

Генетические механизмы прогрессивной эволюции и видообразования у растений: мультипликация генов как способ адекватного и наследуемого ответа генома на действие факторов внешней среды

Genetic mechanisms of progressive evolution and speciation in plants: Gene multiplication as a way of an adequate response of the genome to the action of environmental factors

Родионов А. В.

Rodionov A. V.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: avrodionov@mail.ru
Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia*

Реферат. Одним из механизмов, непосредственно связанных с прогрессивной эволюцией растений, могут быть дубликации генов. Паралогичные и ортологичные копии генов появляются в геноме в результате полногеномных дубликаций (WGD), а также после сегментных и тандемных дубликаций и в результате ретропозиций. Доля дублицированных протеин-кодирующих генов в геномах растений высока (в среднем 64 %), но она в разы меньше, чем можно было бы ожидать, если бы все гены, дублицированные в ходе повторяющихся актов WGD, в геноме сохранялись. Однако оказалось, что все геномы растений в той или иной степени утратили большую часть дублицированных генов и транспозонов. Из-за необходимости соблюдать дозу гена для дублицированных генов, возникших в результате WGD, действует правило: гены, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, сохраняются, а гены, следующие правилу: «один ген – один фермент», предпочитают моногенное существование. Напротив, если дублицированные копии генов появились в геноме в результате тандемной или сегментной дубликации, то в первую очередь по той же причине утрачиваются «лишние» копии генов компонентов гетеромерных комплексов. Роль тандемных дубликаций в эволюции растений, по-видимому, состоит прежде всего в том, что посредством их корректируются результаты того новообразованного расклада аллелей, который остается в геноме, прошедшем через стохастические процессы вторичной диплоидизации и фракционирования геномов неополплоидов, через процессы, непредсказуемым образом изменившие генофонд родительских видов, когда-то стабилизированный длительным отбором на адекватность тогда актуальным факторам внешней среды.

Ключевые слова. Полиплоидия, тандемные дубликации генов, эволюция растений, WGD.

Summary. One of the mechanisms related to the progressive evolution of plants probably is gene duplications. Paralogous and orthologous gene copies can appear in the genome either as a result of whole genome duplication (WGD), or after segmental or tandem duplications. The proportion of duplicated genes among the protein-coding genes in plant genomes is high (64 % on average), but it is several times less than would be expected if all genes duplicated during WGD were preserved – all plant genomes in that or otherwise lost some of the duplicated genes and transposons. Due to the need to respect the gene dose, for duplicated genes resulting from WGD, the rule applies: genes whose products work as part of multiprotein complexes are preserved, genes following the rule “one gene – one enzyme” prefer a monogenic existence. On the contrary, if duplicated copies of genes appeared in the genome as a result of tandem or segmental duplication, then in the first place, for the same reason, “extra” copies of the genes of the components of heteromeric complexes are lost. The role of tandem duplications in plant evolution, apparently, consists primarily in the fact that they correct the results of the distribution of alleles that remains in the genome of a polyploid or diploid as a result of processes of secondary diploidization and fractionation of neopolyploid genomes, stochastic changes in the set of alleles in comparison with stabilized (passed a long selection).

Key words. Plant evolution, polyploids, tandem duplications, WGD.

Внутривидовая изменчивость, видообразование и прогрессивная эволюция – это лишь разные стадии единого процесса адаптивной радиации или принципиально разные, различающиеся по механизмам и значению явления на пути изменений биоты с течением геологического времени? Вопрос

этот обсуждается без малого сто лет. В свое время А. Н. Северцов предложил различать ароморфозы – прогрессивные эволюционные изменения, повышающие уровень организации организма, и идиоадаптации – малозначимые эволюционные изменения, связанные с мелкими приспособлениями к конкретным условиям окружающей среды (Северцов, 1939; Толмачев, 1951). Ю. А. Филипченко (1929: 260) писал, что в первой трети XX века «генетика установила сущность мутаций и комбинаций генов, безусловно, приподняла завесу над эволюцией биотипов, жордановых и линнеонов. Однако кроме этой, так сказать, микроэволюции, существует эволюция более крупных систематических групп, своего рода макроэволюция, и она-то, безусловно, лежит вне поля зрения генетики, хотя и наиболее интересна для эволюционной теории».

Ученик Ю. А. Филипченко, Ф. Г. Добржанский, напротив, считал, что микро- и макроэволюционные изменения лишь отражают разные состояния в динамическом процессе изменений, что различия между ними лишь количественные (Dobzhansky, 1970: 429).

Причину радикально разных оценок роли микроэволюционных вариаций в процессах макроэволюции, их отношения к закономерностям филогенеза и «законам эволюции» А. С. Раутиан видит в том, что только микроэволюционные вариации доступны наблюдению и экспериментальному исследованию, в то время как «длительные даже в геологическом масштабе процессы макроэволюции недоступны непосредственному наблюдению и, тем более, экспериментальному вмешательству» (Раутиан, 2006: 20). В мире животных события, связанные с появлением новых видов, не говоря уже о надвидовых таксонах, действительно скрыты во тьме миллионов лет. Однако в мире растений случаи скачкообразного видообразования известны (Dobzhansky, 1970: 389). Вспомним новообразовавшийся в Англии в 1880-х годах вид *Spartina anglica* (Ainouche et al., 2004), возникший в Уэльсе в первом десятилетии XX века *Senecio eboracensis* (Abbott, Lowe, 2004), в начале 1940-х в США появились новые тетраплоидные виды *Tragopogon mirus* и *T. miscellus* (Novak et al., 1991), в Уэльсе и Шотландии независимо после Второй мировой войны возник *Senecio cambrensis* (Abbott, Lowe, 2004), наконец, в конце XX века в Швейцарии появился *Cardamine schulzii* (Urbanska et al., 1997). В этом ряду нелишним будет вспомнить новый «рукотворный» род \times *Raphanobrassica* (Karpechenko, 1928). В сочетании с принципиально новыми возможностями реконструкции путей и механизмов эволюции геномов, появившимися с внедрением в практику дешевых и эффективных способов полногеномного секвенирования и разработкой методов биоинформатики, эта особенность растений дает в руки биологов инструмент исследования генетических механизмов макроэволюционных процессов.

Механизмом, непосредственно связанным с прогрессивной эволюцией, могут быть дубликации генов. Одними из первых на это обратили внимание А. С. Серебровский (1938; 1939 – цит. по Серебровский, 1973) и S. G. Stephens (1951), предполагавшие, что новые гены (неогены) могут возникать из дублицированных генов. Гипотеза о роли дубликации генов в прогрессивной эволюции получила широкую известность после выхода в 1970 году книги S. Ohno «Evolution by gene duplication» (Ohno, 1970); в русском переводе книга называлась «Генетические механизмы прогрессивной эволюции» (Оно, 1973). Приведем яркую фразу из авторского примечания к книге С. Оно, квинтэссенцию его основной идеи: «Творческий гений человека расцветает только тогда, когда его сознание освобождается от беспоконного груза повседневных забот и он может позволить себе размышлять о вещах, казалось бы, совершенно бесполезных. Примерно то же самое можно сказать и об эволюции: “естественный отбор только модифицирует те или иные свойства, тогда как избыточность творит новые”» (Оно, 1973: 11).

Выявить в геноме гены, имеющие общее происхождение и возникшие в результате дубликации, можно путем сравнительного анализа геномов. При этом важно различать несколько типов дублицированных генов разного происхождения: *ортологи* – гены, происходящие от одного предкового гена, бывшего в геноме последнего общего предка носителей сравниваемых геномов; *паралоги* – гомологичные друг другу гены, возникшие в результате дубликации, имевшей место в этом геноме или у непосредственных предков этого генома (Koonin, 2005). В некоторых случаях, но не в рамках темы нашего доклада, необходимо различать *псевдоортологи*, *псевдопаралоги* и *ксенологи* (см.: Koonin, 2005). Паралогичные и ортологичные копии генов могут появиться в геноме в результате полногеномной дубликации (WGD), причем как после автополиплоидизации генома гомоплоида, так и как результат аллополиплоидизации, а также после сегментных и tandemных дубликаций (Koonin, 2005; Родионов, 2022, 2023). Геномы животных и растений существенно различаются по числу повторенных генов в их составе. В филогенетической ветви, ведущей к человеку, насколько известно, имели место только два

акта полногеномной дупликации (WGD), причем последний около 450 млн лет назад (Sacredot et al., 2018). В геноме человека 19 714 протеин-кодирующих генов (Lopes et al., 2021) – заметно меньше, чем в геноме одноклеточной водоросли *Chara braunii*, в 14 хромосомах которой нет следов WGD, но в наличии 23 546 протеин-кодирующих генов (Nishiyama et al., 2018). Если предок современных многоклеточных растений имел геном, близкий по составу к геному водоросли *Mesotaenium endlicherianum*, где нет следов WGD (11 080 генов) – а это вид класса Zygnematomphyceae, наиболее близкая к Embryophyta ветвь на филогенетическом древе, сестринская многоклеточным наземным растениям (Cheng et al., 2019) – то, по расчетам Z. Liang и J. C. Schnabke (2018), после серии WGD в ядрах соматических клеток каждый геном (каждый ген) должен был быть представлен у *Hordeum* или *Zingieria* 32 раза, в геноме кукурузы – 64 раза, мягкой пшеницы – 96 раз, ананаса *Ananas comosus* – 128 раз, у яблони *Malus domestica* – 24 раза, у *Brassica oleracea* и *B. rapa* – 144 раза. Действительно, в геномах растений большое число генов представлено несколькими копиями: у сои *Glycine max* частота паралогов достигает примерно 75 %, у *Arabidopsis thaliana* – 47–63 %. В среднем 64,5 % генов в геномах растений являются паралогичными, и этот показатель варьирует от 45,5 % у мха *Physcomitrella patens* до 84,4 % у яблони *Malus domestica* (Panchy et al., 1916). Таким образом, доля дублицированных генов в геномах растений высока, но она в разы меньше, чем можно было бы ожидать, если бы все гены, дублицированные в ходе WGD, в геноме сохранялись. Следовательно, геномы всех растений в той или иной степени утратили значительную часть дублицированных генов и транспозонов. Это явление называется «фракционированием генома» (Mandakova, Lysak, 2018; Родионов, 2022). Фракционирование генома может идти равномерно, затрагивая все субгеномы полиплоида, как это имеет место, например, у *Triticum aestivum*, рапса *Brassica napus*, хлопка *Gossipium hirsutum*. В других случаях в большей степени теряются гены одного из родительских субгеномов, а гены второго родителя остаются и работают (Родионов, 2022).

Какие гены будут утрачены в ходе фракционирования генома, а какие сохранят дублицированные копии, зависит от того, каким образом возникли в геноме эти конкретные мультиплицированные копии протеин-кодирующего гена и как работает протеин – продукт этого гена. Из-за необходимости соблюдать дозу гена для дублицированных генов, возникших в результате WGD, действует правило: гены, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, сохраняются, гены гомопротеиновых комплексов и гены, следующие правилу: «один ген – один фермент», предпочитают моногенное существование. Напротив, если дублицированные копии генов появились в геноме в результате тандемной или сегментной дупликации, то в первую очередь, по той же причине утрачиваются «лишние» копии генов компонентов гетеромерных комплексов (Freeling, 2009; Родионов, 2022).

В соответствии с предположениями А. С. Серебровского и С. Оно, дублицированные в результате WGD, тандемной или сегментной дупликации, или появившиеся как ретрокопии, копии генов могут превращаться в новые гены (нео-гены). Новые гены могут быть образованы из дублицированных копий предковых генов с помощью различных механизмов:

- (А) После дупликации одна копия окажется под ослабленным отбором и постепенно начнет экспрессироваться в других тканях, приобретет новые функции.
- (Б) Слияние генов. Новый ген может возникнуть после слияния в результате незаконного кроссинговера или транслокации, объединившей фрагменты двух разных копий генов.
- (С) Деление гена – последовательности, кодирующие разные функциональные домены одного белка, могут разделиться, встать под новые промоторы и превратиться в два новых гена.
- (Д) Встроенные в геном ретрокопии генов могут попасть под влияние новых промоторов и энхансеров, приобрести новые интроны, изменить тканеспецифичность своей работы и обрести новые функции.

Благодаря вышеперечисленным механизмам в геноме растений появились семейства генов, подобные семейству генов MATE (multidrug and toxic compound extrusion transporters) (Omote et al., 2006; Nimmy et al., 2022) и генам семейства ARF (факторы ответа на ауксин) (Xing et al., 2011). Продукты генов MATE являются транспортерами множественных гетерогенных цитотоксических соединений, действующие с использованием градиентов либо протонов (H⁺), либо ионов натрия (Na⁺). В геноме животных гены MATE представлены единичными копиями, а в геноме растений эти гены, когда-то уникальные, мультиплицированы – произошли от общего предкового гена, подвергнувшегося генной дупликации (Omote et al., 2006). У красных водорослей в геноме 4 гена MATE, у многоклеточных наземных растений их от 15 (дифференцированы на 3 разные субгруппы), у *Marchantia polymorpha* до 153

(14 субгрупп), у *Eruca vesicaria* (эрука посевная, Brassicaceae) и 116 (15 субгрупп) у *Glycine max* (Nimmy et al., 2022). Функции у MATE-белков разных субгрупп разные: некоторые из них обеспечивают транспорт ксенобиотиков и первичных, и специализированных метаболитов, фитогормонов, другие играют важную роль в детоксикации, устойчивости к болезням, гомеостазе железа и толерантности к алюминию (Omote et al., 2006; Nimmy et al., 2022). Примерно 74 % множественных копий генов MATE в геномах растений – это копии, появившиеся после WGD, остальные – результат tandemных дупликаций и, возможно, ретропозиций (Nimmy et al., 2022).

В геномах злаков и геноме *Arabidopsis* более 20 генов семейства генов ответа на ауксин (ARF-генов) (Xing et al., 2011). Неоднократные события WGD, которые происходили у предков семенных растений, у покрытосеменных, в линии «коровых» двудольных и у злаков, способствовали экспансии генов ARF, что сопровождалось диверсификацией тканеспецифичности и уровня транскрипции, а также структурной реорганизацией доменной структуры белковой молекулы разных генов ARF (Gao et al., 2020).

Одно из крупнейших семейств генов в геномах растений – кластеры генов, кодирующих белки семейства NBS-LRR. Эти белки функционируют как внутриклеточные иммунные рецепторы, которые прямо или косвенно распознают специфические эффекторы патогенов. В геноме томата *Solanum pimpinellifolium* эти гены повторены 245 раз, в геноме *Arabidopsis thaliana* – 149 раз, в геноме винограда – 459, а в геноме тополя – 330 раз (McHale et al., 2006; Shao et al., 2019). Эти гены разнообразны: на N-конце NBS-LRR-белков у растений обнаружены домены трех разных типов: 1) Toll/рецептор интерлейкина-1 (TIR); 2) спиральная спираль (CC) и 3) «устойчивость к мучнистой росе» 8 (RPW8). Соответственно различают гены TIR-NBS-LRR (TNL), CC-NBS-LRR (CNL) и RPW8-NBSLRR (RNL). Белки TNL и CNL ответственны за распознавание специфических патогенов, тогда как белки RNL служат помощниками в последующей передаче защитного сигнала. Все они возникли в результате tandemных дупликаций одного гена еще у общего предка Charophyta и Chlorophyta, дублированные копии затем дивергировали и приобрели новые домены, новые функции (Shao et al., 2019).

Одна из причин появления в геноме мультиплицированных копий какого-либо гена состоит в том, что таков прямой и непосредственный ответ организма на присутствие в среде селекционирующего агента. Ярким примером такого ответа является реорганизация генома *Amaranthus palmeri*, обработанного гербицидом глифосфатом, который убивает растение, подавляя синтез фермента 5-енолпирувил-шикимат-3-фосфат-синтазы (EPSPS). Один из механизмов защиты от этого гербицида – tandemная мультипликация и амплификация с образованием внехромосомных кольцевых молекул гена EPSPS, число копий которого в геноме вырастает в 40–100 и более раз. Амплифицированные внехромосомные копии гена неравномерно распределяются по дочерним клеткам в митозе и мейозе, «прилипают» к расходящимся в дочерние клетки хромосомам; те из них, кому это не удалось, попадают в микроядра и элиминируются (Koo et al., 2018). Неравномерное распределение по дочерним клеткам амплифицированных копий гена – важный адаптивный механизм, обеспечивающий высокий полиморфизм клеточной популяции по числу копий гена и, следовательно, уровню устойчивости к селекционирующему агенту. В условиях жесткой селекции преимущество получают клетки с большим числом копий гена-защитника или гена-мишени; напротив, в среде без селекционирующего агента преимущество оказывается у клеток, где меньше этих амплифицированных генов (Koo et al., 2018). Вероятно, на сегодняшний день это лучший пример наследования в ряду поколений благоприобретенных признаков.

Большинство tandemных дупликаций, выявляемых в геномах растений, являются относительно новыми копиями, и, следовательно, маловероятно, что они развили новые функции или паттерны тканеспецифичной экспрессии (Xu et al., 2020). Более вероятно, что так же, как в примере с амарантом, они повышают вероятность выживания и размножения носителя за счет увеличения числа транскриптов жизненно важного гена. Одним из примеров подобного рода является найденное у разных видов растений, устойчивых к длительному обезвоживанию, tandemное дублирование генов ранних индуцированных светом белков (ELIP) (Van Buren et al., 2019). Закономерное увеличение числа копий генов ELIP за счет tandemных дупликаций конвергентно возникло во всех восьми секвенированных геномах растений, способных «воскресать» после длительного обезвоживания. В то время как в геномах бб, чувствительных к высыханию видов наземных растений, имеется в среднем 3,1 гена ELIP на геном, восемь устойчивых к высыханию видов имеют в среднем 20,7 генов ELIP на геном, и эти гены возникли в результате независимых актов tandemных дупликаций (Van Buren et al., 2019).

Роль тандемных дупликаций в эволюции растений, по-видимому, состоит прежде всего в том, что их посредством корректируются результаты того расклада аллелей, который остается в геноме полиплоида или диплоида в результате процессов вторичной диплоидизации и фракционирования геномов неополплоидов, стохастических изменений набора аллелей в сравнении со стабилизированным (прошедшим длительный отбор) генофондом предковых видов. Имеющиеся факты заставляют признать, что существует явление геномного гомеостаза – способности генома поддерживать оптимальное для вида в данных конкретных условиях число копий (паралогов) виталей – необходимых для жизни генов.

Благодарности. Работа выполнена по госзаданию 122011800672-6.

ЛИТЕРАТУРА

- Оно С.** Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
- Раутиан А. С.** Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А. Ю. Розанова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – С. 20–38.
- Родионов А. В.** Тандемные дупликации генов, эуплоидия и вторичная диплоидизация–генетические механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений // *Turczaninowia*, 2022. – Т. 25, № 4. – С. 87–121. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.4.12
- Родионов А. В.** Эуплоидия как способ видообразования у растений // *Генетика*, 1923. – Т. 59, №5. – С. 493–506.
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН, 1939. – 610 с.
- Серебровский А. С.** Гены *scute* и *achaete* у *Drosophila melanogaster* и гипотеза их дивергенции // Докл. АН СССР, 1938. – Т. 19. – С. 77–81.
- Серебровский А. С.** Некоторые проблемы органической эволюции. – М.: Наука, 1973. – 168 с.
- Толмачев А. И.** О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений // Бот. журн., 1951. – Т. 36, № 3. – С. 225–230.
- Филитченко Ю. А.** Изменчивость и методы ее изучения. Издание 4-е. – М., Л.: Государственное изд-во, 1929. – 275 с.
- Abbott R. J., Lowe A. J.** Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles // *Biol. J. Linn. Soc.*, 2004. – Vol. 82. – P. 467–474.
- Ainouche M. L., Baumel A., Salmon A.** *Spartina anglica* C. E. Hubbard: a natural model system for studying early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes // *Biol. J. Linn. Soc.*, 2004. – Vol. 82. – P. 475–484.
- Cheng S., Xian W., Fu Y., Marin B., Keller J., Wu T., Sun W., Li X., Xu Y., Zhang Y., Wittek S.** Genomes of subaerial Zygnematomycetes provide insights into land plant evolution // *Cell*, 2019. – Vol. 179. – P. 1057–1067.
- Dobzhansky T.** *Genetics of the Evolutionary Process*. – N.Y., London: Columbia University Press, 1970. – 505 p.
- Freeling M.** Bias in plant gene content following different sorts of duplication: tandem, whole-genome, segmental, or by transposition // *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2009. – Vol. 60. – P. 433–453.
- Gao B., Wang L., Oliver M., Chen M., Zhang J.** Phylogenomic synteny network analyses reveal ancestral transpositions of auxin response factor genes in plants // *Plant Methods*, 2020. – Vol. 16. – P. 1–13.
- Karpechenko G. D.** Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L.: (On the problem of experimental species formation) // *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, 1928. – Vol. 48, № 1. – S. 1–85.
- Koo D. H., Molin W. T., Saski C. A., Jiang J., Putta K., Jugulam M., Friebe B., Gill B. S.** Extrachromosomal circular DNA-based amplification and transmission of herbicide resistance in crop weed *Amaranthus palmeri* // *Proc. Natl Acad. Sci.*, 2018. – Vol. 115. – P. 3332–3337. DOI: 10.1073/pnas.1719354115
- Koonin E. V.** Orthologs, paralogs, and evolutionary genomics // *Annu. Rev. Genet.*, 2005. – Vol. 39. – P. 309–338.
- Liang Z., Schnable J. C.** Functional divergence between subgenomes and gene pairs after whole genome duplications // *Molecular Plant*, 2018. – Vol. 11. – P. 388–397.
- Lopes I., Altab G., Raina P., De Magalhaes J. P.** Gene size matters: an analysis of gene length in the human genome // *Front. Genet.*, 2021. – Vol. 12. – P. 559998. DOI: 10.3389/fgene.2021.559998
- Mandakova T., Lysak M. A.** Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes // *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2018. – Vol. 42. – P. 55–65. DOI: 10.1016/j.pbi.2018.03.001
- McHale L., Tan X., Koehl P., Michelmores R. W.** Plant NBS-LRR proteins: adaptable guards // *Genome Biology*, 2006. – Vol. 7. – P. 1–11.
- Nimmy M. S., Kumar V., Suthanthiram B., Subbaraya U., Nagar R., Bharadwaj C., Jain P. K., Krishnamurthy P.** A systematic phylogenomic classification of the Multidrug and Toxic Compound Extrusion Transporter gene family in plants // *Frontiers Plant Sci.*, 2022. – Vol. 13. – P. 774885. doi: 10.3389/fpls.2022.774885
- Nishiyama T., Sakayama H., De Vries J., Buschmann H., Saint-Marcoux D., Ullrich K. K., Haas F. B., Vanderstraeten L., Becker D., Lang D., Vosolobě S.** The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization // *Cell*, 2018. – Vol. 174. – P. 448–464. DOI: 10.1016/j.cell.2018.06.033

Novak S. J., Soltis D. E., Soltis P. S. Ownbey's *Tragopogons*: 40 years later // *Amer. J. Botany*, 1991. – Vol. 78. – P. 1586–600.

Ohno S. Evolution by gene duplications. – Berlin; New York: Springer-Verlag, 1970. – 129 p.

Omote H., Hiasa M., Matsumoto T., Otsuka M., Moriyama Y. The MATE proteins as fundamental transporters of metabolic and xenobiotic organic cations // *Trends Pharmacol. Sci.*, 2006. – Vol. 27. – P. 587–593. DOI: 10.1016/j.tips.2006.09.001

Panchy N., Lehti-Shiu M., Shiu S. H. Evolution of gene duplication in plants // *Plant Physiology*, 2016. – Vol. 171. – P. 2294–2316.

Sacerdot C., Louis A., Bon C., Berthelot C., Roest Crolius H. Chromosome evolution at the origin of the ancestral vertebrate genome // *Genome Biol.*, 2018. – Vol. 19. – P. 1–15. DOI: 10.1186/s13059-018-1559-1

Shao Z. Q., Xue J. Y., Wang Q., Wang B., Chen J. Q. Revisiting the origin of plant NBS-LRR genes // *Trends in Plant Sci.* 2019. – Vol. 24. – P. 9–12.

Stephens S. G. Possible significance of duplication in evolution // *Adv. Genet.*, 1951. – Vol. 4. – P. 247–265.

Urbanska K. M., Hurka H., Landolt E., Neuffer B., Mummenhoff K. Hybridization and evolution in *Cardamine* (Brassicaceae) at Urnerboden, central Switzerland: biosystematic and molecular evidence // *Plant Syst. Evol.*, 1997. – Vol. 204. – P. 233–256.

Van Buren R., Pardo J., Man Wai C., Evans S., Bartels D. Massive tandem proliferation of ELIPs supports convergent evolution of desiccation tolerance across land plants // *Plant Physiology*, 2019. – Vol. 179. – P. 1040–1049.

Xing H., Pudake R.N., Guo G., Xing G., Hu Z., Zhang Y., Sun Q., Ni Z. Genome-wide identification and expression profiling of auxin response factor (ARF) gene family in maize // *BMC Genomics*, 2011. – Vol. 12. – P. 1–13.

Xu S., Wang J., Guo Z., He Z., Shi S. Genomic convergence in the adaptation to extreme environments // *Plant Communications*, 2020. – Vol. 1. – P. 100117.