хромосомах и идентичные на 95 % и выше (Zhuravleva, 2015; Lallemand et al., 2020). В геноме человека, например, на сегментные дубликации, не связанные с WGD, приходится 7 % генома (Vollger et al., 2022). В геномах растений сегментные дубликации спонтанно или как реакция на действие факторов внешней среды тоже появляются. Например, в геноме банана 'Dwart Cavendish' оказался дублирован, по-видимому, спонтанно, район 2-й хромосомы длиной 6,2 млн п. н. (Busche et al., 2020). Как часто эти события происходят в геноме растений, оценить трудно, так как не всегда возможно отличить сегментную дубликацию от последствий WGD. Механизм появления сегментных дубликаций неизвестен (Zhuravleva, 2015; Lallemand et al., 2020). Наиболее вероятно, что они возникают как «double minutes» и «гомогенно окрашенные районы» (HSR) в геномах живот-

ных (Shimizu, 2021), через образование автономно реплицирующихся кольцевых молекул ДНК (extrachromosomal circular DNA molecules = eccDNAs), которые затем встраиваются в геном (Koo et al., 2018; Ain et al., 2020).

Тандемными дупликациями называют повторенные в геноме последовательности, лежащие рядом, голова-к-хвосту или голова-к-голове. В состав такой повторенной единицы может входить только один ген или несколько генов и межгенных участков, включающих некодирующие последовательности и транспозоны. Например, дупликация, захватившая ген карликовости китайской пшеницы *Rht-D1b* в сорте 'Aibian' 1 имеет длину более 1 млн п. н. (Li et al., 2012). Тандемные дупликации возникают в результате неравного кроссинговера, или механизма «катящегося кольца» (Hastings, Rosenberg, 2002; Freeling, 2009). В геноме растений тандемных дупликаций, не связанных с WGD, много – в геноме кукурузы их 11 % от числа аннотированных генов (Kono et al., 2018), в геноме риса и *Arabidopsis* их 16 % (Blanc, Wolfe, 2004; Yu et al., 2005). Жанг с соавт (Zhang et al., 2022), исследуя транскриптомы представителей всех ветвей злаков, выделили на филогенетическом древе злаков 13 точек ветвления, в которых диверсификация злаков происходила на фоне дупликации генов. При этом только 5 событий такого рода, имевших место 7–15 млн лет назад и давших начало радиации части видов *Stipeae*, роду *Deschampsia*, части видов родов *Poa*, *Sesleria* и *Agrostis*, были результатом WGD, однако в 8 случаях всплески видообразования в сем. Poaceae, по-видимому, были следствием тандемных дупликаций или дупликаций, вызванными транспозонами (Zhang et al., 2022).

Есть основания думать, что целенаправленная амплификация гена-мишени или гена-защитника («bodyguard») – это основной генетический механизм, обеспечивающий быстрый и адекватный ответ генома на вызовы внешней среды. Это механизм быстрой адаптации растений к изменяющимся условиям существования, причем адаптаций через изменения генома, которые могут передаваться потомству не только при вегетативном размножении, но и через мейоз (Koo et al., 2018). Ярким примером такого ответа является реорганизация генома *Amaranthus palmeri* в ответ на попытку бороться с этим растением с помощью гербицида глифосфата, который убивает растение, подавляя синтез фермента 5-еноилпирувил-шикимат-3-фосфат-синтазы

(EPSPS, КФ 2.5.1.19). Известны несколько механизмов защиты от этого гербицида (обзор: Gaines et al., 2019), из которых самый изученный – тандемная мультипликация и амплификация с образованием внехромосомных кольцевых молекул гена EPSPS, число копий которого вырастает в 40–100 и более раз. Амплифицированные внехромосомные копии гена неравномерно распределяются по дочерним клеткам в митозе и мейозе, «прилипая» к расходящимся в дочерние клетки хромосомам, те из них, кому это не удалось, попадают в микроядра и элиминируются (A. Levan, G. Levan, 1978; Koo et al., 2018; Gaines et al., 2019). Ассиметричное распределение по дочерним клеткам – важный адаптивный механизм, обеспечивающий высокий полиморфизм клеточной популяции по числу копий гена и, следовательно, уровню устойчивости к селектирующему агенту. В условиях жесткой селекции преимущество получают клетки с большим числом копий гена-защитника или гена-мишени, напротив, в среде без селектирующего агента преимущество оказывается у клеток, где нет или есть, но меньше этих амплифицированных генов (Levan et al., 1977; Koo et al., 2018; Gaines et al., 2019). Вероятно, на сегодняшний день это лучший пример наследования в ряду поколений приобретенных признаков.

Одно из крупнейших семейств генов в геномах растений – кластеры генов, кодирующих белки NBS-LRR. Эти белки функционируют как внутриклеточные иммунные рецепторы, которые прямо или косвенно распознают специфические эффекторы патогенов, кодируемые генами авирулентности (*Avr*) (Bent, Mackey, 2007). В геноме томата *Solanum pimpinellifolium* эти гены повторены 245 раз (Wei et al., 2020), в геноме *Arabidopsis thaliana* 149 раз (Meyers et al., 2003), в геноме винограда 459 раз, а в геноме тополя 330 раз (Yang et al., 2008). Это древние гены, появившиеся уже у зеленых водорослей с первичными хлоропластами (Shao et al., 2019). Часть из них дублировалась в результате WGD; рассеянные по геному одиночные копии этих генов (орфоны), скорее всего, появились как результат активности транспозонов, но у большинства растений большая часть этого неперменного элемента иммунной системы растений есть результат тандемных дупликаций – у *Brassica oleracea* доля тандемов среди *nbs*-генов 44 %, у *B. rapa* 52 % (Yu et al., 2014), у *Solanum pimpinellifolium* 60 % (Wei et al., 2020).

Роль tandemных дупликаций в эволюции, прежде всего, состоит в том, что их посредством корректируются результаты того расклада аллелей, который остается в геноме эуполиплоида и вторичного диплоида в результате диспloidии и фракционирования генома. Геномный гомеостаз построен на способности генома поддерживать оптимальное для вида число копий (паралогов), не больше и не меньше, некоторых необходимых для жизни генов. Прежде всего, на оптимальном уровне, причем на разном в разных экотопах, поддерживается число работающих генов, кодирующих ключевые РНК-компоненты рибосом – 18S, 26S, 5.8S и 5S рРНК, что достигается как эпигенетически (включением или исключением генов), так и путем компенсационной мультипликации или делеции генов (Simon et al., 2018; Nelson et al., 2019; Goffová, Fajkus, 2021). В геномах злаков под контролем отбора находится число генов, кодирующих трансмембранный транспортер SULTR, участвующий в транспорте сульфатов (Takahashi, 2019). Разнообразие генов этого семейства *sultr1/2*, *sultr3*, *sultr4* первоначально, вероятно, возникло как результат полногеномных дупликаций (WGD), однако затем их число менялось по модели «рождение-и-смерть» (Eirín-López et al., 2012). У видов и подвидов риса *Oryza sativa* ssp. *japonica*, *O. sativa* ssp. *indica*, *O. barthii*, *O. glaberrima*, *O. rufipogon* их, соответственно, 13, 10, 12, 11, 12, при этом некоторые возникли как результат WGD, но большинство – как следствие tandemных дупликаций (Yuan et al., 2021). Хотя общее количество дублированных пар генов не менялось при доместикации риса, происхождение копий было разным: в геноме *O. barthii* обнаружена одна WGD/сегментная дупликация и две tandemные дупликации, а у *O. glaberrima* только гены, возникшие путем tandemных дупликаций. Во время одомашнивания азиатского культивируемого риса количество и типы дублированных пар генов *sultr* были одинаковыми между *O. sativa* ssp. *indica* и *O. rufipogon*, в то время как *O. sativa* ssp. *japonica* показал на две tandemно дублированные пары генов больше (Yuan et al., 2021).

Решающую роль в гомеостазе и детоксикации растений играют многократно повторенные в геноме гены, продуктами которых являются протеины HPP и HIPP. В геноме риса 54 гена кодируют HPP и HIPP. Они располагаются во всех хромосомах и имеют разное происхождение: часть из них появилась в результате не менее чем 3-х раундов WGD, остальные возникли как

следствие одной или нескольких сегментных и tandemных дупликаций (Khan et al., 2019).

Важнейший признак плодовых деревьев, на который нацелен естественный и искусственный отбор, – вкус плодов – во многом зависит от кислотности и уровня сахара. В плодах груши лимонная кислота и яблочная кислота являются двумя основными компонентами органических кислот. Метаболизм сорбита является доминирующей характеристикой связанного с сахаром метаболизма у груши и других плодовых культур розоцветных. Ферменты 6-фосфатдегидрогеназа (S6PDH), переносчик сорбита (SOT) и NAD-сорбитолдегидрогеназа (NAD-SDH) тесно связаны с синтезом, разложением и транспортом сорбита. Исследование комплекса генов груши *Pyrus bretschneideri*, отвечающих за эти признаки, показало, что гены эти прошли через несколько раундов дупликации (Qiao et al., 2018). При этом гены в генных семействах, связанных с путями метаболизма сахарозы, кодирующие сахарозофосфатсинтазу (SPS), щелочную/нейтральную инвертазу (A/N-INV), сахарозосинтазу (SUS), фруктокиназу (FRK), дублировались во время WGD. Напротив, повторенные в геноме груши гены, продукты которых работают на путях синтеза сорбита, в частности, гены 6-фосфатдегидрогеназы (S6PDH), переносчика сорбита (SOT) и НАД-сорбитолдегидрогеназы (NAD-SDH) мультиплицировались в ходе tandemных дупликаций и при участии транспозонов (Qiao et al., 2018).

То, каким образом дублировался ген, в какой-то степени предопределяет его судьбу. В частности, неоднократно повторенные гены устойчивости к болезням и гены рецептороподобных киназ, обнаруживаемые в геномах растений, обычно есть продукты tandemных дупликаций. Любопытно, что их дублированные копии, возникшие в результате WGD, теряются из полиплоидного генома при фракционировании и, наоборот, таким же образом возникшие повторенные гены, кодирующие факторы транскрипции, сохраняются при фракционировании и диспloidии, что согласуется с представлением о том, что после WGD предпочтительно сохраняются гены, продукты которых участвуют в протеин-протеиновых взаимодействиях в составе мультипротеиновых комплексов (Rodgers-Melnik et al., 2012).

После дупликации исходный ген и его новообразованные копии могут сосуществовать в геноме десятки и сотни млн лет (Panchy et al.,

2016; Ma et al., 2021; Seetharam et al., 2021; Yuan et al., 2021). Судьба у новообразованных дочерних копий гена может быть разная. Каждая из них может сохранить тот же набор доменов, а, следовательно, функций, что были у предкового гена, или дублицированная копия может сохранить только часть исходного набора функций (явление, называемое «субфункционализация»), получить новую функцию («неофункционализация») или деградировать до псевдогена («псевдогенизация») (Kuzmin et al., 2021). Сохранение в геномах полиплоидов большого количества дублицированных генов, произошедших от древних событий WGD, кажется явлением совсем не тривиальным – требует объяснения, почему они не теряются и не всегда псевдогенизируются (Kuzmin et al., 2021). Разумное объяснение предложено Форсом с соавт. (Forse et al., 1999), предположившими, что сохранение дублицированных копий генов может быть обусловлено тем, что многие гены кодируют несколько функциональных доменов, выполняют более одной функции, и накопление мутаций в одном из доменов в одной копии гена компенсируется тем, что в другой копии этот домен сохранился, но зато в ней в нерабочем состоянии находится иной домен.

Как сказано выше, сохранению нескольких дублицированных в результате WGD функционально связанных генов способствует необходимость поддержания баланса белковых продуктов этих генов. По той же причине очевидно, что тандемная дубликация лишь одного гена из нескольких, продукты которых участвуют в протеин-протеиновых взаимодействиях, напротив, явление вредное – одна из новообразованных тандемных копий в этом случае должна исчезнуть или псевдогенизироваться (Rodgers-Melnik et al., 2012).

Сравнительное исследование транскриптомов 26 видов злаков, 15 видов других представителей порядка Poales и геномов видов из внешних для злаков групп показало, как сочетание разных механизмов дубликации генов и фракционирования генома способствовало видообразованию и завоеванию злаками новых экологических ниш в эпоху всемирного экологического кризиса – ухудшения климата в конце мела (Zhang et al., 2022). Предусловием для приспособленности злаков к похолоданию было наличие в геноме протозлаков возникшего после 3-х раундов WGD семейства из 4-х *apetala1/fruitfull*-подобных генов *ful1-ful4* (Wu et al., 2017;

Zhang et al., 2022). Гены *ful1*, *ful2* и *ful3* являются ключевыми регуляторами процесса вернализации (яровизации) – индукции развития растения и цветения, стимулированного длительным холодом. Два гена из этого семейства *ful1* и *ful3* сохранились в геномах большинства линий *Pooideae*, особенно у представителей рано дивергировавших триб (*Nardeae*, *Lygeae*, *Duthieae* и *Phaenospemateae*), образовавшихся в период похолодания в эоцене (Zhang et al., 2022). Гомологи еще одного гена этого семейства *ful4* активно транскрибируются только у представителей *Poaceae*, у других злаков этот ген потерян или не транскрибируется. Существенно, что эти гены у разных злаков находятся в гомологичных синтенных группах, а значит возникли в результате WGD, а не тандемной дубликации (Zhang et al., 2022). Еще один кластер генов, который сыграл большую роль в эволюционном успехе злаков – гены факторов транскрипции CBF. Эти гены повышают толерантность растений к низким температурам, засухе и солевому стрессу (Chen et al., 2021). У разных видов растений число генов, кодирующих CBF в геноме разное – от шести у *A. thaliana* (Li et al., 2020) до 37 у пшеницы *T. aestivum* (Guo et al., 2019a). В геномах южных злаков – бамбуков и риса, для которых устойчивость к холоду не актуальна, генов *cbf* меньше (Zhang et al., 2022). Гены *cbf* в геномах *Triticeae*, *Poaceae*, *Oryzoideae*, в отличие от генов семейства *apetala1/fruitfull*, о которых шла речь выше, располагаются кластерами и являются продуктами тандемных амплификаций, а не WGD (Zhang et al., 2022).

Особая роль тандемных дубликаций в формировании видо- и родоспецифичных признаков на фоне WGD особенно видна в миниатюрном (около 82 млн п. н.) геноме пузырчатки *Utricularia gibba*. Геном этого насекомоядного растения относительно недавно прошел через три раунда полногеномных дубликаций. В то же время, геном этого вида претерпел интенсивное фракционирование, утратил большую часть мультиплицированных при WGD генов, сейчас это палеогексаплоид, в геноме которого осталось 28 500 протеин-кодирующих генов. Из них 2/3 представлены одной копией, мобильных элементов в нем всего 569 (Ibarra-Laclette et al., 2013). Однако гены, обеспечивающие своеобразие питания насекомоядных растений, в этом, казалось бы, до предела минимизированном геноме оказались многократно дублицированы в результате не связанной с WGD серии тандем-

ных дупликаций (Lan et al., 2017). Среди них есть тандемно повторенные гены, продукты которых необходимы для межклеточного перемещения расщепленных белков жертвы и трансмембранного транспорта питательных веществ, гены гидролаз и хитиназ, необходимые для расщепления полисахаридов добычи (Lan et al., 2017). Тандемно дублированы и гены цистеиновых протеаз – основных функциональных компонентов пищеварительной жидкости у всех насекомоядных растений (Lan et al., 2017; Adamec et al., 2021). Разные, не гомологичные, но аналогичные механизмы использования растениями пищи животного происхождения, сформировавшиеся параллельно у представителей разных семейств, во всех изученных случаях основаны на тандемных дупликациях генов, продукты которых работают в ловушках и участвуют в удержании и переваривании жертвы, в эффективном использовании полученных питательных веществ (Adamec et al., 2021). С точки зрения геномики, у этого направления эволюции растений есть интересная общая черта – геномы всех насекомоядных растений утратили много облигатных компонентов типичного генома растений: у них утрачены многие гены, связанные со структурой и функционированием корня (Ibarra-Laclette et al., 2013; Palfalvi et al., 2020), конвергентно теряются гены генома хлоропластов (Gruzdev et al., 2019; Nevill et al., 2019). Любопытно, что аналогичные изменения геномов, определенно связанные с изменением стратегии питания, происходят у гемипаразитических и микогетеротрофных растений (Adamec et al., 2021).

Из общих соображений кажется очевидным, что прогрессивная эволюция эукариот должна быть связана с появлением новых генов (неогенов) и/или приобретением некоторыми из дублированных и реорганизованных в результате межгенных слияний генов новых функций. Сравнение геномов представителей разных филогенетических ветвей растений показывает поразительно большое число орфанов – видоспецифичных транскрибируемых последовательностей, которых нет в геномах представителей других филогенетических ветвей (Arendsee et al., 2014). Некоторые из них могут оказаться действующими факторами морфологической эволюции и эволюционного процесса. Подчеркнем, что к орфанам не относят протеин-кодирующие гены, попавшие в геном путем горизонтального переноса из других геномов. Орфаны – это транскрибируемые последовательности,

возникшие из некодирующей ДНК или путем радикальной перестройки протеин-кодирующих генов, такой перестройки, что BLAST не находит гомологий новообразованным последовательностям (Arendsee et al., 2014). При попарном сравнении геномов представителей разных подсемейств злаков таких орфанов среди протеин-кодирующих последовательностей в секвенированных геномах насчитывается от 10 % (*Brachypodium distachyon*, *Sorghum bicolor*) до 31,5 % (*Zea mays*) (Yao et al., 2017). В геномах 13 видов рода *Oryza* видоспецифичных орфанов в среднем 6 %, в геномах видов подсемейства *Oryzaeae* локусов, найденных только у видов этого подсемейства, 10 %, и 63 % локусов в геномах Poaceae, найдены только у видов этого семейства (Stein et al., 2018).

Brassica rapa и *B. oleracea* разошлись от общего предка около 3 млн лет назад (Sun et al., 2019), а *B. napus* возник в результате гибридизации этих видов совсем недавно – примерно 7,5 тыс. лет назад. Тем не менее, из 58 315 генов *B. oleracea* видоспецифичны 360, из 59 864 генов *B. rapa* – 711, и из 108 580 генов *B. napus* видоспецифичны 955 генов (Bayer et al., 2021). Кажется, мы недооценивали раньше скорости появления новых генов и генных семейств – вдумайтесь, по подсчетам Яо и соавт. (Yao et al., 2017), в геноме кукурузы 20 021 ген, почти третья часть от общего числа протеин-кодирующих генов у этого вида, видоспецифичны! – в это трудно поверить.

Большая часть орфанов, по-видимому, представляет собой не имеющие самостоятельного функционального значения протогены, которые возникают и быстро теряются в эволюции, однако некоторые по каким-то причинам поддерживаются отбором. Длина таких последовательностей больше, уровень транскрипции их выше. Наблюдаемый статистически достоверный отбор против несинонимических замен свидетельствует, что «старые» орфаны транслируются, и это, очевидно, один из путей появления новых, таксонспецифичных генов и признаков у растений (Stein et al., 2018). Считается, что генерация и сохранение специфичных для видов и линий риса генов могли играть важную роль в адаптации представителей этого широко распространенного вида к новым условиям (Guo et al., 2019c).

Один из механизмов появления видоспецифичных генов связан с индуцированной транспозонами незаконной рекомбинацией, ведущей к появлению химерных генов с новой комбинацией функциональных доменов (Stein et al., 2018;

Li et al., 2021b; Huang et al., 2022). Высокая частота таких событий в геномах дивергирующих линий растений – еще одна особенность эволюции геномов растений в сравнении их с животными (Wang et al., 2006; Zhou et al., 2022). Расчеты показали, что около 7 % оригинальных генов *Oryzaeae* – химерные гены, появившиеся в результате активности ДНК-транспозона MULE (Jiang et al., 2004; Stein et al., 2018), 38 % генов (6 869 пар из общего числа 36 315 протеин-кодирующих генов) в геноме риса имеют копии – результат недавних сегментных дупликаций (Li et al., 2021a). Химерные и сегментно-дублицированные гены могут экспрессироваться в тех же тканях, где транскрибировались исходные (предковые) гены, из которых они произошли, но с какой-то вероятностью тканеспецифичность транскрипции химерного гена может быть иной (Li et al., 2021a, b; Huang et al., 2022; Zhou et al., 2022). В дальнейшем большая часть химерных генов, вероятно, псевдогенизируется и/или элиминируется, но некоторые приобретают новые функции. По крайней мере некоторые из химерных и сегментно дублицированных генов, как показывают эксперименты с CRISPR-нокаутированием генов, влияют на фенотип растений, на параметры роста растения, рост корней, солеустойчивость и другие признаки (Huang et al., 2022; Zhou et al., 2022).

В результате фракционирования генома меняется не только паттерн протеин-кодирующих генов, но изменяются качественно и количественно последовательности, кодирующие такие регуляторные элементы генома, как короткие интерферирующие РНК (siRNA) и длинные некодирующие РНК (lncRNA) (Chen, Rechavi, 2022; Zhao et al., 2022). Это должно оказывать не меньшее, а, скорее, большее влияние на фенотип, чем изменение комплекта протеин-кодирующих генов. Показано, что у аллополиплоидов *Arabidopsis* и кукурузы уровни экспрессии siRNA резко менялись в сравнении с их диплоидными предками, а их активность важна прежде всего для предотвращения миграций транспозонов, для их «доместикации» (Ha et al., 2009; Barber et al., 2012). Функции большинства lncRNA, транскрибируемых в межгенных районах с последовательностей транспозонов, и иногда с антисмысловых цепей генов, остаются неясными (Wu et al., 2020; Urquaga et al., 2021; Zhao et al., 2022). Между тем, это наиболее видоспецифичный элемент генома. Из 23 633 семейств lncRNA, идентифицированных у девяти видов *Oryza*, бо-

лее 91 % были видоспецифичными, и только 101 семейство lncRNA (< 0,5 %), по-видимому, существовало еще у общего предка *Oryza* и *Leersia perrieri* (Stein et al., 2018), что указывает на быстрое изменение набора lncRNA по механизму «рождение-и-смерть» после дивергенции видов, но как это связано и связано ли с процессами морфологической эволюции, пока неизвестно.

Интересно, что молекулярные механизмы фракционирования генома у растений и животных различны. У животных, как правило, происходит функциональная диплоидизация генома – дублицированные копии генов накапливают мутации и псевдогенизируются, остается лишь одна работающая копия (Lien et al., 2016; Li et al., 2021b). У растений фракционирование генома чаще идет за счет делеций дубликатов генов (Li et al., 2021b). Возможное исключение из этого правила: папоротники. Среди современных папоротников 30 % видов – полиплоиды (Wood et al., 2009). При этом у папоротников наблюдается нехарактерная для растений других таксонов закономерность: размер их генома пропорционален числу хромосом в кариотипе, при этом хромосом в геноме папоротников много (средний индекс x = около 55) (Nakazato et al., 2008; Wang et al., 2022). Предполагается, что причина этого в том, что у папоротников при диплоидизации геномов идет псевдогенизация дублицированных генов, а не делеция их, в геномах сохраняется много транспозонов, но диспloidии (уменьшения числа хромосом) при диплоидизации генома не происходит (Hauffer, 2014; Szövényi et al., 2021; Wang et al., 2022). Большое число хромосом в геномах у папоротников, возможно, связано с тем, что общий предок этой процветающей филогенетической ветви имел диплоидизированный набор генов, но диплоидизация эта произошла без уменьшения числа хромосом (Zhong et al., 2022).

Эволюция кариотипов и видообразование у растений

Таким образом, можно видеть, что магистральные пути видообразования у животных и растений на уровне генома и кариотипа различны. В мире животных процессы видообразования предпочтительно реализуются через механизмы, описанные Синтетической Теорией Эволюции (СТЭ), когда на основе репродуктивной изоляции, дрейфа генов и естественного отбора между природными популяциями постепенно

накапливаются генетические, эпигенетические и морфологические различия и усиливаются репродуктивные барьеры (Dobzhansky, 1970). Видообразование – это процесс, в котором появление нового вида – лишь одна из стадий «дифференциации природных популяций, по достижении которой когда-то действительно или потенциально скрещивающееся множество форм распадается на два или более отдельных множества, физиологически неспособных к скрещиванию», – два или более новых вида (Dobzhansky, 1937: 312). Этот путь видообразования реализуется и у растений – Грант назвал его «первичным видообразованием» (primary speciation) (Grant, 1971). Процесс видообразования, идущий по лекалам СТЭ, представляется медленным и постепенным, требующим времени квазигеологического масштаба (Dobzhansky, 1937). Но, добавляет Добржанский, в природе существует совсем иной механизм, который приводит к резкому, внезапному (saltational) появлению нового вида. Этот путь связан с межвидовой гибридизацией и полиплоидией и в основном принадлежит царству растений (Dobzhansky, 1970). Длительно сохраняющаяся способность к межвидовой гибридизации, по-видимому, является важнейшим отличием растений от животных, многое определяющим в процессах видообразования у растений. Объединение в ядре зиготы двух родительских геномов – всегда испытание, всегда проверка естественным отбором согласованности и достаточности механизмов эпигенетической регуляции процессов развития и дифференцировки. Регулярность обмена генетическим материалом между особями в пределах вида позволяет сдерживать на приемлемом уровне активность доместифицированных транспозонов, сохранять видоспецифичность наборов регуляторных микро-РНК и длинных некодирующих РНК, совместимость последовательностей ДНК, транскриптов и протеинов в протеин-связывающих функциональных доменах в геноме, таких как согласованная система центромерных ДНК и центромерных протеинов (Ng et al., 2012; Melters et al., 2013; Jangam et al., 2017; Hénault, 2021). Напротив, попадание в одно ядро гетерогенных геномов при межвидовом скрещивании ведет к конфликту геномов, «геномному шоку», следствием которого являются экспансия транспозонов, хромосомные перестройки, всплеск генетической, эпигенетической и, как следствие, фенотипической изменчивости у первых поколений гибридного потомства, что дает богатый

материал для естественного отбора с редкими шансами на успех.

Кариотипы растений и животных также эволюционируют по-разному. Это нашло свое отражение в стратегиях научного поиска в эволюционной цитогенетике животных и растений. При исследовании эволюции кариотипов животных основное внимание уделяется выявлению и интерпретации межхромосомных транслокаций и инверсий, изучению реорганизации синтенных групп генов (Graphodatsky et al., 2011; Román-Palacios et al., 2020). В основу эволюционной цитогенетики и кариосистематики растений уже давно положено исследование чисел хромосом в кариотипе ($2n$) у видов и надвидовых таксонов и определение основного числа хромосом x – параметра, который определяется как одно из гаплоидных чисел хромосом, наблюдаемых в таксоне, которое наиболее парсимонично объясняет хромосомную изменчивость этого таксона и показывает четкую связь с основным числом хромосом у ближайших родственных таксонов (Guerra, 2008). Предполагается, что основное число хромосом – это число хромосом в гаплоидном геноме у предка данного таксона, а если это так, то таксономическое значение этого показателя для систематики и филогении трудно переоценить (Goldblatt, Takei, 1997; Probatova, 2007). Это породило особый жанр публикаций в ботанике – разделы «Хромосомные числа» до сих пор есть в таких журналах, как «Тахон» и «Ботанический журнал». В них публикуют краткие сообщения особого состава: название вида, место сбора материала, число хромосом в кариотипе, имена коллекторов. Ни фотографий, ни детального описания хромосомных наборов здесь не требуется. Существует и база данных Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN, URL: <http://legacy.tropicos.org>) – тоже только числа, никаких фотографий или описаний. Ничего подобного до последнего времени не было в цитогенетике животных (Román-Palacios et al., 2020). Большое значение, которое придается в кариосистематике растений показателю «основное число хромосом», связано с двумя обстоятельствами: 1) широким распространением авто- и аллополиплоидного видообразования у растений, вследствие чего во многих родах можно видеть полиплоидные ряды с общим для всех входящих в ряд видов или внутривидовых форм показателем « x »; и 2) относительно часто наблюдаемым постоянством основного числа хромосом в пределах рода, трибы, иногда подсемейства. Например,

все члены подсемейства *Barbacenioideae* (сем. Velloziaceae) имеют в своем кариотипе $n = x = 17$ (de Melo et al., 1997). У всех видов всех родов сем. Pinaceae, кроме двух видов двух родов, $2n = 24$, $x = 12$ (Murray, 2013). Упомянутые исключения – это *Pseudolarix amabilis* и *Pseudotsuga menziesii*, где $2n = 44$ (Hizume, Kondo, 1992; Li, 1994). Можно было бы ожидать, что *Pseudotsuga* и *Pseudolarix* – сестринские роды, но нет: секвенирование транскриптомов показало, что на филогенетическом древе *Pseudotsuga* – сестринская ветвь для *Larix*, а *Pseudolarix* – для *Tsuga*+*Nothotsuga* (Ran et al., 2018, см. также: Sokołowska et al., 2022).

В некоторых случаях причины поддержания типичного для группы родственных родов или определенного рода числа хромосом в геноме трудно объяснить. Так, давно известно, что у *Sorghum bicolor* и *Zea mays* в кариотипе одинаковое число хромосом ($n = 10$) и одинаковое число генов (у сорго 34 496 протеин-кодирующих генов, у кукурузы их 32 540), но геном кукурузы много больше – 2,365 млрд. п. н., в то время как у сорго только 0,697 млрд. п. н. (Murat et al., 2014). Кукуруза *Zea mays*, в отличие от сорго, – недавний тетраплоид, у которого число хромосом сначала удвоилось, а затем уменьшилось в 2 раза за счет хромосомных слияний, а число генов уменьшилось при псевдогенизации и фракционировании генома (Murat et al., 2014). Еще более удивительный пример стабилизирующего отбора в пользу модалного для рода основного числа хромосом обнаружили Пилар Каталан и Роберт Хастерок с соавт. (Catalán et al., 2012). Ранее считалось, что у вида *Brachypodium distachyon* три хромосомных расы: в популяциях этого вида в Ираке, Турции, Франции, Словении, Испании $2n = 10$, на Боларских островах, в Португалии, на Корсике $2n = 20$, и, кроме того, во Франции, Бельгии, Испании, Марокко, Австралии, в Иране, Афганистане у этого вида $2n = 30$. Однако FISH-картирование хромосомоспецифичных молекулярных маркеров на хромосомах представителей этих рас дало неожиданный результат – оказалось, что растения с $2n = 10$ и $2n = 20$ – диплоиды, причем различия между этими кариотипами нельзя объяснить Робертсоновскими слияниями и разделениями – перестройки хромосом какие-то более сложные. А вот растения с $2n = 30$ оказались аллополиплоидами, возникшими в результате объединения в одном геноме хромосом двух диплоидных рас. По итогам этого исследования за растениями с $2n = 10$ сохранено имя *B. distachyon* (L.) P. Beauv., растения с $2n = 20$ получили имя

B. stacei Catalán, Joch. Müll., Mur et Langdon, а растения с $2n = 30$ – *B. hybridum* Catalán, Joch. Müll., Hasterok et Jenkins (Catalán et al., 2012).

Даже когда основное число хромосом в той или иной степени вариабельно в пределах рода, как мы видели это на примере рода *Crepis* (Senderowicz et al., 2021), в большинстве случаев кариосистематику удастся установить наиболее вероятное, как правило, небольшое число хромосом у предка данной филогенетической ветви. Факт этот очень важен: он говорит, что основной тренд в эволюции кариотипов – это появление на первом этапе палеополиплоида с определенным гаплоидным, оно же основное, числом хромосом x и кариотипом AA. В ряде случаев этот палеополиплоид обладает уникальным, сформировавшимся в ходе фракционирования неоили мезополиплоидного генома набором генов и комплексом таксономически значимых признаков, достаточным, чтобы считать его представителем особого рода, отличного от родительских родов. Такой палеополиплоид может стать видом-основателем нового надродового таксона, диверсификация потомков которого даст новое семейство. Вероятно, в ходе дивергенции видов на диплоидном уровне имеет место появление нескольких локальных вариантов этого диплоидного набора ($A'A', A''A''...$). С некоторой частотой могут возникать автополиплоиды (AAAA) или аллополиплоиды с участием этих и других вариантов этого же или близко родственных геномов (AAA'A', AABV). У этих разнообразных неополиплоидов в филогенетической перспективе есть два пути. Первый, вероятно, более частый – диплоидизация поведения хромосом в мейозе и переход в состояние эуполиплоида, часто – переход к бесполому размножению, эксплуатация обретенного гетерозиса и счастливого сочетания полученных от родителей аллелей, генома, фенома, протеома, метаболома, в результате жесткого естественного отбора оказавшихся адекватными для этой конкретной экологической ниши. Эти эуполиплоиды могут факультативно участвовать в межвидовых скрещиваниях с генерацией полиплоидов высоких порядков, морфологическое и геномное разнообразие которых иногда рассматривается как достаточное для выделения новых родов, но чаще интерпретируется как внутривидовая вариабельность полиморфного рода, имеющего полиплоидные серии. Таких родов много в приполярных областях и в высокогорьях (Grebelyni, 2006, 2009).

Квазистабильное состояние эуполиплоидного генома может продолжаться неопределенно долго. Фактором, стимулирующим перестройки эуполиплоида, возвращение его потомков в состояние «геномного шока», может стать вовлечение его в новое событие межвидовой гибридизации, дающее новое сочетание субгеномов. Новое сочетание субгеномов может запустить механизмы диплоидизации генома и кариотипа, диспloidии и фракционирования генома с образованием, в конце концов, палеополиплоида. Это второй путь, по которому может пойти дестабилизированный геном неополиплоида (включая, как сказано выше, полиплоидов высокого уровня полиплоидии).

Таким образом, резюмируя, еще раз отметим, что, помимо «первичного видообразования» по канонам СТЭ, при котором в геномах дивергирующих природных популяций растений за счет спонтанного мутагенеза и дрейфа генов постепенно накапливаются новые сочетания аллелей, морфологические различия и факторы постзиготической репродуктивной изоляции, в процессах видообразования и прогрессивной эволюции у растений большую роль играют межвидовая гибридизация и полиплоидия. Возможны три пути преобразований гибридного генома, так или иначе связанного с видообразованием у растений.

1. Интрогрессия и возвратные скрещивания – геном гибридной линии стабилизируется посредством возвратных скрещиваний без полиплоидизации – таким путем, по-видимому, произошли виды *Picea × fennica* (Orlova, Egorov, 2010), *Avena bruhsiana* (Gnutikov et al., 2022) и много других видов (Anderson, 1968).

2. Эуполиплоидизация генома – геном полиплоида переходит в стабильное состояние с сохранением удвоенных наборов хромосом родительских видов, но диплоидным типом конъюгации хромосом в мейозе I. Эуполиплоиды затем в серии скрещиваний могут давать полиплоиды с новыми комбинациями субгеномов, которые, в меру своеобразия комбинации их субгеномов и морфологических характеристик, будут интерпретироваться систематиками как новые виды или новые роды. Эуполиплоидизация генома – это радикальный и быстрый способ видо- и родообразования у растений. В состоянии эуполиплоида находится большинство геномов/кариотипов многочисленных полиплоидных видов растений, полиплоидная природа кариотипа которых не вызывает сомнений у исследователей флоры. Удачные сочетания аллелей субгеномов

эуполиплоида, характерные для высоких полиплоидов крупные размеры, частый переход к неполовому размножению могут способствовать успешному освоению эуполиплоидами новых ареалов, инвазионности, адаптации к экстремальным условиям существования на краю ареалов, но не к обретению новых ароморфозов – это видообразование, но видообразование на уже освоенном уровне эволюционной сложности, шаг, не ведущий сам по себе к прогрессивной эволюции.

3. Диспloidия и диплоидизация генома – переход к состоянию мезополиплоида и палеополиплоида. При этом механизме эволюционного развития неополиплоид (первичный или вторичный, возникший после гибридизации эуполиплоидных видов) встает на путь диспloidии и фракционирования генома – в кариотипе идут интенсивные геномные перестройки. Шаг за шагом идет диплоидизация генома – значительная часть дублированных копий псевдогенизируется или делецируется. Число хромосом в гаплоидном геноме у такого вида-мезополиплоида за счет транслокаций, слияния хромосом и реж анеуплоидии радикально уменьшается, часто до уровня, более или менее близкого к первично диплоидным величинам основного числа хромосом x . По-видимому, у разных особей вида, вставшего на путь стохастического фракционирования генома и диспloidии, сохраняется разный набор уникальных и мультиплицированных в ходе WGD протеин-кодирующих генов, транспозонов, коротких интерферирующих и длинных некодирующих РНК – радикально возрастает внутривидовой геномный и эпигенетический полиморфизм, что дает богатый материал для естественного отбора (Tate et al., 2009; Xiong et al., 2011; Buggs et al., 2012). Функциональная диплоидизация геномов у мезо- и палеополиплоидов делает доступными для тестирования естественным отбором разнообразных комбинаций аллельных вариантов генов и неогенов, ранее, в полиплоидном состоянии, забуференных. Как у эуполиплоидов, так и у палеополиплоидов значительную роль в наследуемых адаптациях к условиям внешней среды и в анатомо-морфологических новациях играют сегментные и тандемные дубликации генов, появление которых не связано с WGD. Некоторые, оказавшиеся эволюционно прогрессивными морфотипы с диплоидизированными палеополиплоидными геномами обладают ароморфозами и дают начало новым филогенетическим ветвям, новым надродовым таксонам.

Описанные в нашей статье пути видообразования и прогрессивной эволюции у цветковых растений, реализуемые с использованием разных генетических механизмов, настолько часто происходят в мире растений, что их реальность, без всякой связи со ставшими известными только в последнее время нетривиальными закономерностями в изменениях молекулярной композиции кариотипов и геномов, стала ясна ботаникам-флористам еще 80 лет назад. Еще раз напомним, что, завершая свою монографию «Учение о виде у растений», В. Л. Комаров (Komarov, 1940) писал: «Большое искушение предположить, что процесс возникновения новых видов, приспособленных к новым условиям, идет по пути из-

вестной гегелевской триады – от исходного единообразия через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию».

Благодарности

Автор глубоко признателен своим коллегам А. А. Гнутикову, В. С. Шнеер, Н. Н. Носову и Е. О. Пуниной за ценные замечания, сделанные при чтении рукописи статьи. Работа выполнена в рамках Госзадания № АААА-А18-118040290161-3, часть упоминаемых в статье экспериментальных результатов получена автором при финансовой поддержке гранта РФФИ № 22-24-01117.

REFERENCES/ЛИТЕРАТУРА

- Adamec L., Matušiková I., Pavlovič A.** 2021. Recent ecophysiological, biochemical and evolutionary insights into plant carnivory. *Ann. Bot.* 128(3): 241–259. DOI: 10.1093/aob/mcab071
- Ain Q., Schmeer C., Wengerodt D., Witte O. W., Kretz A.** 2020. Extrachromosomal circular DNA: current knowledge and implications for CNS aging and neurodegeneration. *Int. J. Molec. Sci.* 21(7), 2477: 1–29. DOI: 10.3390/ijms21072477
- Ammal L. S., Bhavanandan K. V.** 1991. Cytological studies on the genus *Asplenium* Linn. *Indian Fern J.* 8: 69–73.
- Amosova A. V., Zoshchuk S. A., Rodionov A. V., Ghukasyan L., Samatadze T. E., Punina E. O., Loskutov I. G., Yurkevich O. Y., Muravenko O. V.** 2019. Molecular cytogenetics of valuable Arctic and sub-Arctic pasture grass species from the *Aveneae/Poeae* tribe complex (Poaceae). *BMC Genet.* 20(1): 1–16. DOI: 10.1186/s12863-019-0792-2
- Anderson E.** 1968. *Introgressive hybridization*. New York, London: Hafner Publ. Comp. 109 pp.
- Arendsee Z. W., Li L., Wurtele E. S.** 2014. Coming of age: orphan genes in plants. *Trends Plant Sci.* 19(11): 698–708. DOI: 10.1016/j.tplants.2014.07.003
- Badaev N. S., Badaeva E. D., Bolsheva N. L., Maximov N. G., Zelenin A. V.** 1985. Cytogenetic analysis of forms produced by crossing hexaploid *Triticale* with common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 70(5): 536–541. DOI: 10.1007/BF00305987
- Badaeva E. D., Amosova A. V., Goncharov N. P., Macas J., Ruban A. S., Grechishnikova I. V., Zoshchuk A., Houben A.** 2015. A set of cytogenetic markers allows the precise identification of all A-genome chromosomes in diploid and polyploid wheat. *Cytogenet. Genome Res.* 146(1):71–79. DOI: 10.1159/000433458
- Badaeva E. D., Shelukhina, O. Y., Diederichsen A., Loskutov I. G., Pukhalskiy V. A.** 2010a. Comparative cytogenetic analysis of *Avena macrostachya* and diploid C-genome *Avena* species. *Genome* 53: 125–137. DOI: 10.1139/G09-089
- Badaeva E. D., Shelukhina O. Y., Goryunova S. V., Loskutov I. G., Pukhalskiy V. A.** 2010b. Phylogenetic relationships of tetraploid AB-genome *Avena* species evaluated by means of cytogenetic (C-banding and FISH) and RAPD analyses. *J. Bot.* Article ID 742307: 1–13. DOI: 10.1155/2010/742307
- Banks J. A., Nishiyama T., Hasebe M., Bowman J. L., Gribskov M., De Pamphilis C. et al.** 2011. The *Selaginella* genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332(6032): 960–963. DOI: 10.1126/science.1203810
- Barber W. T., Zhang W., Win H., Varala K. K., Dorweiler J. E., Hudson M. E., Moose S. P.** 2012. Repeat associated small RNAs vary among parents and following hybridization in maize. *Proc. Natl Acad. Sci.* 109(26): 10444–10449. DOI: 10.1073/pnas.1202073109
- Barker M. S., Arrigo N., Baniaga A. E., Li Z., Levin D. A.** 2016. On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist* 210(2): 391–398. URL: <https://www.jstor.org/stable/newphytologist.210.2.391>
- Barkworth M. E.** 1992. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective. *Hereditas* 116: 1–14. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1992.tb00792.x
- Baum B. R., Estes J. R., Gupta P. K.** 1987. Assessment of the genomic system of classification in the *Triticeae*. *Amer. J. Bot.* 74(9): 1388–1395. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1987.tb08753.x
- Bayer P. E., Scheben A., Golicz A. A., Yuan Y., Faure S., Lee H., et al.** 2021. Modelling of gene loss propensity in the pangenomes of three *Brassica* species suggests different mechanisms between polyploids and diploids. *Plant Biotechnology J.* 19(12): 2488–2500. DOI: 10.1111/pbi.13674

- Bent A. F., Mackey D.** 2007. Elicitors, effectors, and R genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45: 399–436. DOI: 10.1146/annurev.phyto.45.062806.094427
- Benton M. J., Wilf P., Sauquet H.** 2022. The Angiosperm terrestrial revolution and the origins of modern biodiversity. *New Phytologist* 233: 2017–2035. DOI: 10.1111/nph.17822
- Bernhardt N.** 2015. Taxonomic treatments of *Triticeae* and the wheat genus *Triticum*. In: M. Molnár-Láng, C. Ceoloni, J. Doležel (eds.) *Alien Introgression in Wheat*. Heidelberg e.a.: Springer Cham. Pp. 1–19. DOI: 10.1007/978-3-319-23494-6_1
- Bischler H., Boisselier-Dubayle M. C.** 1993. Variation in a polyploid, dioicous liverwort, *Marchantia globosa*. *Amer. J. Bot.* 80(8): 953–958. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1993.tb15317.x
- Blanc G., Wolfe K. H.** 2004. Functional divergence of duplicated genes formed by polyploidy during *Arabidopsis* evolution. *The Plant Cell* 16(7): 1679–1691. DOI: 10.1105/tpc.021410
- Bowman J. L., Kohchi T., Yamato K. T., Jenkins J., Shu S., Ishizaki K., et al.** 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell* 171(2): 287–304. DOI: 10.1016/j.cell.2017.09.030
- Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A. C., Elven R.** 2004. Polyploidy in arctic plants. *Biol. J. Lin. Soc.* 82(4): 521–536. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00337.x
- Buggs R. J., Chamala S., Wu W., Tate J. A., Schnable P. S., Soltis D. E., Soltis P. S., Barbazuk W. B.** 2012. Rapid, repeated, and clustered loss of duplicate genes in allopolyploid plant populations of independent origin. *Curr. Biol.* 22(3): 248–252. DOI: 10.1016/j.cub.2011.12.027
- Busche M., Pucker B., Viehöver P., Weisshaar B., Stracke R.** 2020. Genome sequencing of *Musa acuminata* Dwarf Cavendish reveals a duplication of a large segment of chromosome 2. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 10(1): 37–42. DOI: 10.1534/g3.119.400847
- Carta A., Bedini G., Peruzzi L.** 2020. A deep dive into the ancestral chromosome number and genome size of flowering plants. *New Phytologist* 228(3): 1097–1106. DOI: 10.1111/nph.16668
- Casanova M. T.** 2015. Chromosome numbers in Australian charophytes (Characeae, Charophyceae). *Phycologia* 54(2): 149–160. DOI: 10.2216/14-79.1
- Catalán P., Müller J., Hasterok R., Jenkins G., Mur L. A., Langdon T., Betekhtin A., Siwinska D., Pimentel M., López-Alvarez D.** 2012. Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Ann. Bot.* 109(2): 385–405. DOI: 10.1093/aob/mcr294
- Chalhoub B., Denoeud F., Liu S., Parkin I. A., Tang H., Wang X., et al.** 2014. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *Science* 345(6199): 950–953. DOI: 10.1126/science.1253435
- Chen X., Rechavi O.** 2022. Plant and animal small RNA communications between cells and organisms. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* 23: 185–203. DOI: 10.1038/s41580-021-00425-y
- Chester M., Leitch A. R., Soltis P. S., Soltis D. E.** 2010. Review of the application of modern cytogenetic methods (FISH/GISH) to the study of reticulation (polyploidy/hybridisation). *Genes* 1(2): 166–192. DOI: 10.3390/genes1020166
- Clausen J.** 1961. Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas. *Euphytica* 10(1): 87–94. DOI: 10.1007/BF00037208
- D'Hont A., Denoeud F., Aury J. M., Baurens F. C., Carreel F., Garsmeur O., et al.** 2012. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants. *Nature* 488(7410): 213–217. DOI: 10.1038/nature11241
- Darlington C.D.** 1937. *Recent Advances in Cytology*. Philadelphia: Blakiston. 671 pp.
- Das A. K., Choudhary M., Kumar P., Karjagi C. G., Yathish K. R., Kumar R., et al.** 2021. Heterosis in Genomic Era: Advances in the molecular understanding and techniques for rapid exploitation. *Critical Rev. Plant Sci.* 40(3): 218–242. DOI: 10.1080/07352689.2021.1923185
- Dauphin B., Grant J. R., Farrar D. R., Rothfels C. J.** 2018. Rapid allopolyploid radiation of moonwort ferns (*Botrychium*; Ophioglossaceae) revealed by PacBio sequencing of homologous and homeologous nuclear regions. *Mol. Phylogenet. Evol.* 120: 342–353. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.11.025
- Dawes T. N., Villarreal A. J. C., Szövényi P., Bisang I., Li F. W., Hauser D. A., Quandt D., Cargill D. C., Forres L. L.** 2020. Extremely low genetic diversity in the European clade of the model bryophyte *Anthoceros agrestis*. *Plant Syst. Evol.* 306(2): 1–10. DOI: 10.1007/s00606-020-01676-6
- Derelle E., Ferraz C., Rombauts S., Rouzé P., Worden A. Z., Robbens S., et al.** 2006. Genome analysis of the smallest free-living eukaryote *Ostreococcus tauri* unveils many unique features. *Proc. Natl Acad. Sci.* 103(31): 11647–11652. DOI: 10.1073/pnas.0604795103
- Devesa J. A., Ruiz T., Ortega A., Carrasco J. P., Viera M. C., Torno R., Pastor J.** 1990a. Contribución al conocimiento cariológico de las Poaceae en Extremadura (España) – I. *Bol. Soc. Brot. Sér. 2.* 63: 29–66.
- Devesa J. A., Ruiz T., Torno R., Muñoz A., Viera M. C., Carrasco J. P., Ortega A., Pastor J.** 1990b. Contribución al conocimiento cariológico de las Poaceae en Extremadura – II. *Bol. Soc. Brot. Sér. 2.* 63: 153–205.
- Dewey D. R.** 1984. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*. In: J. P. Gustafson (ed.). *Gene manipulation in plant improvement*. Boston, MA: Springer. Pp. 209–279.

- Dierschke T., Mandáková T., Lysak M. A., Mummenhoff K.** 2009. A bicontinental origin of polyploid Australian/New Zealand *Lepidium* species (Brassicaceae)? Evidence from genomic in situ hybridization. *Ann. Bot.* 104(4): 681–688. DOI: 10.1093/aob/mcp161
- Diosdado J. C., Pastor J. E.** 1996. Consideraciones citotaxonómicas del género *Ranunculus* L. (Ranunculaceae) en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 166–178.
- Divashuk M. G., Khuat T. M. L., Kroupin P. Y., Kirov I. V., Romanov D. V., Kiseleva A. V., Khrustaleva L. I., Alexeev D. G., Zelenin A. V., Klimushina M. V., Razumova O. V., Karlov G. I.** 2016. Variation in copy number of Ty3/Gypsy centromeric retrotransposons in the genomes of *Thinopyrum intermedium* and its diploid progenitors. *PLoS One*. 11(4): e0154241. DOI: 10.1371/journal.pone.0154241
- Dobzhansky T.** 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press. 364 pp.
- Dobzhansky T.** 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. New York, London: Columbia University Press. 505 pp.
- Dodsworth S., Chase M. W., Leitch A. R.** 2016. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of angiosperms? *Bot. J. Linn. Soc.* 180:1–5. DOI: 10.1111/boj.12357
- Edet O. U., Gorafi Y. S., Nasuda S., Tsujimoto H.** 2018. DAR-Tseq-based analysis of genomic relationships among species of tribe *Triticeae*. *Sci. Rep.* 8: 16397. DOI: 10.1038/s41598-018-34811-y
- Eirín-López J. M., Rebordinos L., Rooney A. P., Rozas J.** 2012. The birth-and-death evolution of multigene families revisited. In: M. A. Garrido-Ramos (ed.): *Repetitive DNA. Genome Dynamics*. Vol. 7. Basel: Karger. Pp. 170–196. DOI: 10.1159/000337119
- Evtushenko E. V., Lipikhina Y. A., Steepochkin P. I., Vershinin A. V.** 2019. Cytogenetic and molecular characteristics of rye genome in octoploid *Triticale* (\times *Triticosecale* Wittmack). *Comp. Cytogenet.* 13(4): 423–434. DOI: 10.3897/CompCytogen.v13i4.39576
- Fambrini M., Usai G., Vangelisti A., Mascagni F., Pugliesi C.** 2020. The plastic genome: The impact of transposable elements on gene functionality and genomic structural variations. *Genesis* 58(12): e23399. DOI: 10.1002/dvg.23399
- Favarger C.** 1961. Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. Rübel.* 32: 119–146.
- Favarger C.** 1984. Cytogeography and biosystematics. In: W. F. Grant (ed.) *Plant Biosystematics*. Toronto e. a.: Academic Press. Pp. 453–476.
- Felix W. J. P., Felix L. P., Melo N. F., Dutilh J. H. A., Carvalho R.** 2011. Cytogenetics of Amaryllidaceae species: heterochromatin evolution in different ploidy levels. *Plant Syst. Evol.* 292(3): 215–221. DOI: 10.1007/s00606-011-0418-2
- Force A., Lynch M., Pickett F. B., Amores A., Yan Y. L., Postlethwait J.** 1999. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics* 151(4): 1531–1545. DOI: 10.1093/genetics/151.4.1531
- Freeling M.** 2009. Bias in plant gene content following different sorts of duplication: tandem, whole-genome, segmental, or by transposition. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: 433–453. DOI: 10.1146/annurev.arplant.043008.092122
- Freeling M., Scanlon M. J., Fowler J. E.** 2015. Fractionation and subfunctionalization following genome duplications: mechanisms that drive gene content and their consequences. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 35: 110–118. DOI: 10.1016/j.gde.2015.11.002
- Freeling M., Woodhouse M. R., Subramaniam S., Turco G., Lisch D., Schnable J. C.** 2012. Fractionation mutagenesis and similar consequences of mechanisms removing dispensable or less-expressed DNA in plants. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 15(2): 131–139. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.01.015
- Fritsch R.** 1991. *Index of bryophyte chromosome counts*. Berlin, Stuttgart: J. Cramer, 364 pp.
- Gaeta R. T., Pires J. C., Iniguez-Luy F., Leon E., Osborn T. C.** 2007. Genomic changes in resynthesized *Brassica napus* and their effect on gene expression and phenotype. *The Plant Cell* 19(11): 3403–3417. DOI: 10.1105/tpc.107.054346
- Gaines T. A., Patterson E. L., Neve P.** 2019. Molecular mechanisms of adaptive evolution revealed by global selection for glyphosate resistance. *New Phytologist* 223(4): 1770–1775. DOI: 10.1111/nph.15858
- Gnutikov A. A., Nosov N. N., Loskutov I. G., Machs E. M., Blinova E. V., Probatova N. S., Langdon T., Rodionov A. V.** 2022. New insights into the genomic structure of the oats (*Avena* L., Poaceae): Intragenomic polymorphism of ITS1 sequences of rare endemic species *Avena bruhnsiana* Gruner and its relationship to other species with C-genomes. *Euphytica* 218(1): 1–9. DOI: 10.1007/s10681-021-02956-z
- Goffová I., Fajkus J.** 2021. The rDNA loci – intersections of replication, transcription, and repair pathways. *Int. J. Mol. Sci.* 22(3): 1302. DOI: 10.3390/ijms22031302
- Goldblatt P., Takei M.** 1997. Chromosome cytology of Iridaceae—patterns of variation, determination of ancestral base numbers, and modes of karyotype change. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 285–304. DOI: 10.2307/2400005
- Goncharov N. P.** 2011. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Syst. Evol.* 295: 1–11. DOI: 10.1007/s00606-011-0480-9
- Grant D., Cregan P., Shoemaker R. C.** 2000. Genome organization in dicots: genome duplication in *Arabidopsis* and synteny between soybean and *Arabidopsis*. *Proc. Natl Acad. Sci.* 97(8): 4168–4173. DOI: 10.1073/pnas.07043059
- Grant V.** 1971. *Plant Speciation*. New York, London: Columbia University Press. 435 pp.

- Graphodatsky A. S., Trifonov V. A., Stanyon R.** 2011. The genome diversity and karyotype evolution of mammals. *Molec. Cytogenet.* 4(1): 1–16. DOI: 10.1186/1755-8166-4-22
- Grebelnyi S. D.** 2006. How many clonal species are there in the world. Part 2. Cloning in nature and its role in formation of biodiversity. *Invertebrate Zoology* 3(1): 77–109. [In Russian] (**Гребельный С. Д.** Много ли на свете клональных видов. Ч. 2. Клонирование в природе, его роль в формировании разнообразия фауны и флоры // Зоология беспозвоночных, 2006. Т. 3, № 1. С. 77–109).
- Grebelnyi S. D.** 2009. Loss of allelic diversity in species of hybrid origin. *Ecol. Genet.* 7(2): 47–49. [In Russian] (**Гребельный С. Д.** Утрата аллельного разнообразия у видов гибридного происхождения // Экологическая генетика. 2009. Т. 7, № 2. С. 47–49).
- Gruzdev E. V., Kadnikov V. V., Beletsky A. V., Kochieva E. Z., Mardanov A. V., Skryabin K. G., Ravin N. V.** 2019. Plastid genomes of carnivorous plants *Drosera rotundifolia* and *Nepenthes × ventrata* reveal evolutionary patterns resembling those observed in parasitic plants. *Int. J. Mol. Sci.* 20(17): 4107. DOI: 10.3390/ijms20174107
- Guerra M.** 2008. Chromosome numbers in plant cytogenetics: concepts and implications. *Cytogenet. Genome Res.* 120(3–4): 339–350. DOI: 10.1159/000121083
- Gui Y. J., Zhou Y., Wang Y., Wang S., Wang S. Y., Hu Y., Bo S. P., Chen H., Zhou C. P., Ma N. X., Zhang T. Z., Fan L. J.** 2010. Insights into the bamboo genome: syntenic relationships to rice and sorghum. *J. Integr. Plant Biol.* 52(11): 1008–1015. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2010.00965.x
- Guo C., Ma P. F., Yang G. Q., Ye X. Y., Guo Y., Liu J. X., Liu Y. L., Eaton D. A. R., Guo Z. H., Li D. Z.** 2021. Parallel ddRAD and genome skimming analyses reveal a radiative and reticulate evolutionary history of the temperate bamboos. *Syst. Biol.* 70(4): 756–773. DOI: 10.1093/sysbio/syaa076
- Guo J., Ren Y., Tang Z., Shi W., Zhou M.** 2019a. Characterization and expression profiling of the ICE-CBF-COR genes in wheat. *PeerJ*, 7: e8190. DOI: 10.7717/peerj.8190
- Guo H., Jiao Y., Tan X., Wang X., Huang X., Jin H., Paterson A. H.** 2019b. Gene duplication and genetic innovation in cereal genomes. *Genome Res.* 29(2): 261–269. DOI:10.1101/gr.237511.118
- Guo T., Yang J., Li D., Sun K., Luo L., Xiao W., Wang J., Liu Y., Wang S., Wang H., Chen Z.** 2019c. Integrating GWAS, QTL, mapping and RNA-seq to identify candidate genes for seed vigor in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breeding* 39(6): 1–16. DOI: 10.1007/s11032-019-0993-4
- Ha M., Lu J., Tian L., Ramachandran V., Kasschau K. D., Chapman E. J., Carrington J. C., Chen X., Wang X. J., Chen Z. J.** 2009. Small RNAs serve as a genetic buffer against genomic shock in *Arabidopsis* interspecific hybrids and allopolyploids. *Proc. Natl Acad. Sci.* 106(42): 17835–17840. DOI: 10.1073/pnas.0907003106
- Hastings P. J., Rosenberg S. M.** 2002. In pursuit of a molecular mechanism for adaptive gene amplification. *DNA Repair.* 1(2): 111–123. DOI: 10.1016/S1568-7864(01)00011-8
- Haufler C. H.** 2014. Ever since Klekowski: testing a set of radical hypotheses revives the genetics of ferns and lycophytes. *Amer. J. Bot.* 101(12): 2036–2042. DOI: 10.3732/ajb.1400317
- Hénault M.** 2021. The challenges of predicting transposable element activity in hybrids. *Curr. Genet.* 67(4): 567–572. DOI: 10.1007/s00294-021-01169-0
- Herben T., Suda J., Klimešová J.** 2017. Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: a re-examination of the old hypothesis. *Ann. Bot.* 120(2): 341–349. DOI: 10.1093/aob/mcx009
- Hilu K. W.** 2004. Phylogenetics and chromosomal evolution in the Poaceae (grasses). *Australian J. Bot.* 52: 13–22. DOI: 10.1071/BT03103
- Hizume M., Kondo K.** 1992. Fluorescent chromosome banding in five taxa of *Pseudotsuga*, Pinaceae. *Kromosomo* 66: 2257–2268.
- Huang Y., Chen J., Dong C., Sosa D., Xia S., Ouyang Y., Fan C., Li D., Mortola E., Long M., Bergelson J.** 2022. Species-specific partial gene duplication in *Arabidopsis thaliana* evolved novel phenotypic effects on morphological traits under strong positive selection. *The Plant Cell* 34(2): 802–817. DOI: 10.1093/plcell/koab291
- Huber W.** 1985. Neue chromosomenzahlen bei *Ranunculus plantagineus* All. (Artengruppe des *R. pyrenaicus* L.). *Bot. Helv.* 95: 19–24.
- Hunziker J. H., Wulff A. F., Soderstrom T. R.** 1982. Chromosome studies on the *Bambusoideae* (Gramineae). *Brittonia* 34(1): 30–35. DOI: 10.2307/2806397
- Hunziker J. H., Wulff A. F., Wulf A., Soderstrom T. R.** 1989. Chromosome studies on *Anomochloa* and other *Bambusoideae* (Gramineae). *Darwiniana* 29(1/4): 41–45. URL: <http://www.jstor.org/stable/23218910>
- Ibarra-Laclette E., Lyons E., Hernández-Guzmán G., Pérez-Torres C. A., Carretero-Paulet L., Chang T. H., et al.** 2013. Architecture and evolution of a minute plant genome. *Nature* 498(7452): 94–98. DOI: 10.1038/nature12132
- IWGSC 2018 - International Wheat Genome Sequencing Consortium.** 2018. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science* 361(6403): eaar7191. DOI: 10.1126/science.aar7191
- Jangam D., Feschotte C., Betrán E.** 2017. Transposable element domestication as an adaptation to evolutionary conflicts. *Trends Genet.* 33(11): 817–831. DOI: 10.1016/j.tig.2017.07.011

- Jermey A. C., Jones K., Colden C.** 1967. Cytomorphological variation in *Selaginella*. *Bot. J. Linn. Soc.* 60(382): 147–158.
- Jiang N., Feschotte C., Zhang X., Wessler S. R.** 2004. Using rice to understand the origin and amplification of miniature inverted repeat transposable elements (MITEs). *Curr. Opin. Plant Biol.* 7(2): 115–119. DOI: 10.1016/j.pbi.2004.01.004
- Jiao C., Sørensen I., Sun X., Sun H., Behar H., Alseikh S., et al.** 2020. The *Penium margaritaceum* genome: hallmarks of the origins of land plants. *Cell* 181(5): 1097–1111.e12. DOI: 10.1016/j.cell.2020.04.019
- Johnston S. A., Den Nijs T. P. M., Peloquin S. J., Hanneman R. E.** 1980. The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. *Theoret. Appl. Genet.* 57: 5–9. DOI: 10.1007/BF00276002
- Kamelin R. V.** 2004. *Lektsii po sistematike rasteniy. Glavy teoreticheskoy sistematiki rasteniy* [Lectures on Plant Systematics. Chapters of Theoretical Systematics of Plants]. Barnaul: Azbuka. 226 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Азбука, 2004. 226 с.).
- Kamelin R. V.** 2009. Speciation in flowering plants. *Tr. Zool. Inst. Russ. Akad. Nauk.* 313, Suppl. 1: 141–149. [In Russian] (**Камелин Р. В.** Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН, 2009. Т. 313, прил.1. С. 141–149).
- Khan I. U., Rono J. K., Zhang B. Q., Liu X. S., Wang M. Q., Wang L. L., Wu X. C., Chen X., Cao H. W., Yang Z. M.** 2019. Identification of novel rice (*Oryza sativa*) HPP and HIPP genes tolerant to heavy metal toxicity. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 175: 8–18. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2019.03.040
- Kihara H.** 1930. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Cytologia* 1: 263–270.
- Kihara H., Ono T.** 1926. Chromosomenzahlen und systematische gruppierung der *Rumex*-arten. *Zeitschr. f. Zellforsch. mikr. Anat.* 4(3): 475–481.
- Kim E. S., Bolsheva N. L., Samatadze T. E., Nosov N. N., Nosova I. V., Zelenin A. V., Punina E. O., Muravenko O. V., Rodionov A. V.** 2009. The unique genome of two-chromosome grasses *Zingeria* and *Colpodium*, its origin, and evolution. *Russ. J. Genet.* 45: 1329–1337. DOI: 10.1134/S1022795409110076
- Kim E. S., Nosov N. N., Dobroradova M. A., Punina E. O., Tyupa N. B., Rodionov A. V.** 2008. Blizost *Catabrosella araratica* ($2n = 6x = 42$) k zlakam s dvukhromosomnymy genomami *Zingeria biebersteiniana* i *Colpodium versicolor* ($2n = 2x = 4$) – rod *Nevskia* Tzvel. deystvitelno sushchestvuet? [Resemblance of *Catabrosella araratica* ($2n = 6x = 42$) to grasses with two-chromosome genomes of *Zingeria biebersteiniana* and *Colpodium versicolor* ($2n = 2x = 4$) – Does genus *Nevskia* Tzvel. really exist?]. In: A. V. Rodionov, V. S. Shneer (eds.). *Khromosomy i evolyutsiya: Simposium pamyati G. A. Levitskogo* (1878–1942) [Chromosomes and Evolution: Symposium in Memory of G. A. Lewitsky]. St. Petersburg: BIN RAN. Pp. 58–59. [In Russian] (**Ким Е. С., Носов Н. Н., Добroradova М. А., Пунина Е. О., Тюпа Н. Б., Родионов А. В.** Близость *Catabrosella araratica* ($2n = 6x = 42$) к злакам с двухромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ($2n = 2x = 4$) – род *Nevskia* Tzvel. Действительно существует? // А. В. Родионов, В. С. Шнеер (ред.). Хромосомы и эволюция: Симпозиум памяти Г. А. Левитского (1878–1942). СПб.: БИН РАН, 2008. С. 58–59).
- Klatt S., Schinkel C. C., Kirchheimer B., Dullinger S., Hörandl E.** 2018. Effects of cold treatments on fitness and mode of reproduction in the diploid and polyploid alpine plant *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Ann. Bot.* 121(7): 1287–1298. DOI: 10.1093/aob/mcy017
- Komarov V. L.** 1940. *Ucheniye o vide u rasteniy. Stranitsa iz istorii biologii* [Concept of species in plants (the page in the history of biology)]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. 212 pp. [In Russian] (**Комаров В. Л.** Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.).
- Kono T. J., Brohammer A. B., McGaugh S. E., Hirsch C. N.** 2018. Tandem duplicate genes in maize are abundant and date to two distinct periods of time. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 8(9): 3049–3058. DOI: 10.1534/g3.118.200580
- Koo D. H., Molin W. T., Sasaki C. A., Jiang J., Putta K., Jugulam M., Friebe B., Gill B. S.** 2018. Extrachromosomal circular DNA-based amplification and transmission of herbicide resistance in crop weed *Amaranthus palmeri*. *Proc. Natl Acad. Sci.* 115(13): 3332–3337. DOI: 10.1073/pnas.1719354115
- Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A.** 2003. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* ($2n = 8$). *Genome* 46(1): 156–163. DOI: 10.1139/g02-104
- Kuzmin E., Taylor J. S., Boone C.** 2021. Retention of duplicated genes in evolution. *Trends Genet.* 38(1): 59–72. DOI: 10.1016/j.tig.2021.06.016
- Kyriakidou M., Tai H. H., Anglin N. L., Ellis D., Strömvik M. V.** 2018. Current strategies of polyploid plant genome sequence assembly. *Front. Plant Sci.* 9: 1660. DOI: 10.3389/fpls.2018.01660
- Lallemant T., Leduc M., Landès C., Rizzon C., Lerat E.** 2020. An overview of duplicated gene detection methods: Why the duplication mechanism has to be accounted for in their choice. *Genes* 11(9): 1046. DOI: 10.3390/genes11091046
- Lan T., Renner T., Ibarra-Laclette E., Farr K. M., Chang T. H., Cervantes-Pérez S. A., et al.** 2017. Long-read sequencing uncovers the adaptive topography of a carnivorous plant genome. *Proc. Natl Acad. Sci.* 114(22): E4435–E4441. DOI: 10.1073/pnas.1702072114

- Landis J. B., Soltis D. E., Li Z., Marx H. E., Barker M. S., Tank D. C., Soltis P. S.** 2018. Impact of whole-genome duplication events on diversification rates in angiosperms. *Amer. J. Bot.* 105(3): 348–363. DOI: 10.1002/ajb2.1060
- Langham R. J., Walsh J., Dunn M., Ko C., Goff S. A., Freeling M.** 2004. Genomic duplication, fractionation and the origin of regulatory novelty. *Genetics* 166(2): 935–945. DOI: 10.1093/genetics/166.2.935
- Laurie D. A., Bennett M. D.** 1989. The timing of chromosome elimination in hexaploid wheat × maize crosses. *Genome* 32: 953–961. DOI: 10.1139/g89-537
- Levan A., Levan G.** 1978. Have double minutes functioning centromeres? *Hereditas* 88(1): 81–92. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1978.tb01606.x
- Levan G., Mandahl N., Bengtsson B. O., Levan A.** 1977. Experimental elimination and recovery of double minute chromosomes in malignant cell populations. *Hereditas* 86(1): 75–90. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1977.tb01214.x
- Levin D. A., Wilson A. C.** 1976. Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time. *Proc. Natl Acad. Sci.* 73(6): 2086–2090. DOI: 10.1073/pnas.73.6.2086
- Levy A. A., Feldman M.** 2022. Evolution and origin of bread wheat. *The Plant Cell* 34(7): 2549–2567. DOI: 10.1093/plcell/koac130
- Li L.-c.** 1994. A cytotaxonomical study on *Pseudolarix amabilis*. *Acta Bot. Yunnan* 16(3): 248–254.
- Li Y., Xiao J., Wu J., Duan J., Liu Y., Ye X., Zhang X., Guo X., Gu Y., Zhang L., Jia J., Kong X.** 2012. A tandem segmental duplication (TSD) in green revolution gene Rht-D1b region underlies plant height variation. *New Phytologist* 196(1): 282–291. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04243.x
- Li G., Zhang T., Yu Z., Wang H., Yang E., Yang Z.** 2021a. An efficient Oligo-FISH painting system for revealing chromosome rearrangements and polyploidization in Triticeae. *The Plant J.* 105(4): 978–993. DOI: 10.1111/tbj.15081
- Li W., Chen Y., Ye M., Lu H., Wang D., Chen Q.** 2020. Evolutionary history of the C-repeat binding factor/dehydration-responsive element-binding 1 (CBF/DREB1) protein family in 43 plant species and characterization of CBF/DREB1 proteins in *Solanum tuberosum*. *BMC Evol. Biol.* 20(1): 142: 1–14. DOI: 10.1186/s12862-020-01710-8
- Li Z., McKibben M. T., Finch G. S., Blischak P. D., Sutherland B. L., Barker M. S.** 2021b. Patterns and processes of diploidization in land plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 72: 387–410. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100344
- Liang Z., Schnable J. C.** 2018. Functional divergence between subgenomes and gene pairs after whole genome duplications. *Molec. Plant* 11(3): 388–397. DOI: 10.1016/j.molp.2017.12.010
- Lien S., Koop B. F., Sandve S. R., Miller J. R., Kent M. P., Nome T., et al.** 2016. The Atlantic salmon genome provides insights into rediploidization. *Nature* 533(7602): 200–205. DOI: 10.1038/nature17164
- Lim K. Y., Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J., Matyasek R., Srubarova H., Kovarik A., Pires J. C., Xiong Z., Leitch A. R.** 2008. Rapid chromosome evolution in recently formed polyploids in *Tragopogon* (Asteraceae). *PloS One* 3(10): e3353. DOI: 10.1371/journal.pone.0003353
- Liu H., Wang X., Wang G., Cui P., Wu S., Ai C., et al.** 2021. The nearly complete genome of *Ginkgo biloba* illuminates gymnosperm evolution. *Nature Plants* 7: 748–756. DOI: 10.1038/s41477-021-00933-x
- Liu Q. L., Liu L., Ge S., Fu L. P., Bai S. Q., Lv X., Wang Q. K., Chen W., Wang F. Y., Wang L. H., Yan X. B., Liu B. R.** 2022a. Endo-allopolyploidy of autopolyploids and recurrent hybridization – A possible mechanism to explain the unresolved Y-genome donor in polyploid *Elymus* species (Triticeae: Poaceae). *J. Syst. Evol.* 60(2): 344–360. DOI: 10.1111/jse.12659.
- Liu Y., Wang S., Li L., Yang T., Dong S., Wei T. et al.** 2022b. The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants. *Nature Plants* 8: 389–401. DOI: 10.1038/s41477-022-01129-7
- Lopes I., Altab G., Raina P., De Magalhães J. P.** 2021. Gene size matters: an analysis of gene length in the human genome. *Front. Genet.* 12: 559998. DOI: 10.3389/fgene.2021.559998
- Löve A.** 1982. Genomic evolution in the wheatgrasses. *Biol. Zentralbl.* 101: 191–212.
- Löve A.** 1984. Conspectus of the Triticeae. *Feddes Repertorium.* 95: 425–551.
- Löve A., Löve D.** 1976. IOPB chromosome number reports LIII. *Taxon* 25: 483–500.
- Ma P. F., Liu Y. L., Jin G. H., Liu J. X., Wu H., He J., Guo Z. H., Li D. Z.** 2021. The *Pharus latifolius* genome bridges the gap of early grass evolution. *The Plant Cell* 33(4): 846–864. DOI: 10.1093/plcell/koab015
- Mandáková T., Joly S., Krzywinski M., Mummenhoff K., Lysak M. A.** 2010. Fast diploidization in close mesopolyploid relatives of *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 22(7): 2277–2290. DOI: 10.1105/tpc.110.074526
- Mandáková T., Li Z., Barker M. S., Lysak M. A.** 2017. Diverse genome organization following 13 independent mesopolyploid events in Brassicaceae contrasts with convergent patterns of gene retention. *Plant J.* 91: 3–21 DOI: 10.1111/tbj.13553
- Mandáková T., Lysak M. A.** 2018. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 42: 55–65. DOI: 10.1016/j.pbi.2018.03.001
- Mayrose I., Zhan S. H., Rothfels C. J., Arrigo N., Barker M. S., Rieseberg L. H., Otto S. P.** 2015. Methods for studying polyploid diversification and the dead end hypothesis: a reply to Soltis et al. (2014). *New Phytologist* 206(1): 27–35. URL: <https://www.jstor.org/stable/newphytologist.206.1.27>
- Mayrose I., Zhan S. H., Rothfels C. J., Magnuson-Ford K., Barker M. S., Rieseberg L. H., Otto S. P.** 2011. Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science* 333(6047): 1257–1257. DOI: 10.1126/science.1207205

- McClintock B.** 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226: 792–801. DOI: 10.1126/science.15739260
- Melo, de N. F., Benko-Iseppon A. M., Guerra M., Menezes N. L.** 1997. The cytogenetics and cytotaxonomy of Velloziaceae. *Plant Syst. Evol.* 204: 257–273. URL: <https://www.jstor.org/stable/23643121>
- Melters D. P., Bradnam K. R., Young H. A., Telis N., May M. R., Ruby J. G., et al.** 2013. Comparative analysis of tandem repeats from hundreds of species reveals unique insights into centromere evolution. *Genome Biol.* 14(1): 1–20. DOI: 10.1186/gb-2013-14-1-r10
- Meudt H. M., Albach D. C., Tanentzap A. J., Igea J., Newmarch S. C., Brandt A. J., Lee W. G., Tate J. A.** 2021. Polyploidy on islands: its emergence and importance for diversification. *Front. Plant Sci.* 12: 637214. DOI: 10.3389/fpls.2021.637214
- Meyers B. C., Kozik A., Griego A., Kuang H., Michelmore R. W.** 2003. Genome-wide analysis of NBS-LRR-encoding genes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 15(4): 809–834. DOI: 10.1105/tpc.009308
- Moore G. A., Collins G. B.** 1983. Morphological and cytological characterization of nullihaploids and nullisomics of *Nicotiana tabacum* L. *Tobacco Science.* 27: 10–13.
- Müntzing A.** 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263–378.
- Murat F., Armero A., Pont C., Klopp C., Salse J.** 2017. Reconstructing the genome of the most recent common ancestor of flowering plants. *Nature Genet.* 49(4): 490–496. DOI: 10.1038/ng.3813
- Murat F., Zhang R., Guizard S., Flores R., Armero A., Pont C., Steinbach D., Quesneville H., Cooke R., Salse J.** 2014. Shared subgenome dominance following polyploidization explains grass genome evolutionary plasticity from a seven protochromosome ancestor with 16K protogenes. *Genome Biol. Evol.* 6(1): 12–33. DOI: 10.1093/gbe/evt200
- Muravenko O., Fedotov A., Punina E., Fedorova L., Grif V. G., Zelenin A. V.** 1998. Comparison of BrdU–Hoechst–Giemsa chromosome banding patterns of A1 and (AD)2 genomes of cotton. *Genome* 41: 616–625. DOI: 10.1139/G98-049
- Murray B. G.** 2013. Karyotype variation and evolution in Gymnosperms. In: I. J. Leitch (ed.). *Plant Genome Diversity. Vol. 2. Physical Structure, Behavior and Evolution of Plant Genomes.* Wien: Springer-Verlag. Pp. 231–243. DOI: 10.1007/978-3-7091-1160-4_14
- Nakazato T., Barker M. S., Rieseberg L. H., Gastony G. J.** 2008. Evolution of the nuclear genome of ferns and lycophytes. In: T. A. Ranker, C. H. Haufler (eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes.* Oxford: Cambridge University Press. Pp. 175–198. DOI: 10.1017/CBO9780511541827.008
- Nawaschin M.** 1927. Ueber die Veränderung von Zahl and Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. *Zeitschr. f. Zellforsch. mikr. Anat.* 6: 195–233.
- Nelson J. O., Watase G. J., Warsinger-Pepe N., Yamashita Y. M.** 2019. Mechanisms of rDNA copy number maintenance. *Trends Genet.* 35(10): 734–742. DOI: 10.1016/j.tig.2019.07.006
- Nevill P. G., Howell K. A., Cross A. T., Williams A. V., Zhong X., Tonti-Filippini J., Boykin L. M., Dixon K. W., Small I.** 2019. Plastome-wide rearrangements and gene losses in carnivorous Droseraceae. *Genome Biol. Evol.* 11(2): 472–485. DOI: 10.1093/gbe/evz005
- Ng D. W.-K., Lu J., Chen Z. J.** 2012. Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15:154–161. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.01.007
- Nishiyama T., Sakayama H., De Vries J., Buschmann H., Saint-Marcoux D., Ullrich K. K., et al.** 2018. The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization. *Cell.* 174(2): 448–464. DOI: 10.1016/j.cell.2018.06.033
- Norrman G. A., Quarín C. L., Killeen T. J.** 1994. Chromosome numbers in Bolivian grasses (Gramineae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81(4): 768–774. DOI: 10.2307/2399921
- Orlova L. V., Egorov A. A.** 2010. To the systematics and geographical distribution of Finnish spruce (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae). *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy* [Novit. Syst. Pl. Vasc.] 42: 5–23. [In Russian] (**Орлова Л. В., Егоров А. А.** К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) Kom., Pinaceae) // *Новости сист. высш. раст.*, 2010. Вып. 42. С. 5–23).
- Palfalvi G., Hackl T., Terhoeven N., Shibata T. F., Nishiyama T., Ankenbrand M., et al.** 2020. Genomes of the venus flytrap and close relatives unveil the roots of plant carnivory. *Curr. Biol.* 30(12): 2312–2320. DOI: 10.1016/j.cub.2020.04.051
- Panchy N., Lehti-Shiu M., Shiu S. H.** 2016. Evolution of gene duplication in plants. *Plant Physiol.* 171(4): 2294–2316. DOI: 10.1104/pp.16.00523
- Pécricx Y., Rallo G., Folzer H., Cigna M., Gudín S., Le Bris M.** 2011. Polyploidization mechanisms: temperature environment can induce diploid gamete formation in *Rosa* sp. *J. Exp. Bot.* 62(10): 3587–3597. DOI:10.1093/jxb/err052
- Pogosyan A. I., Narinyan S. G., Voskanyan V. E.** 1972. Towards karyological and geographical study of Aragats Mountains flora. *Biologicheskii Zhurnal Armenii* [Biological Journal of Armenia] 25, 9: 15–22. [In Russian] (**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).

- Prentis P. J., Wilson J. R., Dormontt E. E., Richardson D. M., Lowe A. J.** 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends Plant Sci.* 13(6): 288–294. DOI: 10.1016/j.tplants.2008.03.004
- Probatova N. S.** 2007. Chromosome numbers in Poaceae and their importance for taxonomy, phylogeny, phylogeography (the Russian Far East). In: *Komarovskiye chteniya [V. L. Komarov Memorial Lectures]*. Iss. 55. Vladivostok. Pp. 9–103. [In Russian] (**Пробатова Н. С.** Хромосомные числа в семействе Поасеае и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Вып. 55. Владивосток, 2007. С. 9–103).
- Proskauer J.** 1957. Studies on Anthoceratales V. *Phytomorphology* 7: 113–135.
- Punina E. O., Machs E. M., Kim E. S., Myakoshina Y. A., Rodionov A. V.** 2005. Karyosystematics and molecular phylogeny of Trilliaceae. *Biologicheskije membrany [Biological Membranes]* 22: 247–255. [In Russian] (**Пунина Е. О., Мачс Э. М., Ким Е. С., Мякошина Ю. А., Родионов А. В.** Кариосистематика и молекулярная филогения представителей семейства Trilliaceae // Биологические мембраны, 2005. Т. 22, № 3. С. 247–255).
- Qiao X., Yin H., Li L., Wang R., Wu J., Wu J., Zhang S.** 2018. Different modes of gene duplication show divergent evolutionary patterns and contribute differently to the expansion of gene families involved in important fruit traits in pear (*Pyrus bretschneideri*). *Front. Plant Sci.* 9: 161. DOI: 10.3389/fpls.2018.00161
- Qiao X., Zhang S., Paterson A. H.** 2022. Pervasive genome duplications across the plant tree of life and their links to major evolutionary innovations and transitions. *Computational and Structural Biotechnology J.* 20: 3248–3256. DOI: 10.1016/j.csbj.2022.06.026
- Ramsey J., Schemske D. W.** 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 589–639. URL: <https://www.jstor.org/stable/3069274>
- Ran J. H., Shen T. T., Wu H., Gong X., Wang X. Q.** 2018. Phylogeny and evolutionary history of Pinaceae updated by transcriptomic analysis. *Molec. Phylogenet. Evol.* 129: 106–116. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.08.011
- Renny-Byfield S., Wendel J. F.** 2014. Doubling down on genomes: polyploidy and crop plants. *Amer. J. Bot.* 101(10): 1711–1725. DOI: 10.3732/ajb.1400119
- Rice A., Šmarda P., Novosolov M., Drori M., Glick L., Sabath N., Meiri S., Belmaker J., Mayrose I.** 2019. The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecol. Evol.* 3(2): 265–273. DOI: 10.1038/s41559-018-0787-9
- Rodgers-Melnick E., Mane S. P., Dharmawardhana P., Slavov G. T., Crasta O. R., Strauss S. H., Brunner A. M., DiFazio S. P.** 2012. Contrasting patterns of evolution following whole genome versus tandem duplication events in *Populus*. *Genome Res.* 22(1): 95–105. DOI: 10.1101/gr.125146.111
- Rodionov A. V.** 2013. Interspecific hybridization and polyploidy in plant evolution. *Vavilov J. of Genetics and Breeding.* 17(4(2)): 916–929. [In Russian] (**Родионов А. В.** Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. Т. 17, № 4(2). С. 916–929).
- Rodionov A. V., Amosova A. V., Belyakov E. A., Zhurbenko P. M., Mikhailova Yu. V., Punina E. O., Shneyer V. S., Loskutov I. G., Muravenko O. V.** 2019. Genetic consequence of interspecific hybridization, its role in speciation and phenotypic diversity of plants. *Russ. J. Genet.* 55(3): 278–294. DOI: 10.1134/S1022795419030141
- Rodionov A. V., Gnutikov A. A., Kotsinyan A. R., Kotseruba V. V., Nosov N. N., Punina E. O., Rayko M. P., Tyupa N. B., Kim E. S.** 2017. ITS1–5.8S rDNA–ITS2 sequence in 35S rRNA genes as marker for reconstruction of phylogeny of grasses (Poaceae). *Biol. Bull. Rev.* 7: 85–102. DOI: 10.1134/S2079086417020062
- Rodionov A. V., Gnutikov A. A., Nosov N. N., Machs E. M., Mikhaylova Y. V., Shneyer V. S., Punina E. O.** 2020a. Intragenomic polymorphism of the ITS 1 region of 35S rRNA genes in the grasses with two-chromosome genomes: Different genome composition in closely related *Zingeria* species. *Plants* 9(12): 1647. DOI: 10.3390/plants9121647
- Rodionov A. V., Gnutikov A. A., Nosov N. N., Machs E. M., Mikhaylova Y. V., Shneyer V. S., Punina E. O.** 2021. Correction: Rodionov, A.V., et al. Intragenomic polymorphism of the ITS 1 region of 35S rRNA gene in the group of grasses with two-chromosome species: Different genome composition in closely related *Zingeria* species. *Plants* 2020, 9, 1647. *Plants* 10(3): 463. DOI: 10.3390/plants10030463
- Rodionov A. V., Kim E. S., Nosov N. N., Rajko M. P., Machs E. M., Punina E. O.** 2008. Molecular phylogenetic study of the genus *Colpodium* sensu lato (Poaceae: Pooae). *Ekolog. Genet.* 6, 4: 34–46. [In Russian] (**Родионов А. В., Ким Е. С., Носов Н. Н., Райко М. П., Мачс Э. М., Пунина Е. О.** Молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Colpodium* sensu lato (Pooae, Poaceae) // Экологическая генетика, 2008. Т. 6, № 4. С. 34–46). DOI: 10.17816/ecogen6434-46
- Rodionov A. V., Kim E. S., Punina E. O., Machs E. M., Tyupa N. B., Nosov N. N.** 2007. Evolution of chromosome numbers in the tribes *Aveneae* and *Pooae* according to the data of a comparative study of internal transcribed spacers ITS1 and ITS2 of nuclear 45S rRNA genes. *Bot. Zhurn.* 92(1): 57–71. [In Russian] (**Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Тюпа Н. Б., Носов Н. Н.** Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Pooae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 1. С. 57–71).
- Rodionov A. V., Nosov N. N., Kim E. S., Machs E. M., Punina E. O., Probatova N. S.** 2010. The origin of polyploid genomes of bluegrasses *Poa* L. and Gene flow between northern pacific and sub-Antarctic Islands. *Russ. J. Genet.* 46(12): 1407–1416. DOI: 10.1134/S1022795410120021

- Rodionov A. V., Shneyer V. S., Gnutikov A. A., Nosov N. N., Punina E. O., Zhurbenko P. M., Loskutov I. G., Muravenko O. V.** 2020b. Species dialectics: from initial uniformity, through the greatest possible diversity to ultimate uniformity. *Bot. Zhurn.* 105(9): 835–853. [In Russian] (Родионов А. В., Шнейер В. С., Гнутиков А. А., Носов Н. Н., Пунина Е. О., Журбенко П. М., Лоскутов И. Г., Муравенко О. В. Диалектика видов: от исходного единообразия, через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию // Бот. журн., 2020. Т. 105, № 9. С. 835–853). DOI: 10.31857/S0006813620070091
- Rodionov A. V., Shneyer V. S., Punina E. O., Nosov N. N., Gnutikov A. A.** 2020c. The law of homologous series in variation for systematics. *Russ. J. Genet.* 56(11): 1277–1287. DOI: 10.1134/S1022795420110071
- Román-Palacios C., Medina C. A., Zhan S. H., Barker M. S.** 2021. Animal chromosome counts reveal a similar range of chromosome numbers but with less polyploidy in animals compared to flowering plants. *J. Evol. Biol.* 34(8): 1333–1339. DOI: 10.1111/jeb.13884
- Rutledge S. D., Cimini D.** 2016. Consequences of aneuploidy in sickness and in health. *Curr. Opin. Cell. Biol.* 40: 41–46. DOI: 10.1016/j.ccb.2016.02.003
- Saarela J. M., Bull R. D., Paradis M. J., Ebata S. N., Peterson P. M., Soreng R. J., Paszko B.** 2017. Molecular phylogenetics of cool-season grasses in the subtribes *Agrostidinae*, *Anthoxanthinae*, *Aveninae*, *Brizinae*, *Calothecinae*, *Koeleriinae* and *Phalaridinae* (Poaceae, *Pooideae*, *Poeae*, *Poeae* chloroplast group 1). *PhytoKeys* 87: 1–139. DOI: 10.3897/phytokeys.87.12774
- Sacerdot C., Louis A., Bon C., Berthelot C., Roest Crollius H.** 2018. Chromosome evolution at the origin of the ancestral vertebrate genome. *Genome Biol.* 19(1): 1–15. DOI: 10.1186/s13059-018-1559-1
- Salse J.** 2012. In silico archeogenomics unveils modern plant genome organisation, regulation and evolution. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15(2): 122–130. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.01.001
- Sanei M., Pickering R., Kumke K., Nasuda S., Houben A.** 2011. Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids. *Proc. Natl Acad. Sci.* 108(33): E498–E505. DOI: 10.1073/pnas.1103190108
- Schinkel C. C., Kirchheimer B., Dellinger A. S., Klatt S., Winkler M., Dullinger S., Hörandl E.** 2016. Correlations of polyploidy and apomixis with elevation and associated environmental gradients in an alpine plant. *AoB Plants* 8: plw064. DOI: 10.1093/aobpla/plw064
- Schranz M. E., Mohammadin S., Edger P. P.** 2012. Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD Radiation Lag-Time Model. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15(2): 147–153. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.03.011
- Schubert I., Lysak M. A.** 2011. Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints. *Trends Genet.* 27(6): 207–216. DOI: 10.1016/j.tig.2011.03.004
- Sears E. R.** 1944. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. *Genetics* 29: 232–246. DOI: 10.1093/genetics/29.3.232
- Seetharam A. S., Yu Y., Bélanger S., Clark L. G., Meyers B. C., Kellogg E. A., Hufford M. B.** 2021. The *Streptochaeta* genome and the evolution of the grasses. *Front. Plant Sci.* 12: 710383. DOI: 10.3389/fpls.2021.710383
- Senderowicz M., Nowak T., Rojek-Jelonek M., Bisaga M., Papp L., Weiss-Schneeweiss H., Kolano B.** 2021. Descending dysploidy and bidirectional changes in genome size accompanied *Crepis* (Asteraceae) evolution. *Genes* 12(9): 1436. DOI: 10.3390/genes12091436
- Senerchia N., Felber F., Parisod C.** 2015. Genome reorganization in F1 hybrids uncovers the role of retrotransposons in reproductive isolation. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 282(1804): 20142874. DOI: 10.1098/rspb.2014.2874
- Shao Z. Q., Xue J. Y., Wang Q., Wang B., Chen J. Q.** 2019. Revisiting the origin of plant NBS-LRR genes. *Trends Plant Sci.* 24(1): 9–12. DOI: 10.1016/j.tplants.2018.10.015
- Shimizu N.** 2021. Gene amplification and the extrachromosomal circular DNA. *Genes* 12(10): 1533. DOI: 10.3390/genes12101533
- Simon L., Rabanal F. A., Dubos T., Oliver C., Lauber D., Poulet A., et al.** 2018. Genetic and epigenetic variation in 5S ribosomal RNA genes reveals genome dynamics in *Arabidopsis thaliana*. *Nucl. Acids Res.* 46(6): 3019–3033. DOI: 10.1093/nar/gky163
- Simpson G. G.** 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia Univ. Press. 237 pp.
- Skaptsov M. V., Smirnov S. V., Kechaykin A. A., Kutsev M. G., Vaganov A. V., Zhang X. C., Shmakov A. I.** 2018. Polymorphism of the relative DNA content of the species *Selaginella borealis* and *Selaginella sanguinolenta*. *Acta Biologica Sibirica* 4(4): 116–118. [In Russian] (Скапцов М. В., Смирнов С. В., Кечайкин А. А., Куцев М. Г., Ваганов А. В., Шмаков А. И. 2018. Полиморфизм относительного содержания ДНК видов *Selaginella borealis* и *Selaginella sanguinolenta* // Acta Biologica Sibirica, 2018. № 4(4). С. 116–118).
- Skaptsov M. V., Vaganov A. V., Kechaykin A. A., Kutsev M. G., Smirnov S. V., Dorofeev V. I., Borodina-Grabovskaya A. E., Seregin A. P., Sinitsina T. A., Friesen N. V., Zhang X.-C., Shmakov A. I.** 2020. The cytotypes variability of the complex *Selaginella sanguinolenta* s. l. *Turczaninowia* 23, 2: 5–14. DOI: 10.14258/turczaninowia.23.2.1
- Šlenker M., Kantor A., Marhold K., Schmickl R., Mandáková T., Lysak M. A., Perný M., Caboňová M., Slovák M., Zozomová-Lihová J.** 2021. Allele sorting as a novel approach to resolving the origin of allotetraploids using Hyb-

Seq Data: A case study of the Balkan Mountain endemic *Cardamine barbaraeoides*. *Front. Plant Sci.* 12: 659275. DOI: 10.3389/fpls.2021.659275

Soares N. R., Mollinari M., Oliveira G. K.; Pereira G. S.; Vieira M. L. C. 2021. Meiosis in polyploids and implications for genetic mapping: A review. *Genes* 12: 1517. DOI: 10.3390/genes12101517

Sokolowska J., Fuchs H., Celiński K. 2022. Assessment of ITS2 region relevance for taxa discrimination and phylogenetic inference among Pinaceae. *Plants* 11: 1078. DOI: 10.3390/plants11081078

Sokolovskaya A. P., Strelkova O. S. 1948. Geographical distribution of polyploids. II. The study of Altai flora. *Uchen. Zap. Leningradsk. Gosud. Pedagog. Inst. Gertsena* 66, 8: 179–193. [In Russian] (**Соколовская А. П., Стрелкова О. С.** Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая // Ученые записки Ленинградского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена, 1948. Т. 66, вып. 8. С. 179–193).

Soltis D. E., Misra B. B., Shan S., Chen S., Soltis P. S. 2016a. Polyploidy and the proteome. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics* 1864: 896–907. DOI: 10.1016/j.bbapap.2016.03.010

Soltis D. E., Segovia-Salcedo M. C., Jordan-Thaden I., Majure L., Miles N. M., Mavrodiev E. V., Mei W., Cortez M. B., Soltis P. S., Gitzendanner M. A. 2014a. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose et al. (2011). *New Phytologist* 202(4): 1105–1117. URL: <https://www.jstor.org/stable/newphytologist.202.4.1105>

Soltis D. E., Soltis P. S. 1989. Genetic consequences of autopolyploidy in *Tolmiea* (Saxifragaceae). *Evolution* 43(3): 586–594. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1989.tb04254.x

Soltis D. E., Visger C. J., Marchant D. B., Soltis P. S. 2016b. Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm. *Am. J. Bot.* 103: 1146–1166. DOI: 10.3732/ajb.1500501

Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S. The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. *Amer. J. Bot.* 2014b. 101: 1057–1078. DOI: 10.3732/ajb.1400178

Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Davidse G., Zuloaga F. O., Judziewicz E. J., Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53(2): 117–137. DOI: 10.1111/jse.12150

Stebbins G. L. Jr. 1940. The significance of polyploidy in plant evolution. *American Naturalist* 74: 54–66. DOI: 10.1086/280872

Stebbins G. L. 1980. Polyploidy. In: W. H. Lewis (ed.). *Plants: Unsolved Problems and Prospects. Polyploidy*. New York: Plenum Press. Pp. 495–520. DOI: 10.1007/978-1-4613-3069-1_26

Stebbins G. L. 1984. Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach. *Botanica Helvetica* 94: 1–13.

Stebbins G. L. 1986. The origin and success of polyploids in the boreal circumpolar flora: a new analysis. *Trans. Bot. Sci. Edinburgh.* 45: 17–31. DOI: 10.1080/03746608608684991

Stein J. C., Yu Y., Copetti D., Zwickl D. J., Zhang L., Zhang C., et al. 2018. Genomes of 13 domesticated and wild rice relatives highlight genetic conservation, turnover and innovation across the genus *Oryza*. *Nature Genet.* 50(2): 285–296. DOI:10.1038/s41588-018-0040-0

Suissa J. S., Kinoshian S. P., Schafran P. W., Bolin J. F., Taylor W. C., Zimmer E. A. 2022. Homoploid hybrids, allopolyploids, and high ploidy levels characterize the evolutionary history of a western North American quillwort (*Isoetes*) complex. *Molec. Phylogenet. Evol.* 166, 107332. DOI: 10.1016/j.ympev.2021.107332

Sun D., Wang C., Zhang X., Zhang W., Jiang H., Yao X. Liu L., Wen Z., Niu G., Shan X. 2019. Draft genome sequence of cauliflower (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis*) provides new insights into the C genome in *Brassica* species. *Horticulture Res.* 6: 82. DOI: 10.1038/s41438-019-0164-0

Sutherland B. L., Galloway L. F. 2017. Postzygotic isolation varies by ploidy level within a polyploid complex. *New Phytologist* 213(1): 404–412. DOI: 10.1111/nph.14116

Szövényi P., Gunadi A., Li F. W. 2021. Charting the genomic landscape of seed-free plants. *Nature Plants* 7(5): 554–565. DOI: 10.1038/s41477-021-00888-z

Takahashi H. 2019. Sulfate transport systems in plants: functional diversity and molecular mechanisms underlying regulatory coordination. *J. Exp. Bot.* 70(16): 4075–4087. DOI: 10.1093/jxb/erz132

Takamiya M. 1993. Comparative karyomorphology and interrelationships of *Selaginella* in Japan. *J. Pl. Res.* 106: 149–166.

Tate J. A., Joshi P., Soltis K. A., Soltis P. S., Soltis D. E. 2009. On the road to diploidization? Homoeolog loss in independently formed populations of the allopolyploid *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). *BMC Plant Biol.* 9(1): 1–10. DOI: 10.1186/1471-2229-9-80

The International Brachypodium Initiative. 2010. Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Nature* 263: 763–768. DOI: 10.1038/nature08747

Tkach N., Schneider J., Döring E., Wölk A., Hochbach A., Nissen J. Winterfeld G., Meyer S., Gabriel J., Hoffmann M. H., Röser M. 2020. Phylogenetic lineages and the role of hybridization as driving force of evolution in grass supertribe Poodae. *Taxon* 69(2): 234–277. DOI: 10.1002/tax.12204

- Tomaszewska P., Schwarzacher T., Heslop-Harrison J. S. (P.).** 2022. Oat chromosome and genome evolution defined by widespread terminal intergenomic translocations in polyploids. *Front. Plant Sci.* 13: 1026364. DOI: 10.3389/fpls.2022.1026364
- Tzvelev N. N.** 1975. On the possibility of despecialization by hybridogenesis on the example of evolution of *Triticaceae* (Poaceae). *Zhurnal Obshchey Biologii [Journal of General Biology]* 36, 1: 90–99. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticaceae* семейства злаков (Poaceae) // Журн. общ. биол., 1975. Т. 36, № 1. С. 90–99).
- Tzvelev N. N.** 1976. *Zlaki SSSR [Grasses of the Soviet Union]*. Leningrad: Nauka, Leningrad Div. 788 pp. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. Л.: Наука. Ленинград, отд.-ние, 1976. 788 с.).
- Tzvelev N. N.** 1991. On the genomic criterion of genera in higher plants. *Bot. Zhurn.* 76(5): 669–676. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн., 1991. Т. 76, № 5. С. 669–676).
- Tzvelev N. N.** 1992. Hybridization as one of the factors for increasing biological diversity and a genomic criterion for genera in higher plants. In: *Biological diversity: approaches to study and conservation*. St. Petersburg: ZIN. Pp. 193–201. [In Russian] (**Цвелев 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.: ЗИН, 1992. С. 193–201).
- Tzvelev N. N.** 1995. Vid kak odin iz taksonov [Species as one of the taxa]. *Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.]* 100, 5: 62–68. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** Вид как один из таксонов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1995. Т. 100, вып. 5. С. 62–68.)
- Udall J. A., Long E., Ramaraj T., Conover J. L., Yuan D., Grover C. E., Gong L., Arick M. A., Masonbrink R. E., Peterson D. G., Wendel J. F.** 2019. The genome sequence of *Gossypioides kirkii* illustrates a descending dysploidy in plants. *Front. Plant Sci.* 10: 1541. DOI: 10.3389/fpls.2019.01541
- Urquiaga M. C. D. O., Thiebaut F., Hemery A. S., Ferreira P. C. G.** 2021. From trash to luxury: the potential role of plant LncRNA in DNA methylation during abiotic stress. *Front. Plant Sci.* 11: 603246. DOI: 10.3389/fpls.2020.603246
- Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K.** 2017. The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Rev. Genet.* 18: 411–424. DOI: 10.1038/nrg.2017.26
- Vavilov N. I.** 1922. The law of homologous series in variation. *J. Genet.* 12(1): 47–89.
- Villa S., Montagna M., Pierce S.** 2022. Endemism in recently diverged angiosperms is associated with polyploidy. *Plant Ecol.* 223: 479–492. DOI: 10.1007/s11258-022-01223-y
- Vollger M. R., Guitart X., Dishuck P. C., Mercuri L., Harvey W. T., Gershman A., Diekhans M., Sulovari A., Munson K. M., Lewis A. P., Hoekzema K.** 2022. Segmental duplications and their variation in a complete human genome. *Science* 376(6588): p.eabj6965. DOI: 10.1126/science.abj6965
- Vosa C. G.** 1979. Heterochromatic banding patterns in the chromosomes of *Brimeura* (Liliaceae). *Pl. Syst. Evol.* 132: 141–148. DOI: 10.1007/BF00983088
- Wang J., Yu J., Sun P., Li Y., Xia R., Liu Y. et al.** 2016. Comparative genomics analysis of rice and pineapple contributes to understand the chromosome number reduction and genomic changes in grasses. *Front. Genet.* 7: 174. DOI: 10.3389/fgene.2016.00174
- Wang R. R. C., Lu B.** 2014. Biosystematics and evolutionary relationships of perennial *Triticaceae* species revealed by genomic analyses. *J. Syst. Evol.* 52(6): 697–705. DOI: 10.1111/jse.12084
- Wang R. R. C., Von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M.** 1994. Genome symbols in the *Triticaceae* (Poaceae). In: R. R. C. Wang (ed.). *2nd International Triticaceae Symposium*. Logan, Utah: Herbarium Publication. Pp. 29–34.
- Wang X., Morton J. A., Pellicer J., Leitch I. J., Leitch A. R.** 2021. Genome downsizing after polyploidy: mechanisms, rates and selection pressures. *The Plant J.* 107(4): 1003–1015. DOI: 10.1111/tpj.15363
- Wang W., Zheng H., Fan C., Li J., Shi J., Cai Z., Zhang G., Liu D., Zhang J., Vang S., Lu Z.** 2006. High rate of chimeric gene origination by retroposition in plant genomes. *The Plant Cell* 18(8): 1791–1802. DOI: 10.1105/tpc.106.041905
- Wei H., Liu J., Guo Q., Pan L., Chai S., Cheng Y., Ruan M., Ye Q., Wang R., Yao Z., Zhou G.** 2020. Genomic organization and comparative phylogenetic analysis of NBS-LRR resistance gene family in *Solanum pimpinellifolium* and *Arabidopsis thaliana*. *Evolutionary Bioinformatics* 16, p.1176934320911055. DOI: 10.1177/1176934320911055
- Weng R. f.** 1989. Cytological observations on nine species of *Dryopteris* in China. In: D. Hong (ed.). *Plant Chromosome Research*. Pp. 345–348.
- Winkler H.** 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeitschr. F. Bot.* 8: 417– 531.
- Winterfeld G., Schneider J., Perner K., Röser M.** 2014. Polyploidy and hybridization as main factors of speciation: complex reticulate evolution within the grass genus *Helictochloa*. *Cytogenet. Genome Res.* 142(3): 204–225. DOI: 10.1159/000361002
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S., Mayrose I., Greenspoon P. B., Rieseberg L. H.** 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc. Natl Acad. Sci.* 106(33): 13875–13879. DOI: 10.1073/pnas.0811575106

- Wu F., Shi X., Lin X., Liu Y., Chong K., Theisen G., Meng Z. 2017. The ABC s of flower development: mutational analysis of AP 1/FUL-like genes in rice provides evidence for a homeotic (A)-function in grasses. *The Plant J.* 89(2): 310–324. DOI: 10.1111/tj.13386
- Wu L., Liu S., Qi H., Cai H., Xu M. 2020. Research progress on plant long non-coding RNA. *Plants.* 9(4): 408. DOI: 10.3390/plants9040408
- Xiong Z., Gaeta R. T., Pires J. C. 2011. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus*. *Proc. Natl Acad. Sci.* 108(19): 7908–7913. DOI: 10.1073/pnas.1014138108
- Yang C. R., Baum B. R., Chen W. H., Zhang H. Q., Liu X. Y., Fan X., Sha L. N., Kang H. Y., Wang Y., Zhou Y. H. 2016. Genomic constitution and taxonomy of the Chinese hexaploids *Elymus cylindricus* and *E. breviaristatus* (Poaceae: Triticeae). *Bot. J. Linn. Soc.* 182(3): 650–657. DOI: 10.1111/boj.12469
- Yang S., Gu T., Pan C., Feng Z., Ding J., Hang Y., Chen J. Q., Tian D. 2008. Genetic variation of NBS-LRR class resistance genes in rice lines. *Theor. Appl. Genet.* 116(2): 165–177. DOI: 10.1007/s00122-007-0656-4
- Yao C., Yan H., Zhang X., Wang R. 2017. A database for orphan genes in Poaceae. *Exp. Therapeutic Medicine* 14(4): 2917–2924. DOI: 10.3892/etm.2017.4918
- Yen C., Yang J.-L., Yen Y. 2005. Hitoshi Kihara, Áskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* 43(1): 82–93. URL: <https://www.jse.ac.cn/EN/Y2005/V43/I1/82>
- Yoo M. J., Szadkowski E., Wendel J. F. 2013. Homoeolog expression bias and expression level dominance in allopolyploid cotton. *Heredity* 110(2): 171–180. DOI: 10.1038/hdy.2012.94
- Yu J., Tehrim S., Zhang F., Tong C., Huang J., Cheng X., Dong C., Zhou Y., Qin R., Hua W., Liu S. 2014. Genome-wide comparative analysis of NBS-encoding genes between *Brassica* species and *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics* 15(1): 1–18. DOI: 10.1186/1471-2164-15-3
- Yu J., Wang J., Lin W., Li S., Li H., Zhou J., Ni P., Dong W., Hu S., Zeng C., Zhang J. 2005. The genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. *PLoS Biology.* 3(2): p. e38. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030038
- Yuan D., He X., Han X., Yang C., Liu F., Zhang S., Luan H., Li R., He J., Duan X., Wang D. 2021. Comprehensive review and evaluation of computational methods for identifying FLT3-internal tandem duplication in acute myeloid leukaemia. *Briefings in Bioinformatic* 22(5): p.bbab099. DOI: 10.1093/bib/bbab099
- Zelenin A. V., Rodionov A. V., Bolsheva N. L., Badaeva E. D., Muravenko O. V. 2016. Genome: origins and evolution of the term. *Molecular Biology* 50(4): 542–550. DOI: 10.1134/S0026893316040178
- Zhan S. H., Otto S. P., Barker M. S. 2021. Broad variation in rates of polyploidy and dysploidy across flowering plants is correlated with lineage diversification. *bioRxiv*. DOI: 10.1101/2021.03.30.436382; this version posted March 31, 2021.
- Zhang A., Li N., Gong L., Gou X., Wang B., Deng X. et al. 2017. Global analysis of gene expression in response to whole-chromosome aneuploidy in hexaploid wheat. *Plant Physiol.* 175(2): 828–847. DOI: 10.1104/pp.17.00819
- Zhang J., Fu X.-X., Li R.-Q., Zhao X., Liu Y., Li M.-H., Zwaenepoel A., Ma H., Goffinet B., Guan Y. L., et al. 2020. The hornwort genome and early land plant evolution. *Nature Plants* 6(2): 107–118. DOI: 10.1038/s41477-019-0588-4
- Zhang L., Zhu X., Zhao Y., Guo J., Zhang T., Huang W., Huang J., Hu Y., Huang C. H., Ma H. 2022. Phylotranscriptomics resolves the phylogeny of *Pooideae* and uncovers factors for their adaptive evolution. *Molec. Biol. Evol.* 39(2): msac026. DOI: 10.1093/molbev/msac026
- Zhang M., Liu X. K., Fan W., Yan D. F., Zhong N. S., Gao J. Y., Zhang W. J. 2018. Transcriptome analysis reveals hybridization-induced genome shock in an interspecific F1 hybrid from *Camellia*. *Genome* 61(7): 477–485. DOI: 10.1139/gen-2017-0105
- Zhao Z., Zang S., Zou W., Pan Y. B., Yao W., You C., Que Y. 2022. Long non-coding RNAs: new players in plants. *Int. J. Molec. Sci.* 23(16): 9301. DOI: 0.3390/ijms23169301
- Zhong Y., Liu Y., Wu W., Chen J., Sun C., Liu H., Shu J., Ebihara A., Yan Y., Zhou R., Schneider H. 2022. Genomic insights into genetic diploidization in the homosporous fern *Adiantum nelumboides*. *Genome Biol. Evol.* 14(8): evac127. DOI: 10.1093/gbe/evac127
- Zhou M., Xu C., Shen L., Xiang W., Tang D. 2017. Evolution of genome sizes in Chinese *Bambusoideae* (Poaceae) in relation to karyotype. *Trees* 31(1): 41–48. DOI: 10.1007/s00468-016-1453-y
- Zhou Y., Zhang C., Zhang L., Ye Q., Liu N., Wang M., Long G., Fan W., Long M., Wing R. A. 2022. Gene fusion as an important mechanism to generate new genes in the genus *Oryza*. *Genome Biol.* 23: 130. DOI: 10.1186/s13059-022-02696-w
- Zhuravleva G. A. 2015. The birth and death of genes. *Genetika* 51(1): 14–27. [In Russian] (Журавлева Г. А. Рождение и смерть генов // Генетика, 2015. Т. 51, № 1. С. 14–27).