

Особенности видообразования у цветковых растений с точки зрения эволюционной геномики

Features of speciation in flowering plants from the point of view of evolutionary genomics

Родионов А. В., Шнеер В. С.

Rodionov A. V., Shneyer V. S.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия.
E-mail: avrodionov@mail.ru, shneyer@rambler.ru
Komarov Botanical Institute, Saint-Peterburg, Russia*

Реферат. Одна из проблем ботаники, которой уделял большое внимание Р. В. Камелин, касалась особенностей видообразования у цветковых растений. Он подчеркивал, что, в отличие от мира животных, единицами эволюционного процесса у растений являются не только виды, но и длительно сосуществующие популяции нескольких разных видов, представители которых более или менее регулярно скрещиваются между собой, вплоть до сложных облигатных сингамеонов, объединяющих все виды рода или даже виды разных родов. Полногеномное секвенирование геномов цветковых растений показало, что устоявшиеся представления о полиплоидных геномах как простом сочетании групп сцепления/разнообразных аллелей, полученных от родительских видов, лишь изредка изменяемых межгеномными транслокациями, далеки от реальности. Складывается впечатление, что на коротких отрезках эволюционного пути сопровождаемая полногеномной дупликацией межвидовая гибридизация, легко формируя новые, репродуктивно изолированные от диплоидных предков полиплоидные виды (подчеркнем – новые виды), ничего принципиально нового не создает, что фенотипические последствия вновь появившихся рецессивных мутаций не могут быть тестированы естественным отбором, так как они забуферены доминантными аллелями гена в полиплоидном геноме. Напротив, можно видеть, что в долговременной перспективе, часто через миллионы лет после WGD, геном полиплоидов вторично диплоидизируется, носители вторично диплоидизированных геномов – потомки полиплоидов (палеополиплоиды), получают шанс вступить в состояние «взрывного» видообразования (диверсификации) и дать начало новым крупным надвидовым таксонам.

Ключевые слова. Аллополиплоидия, межвидовая гибридизация, полиплоидия, WGD.

Summary. According to professor Rudolf V. Kamelin, the units of the evolutionary process in plants, in contrast to the animal world, are not only species, but also long-term coexisting populations of several different species, whose plants more or less regularly interbreed, up to complex obligate syngameons that unite all species of a genus or even species of different genera. Whole-genome sequencing of flowering plants genomes has shown that established ideas about polyploid genomes as simple combinations of linkage groups/various alleles obtained from parental species, only occasionally modified by intergenomic translocations, are far from reality. One gets the impression that on short segments of the evolutionary path, interspecific hybridization accompanied by whole-genome duplication, easily forming new, reproductively isolated from diploid ancestors polyploid species (we emphasize – new species), does not create anything fundamentally new, that phenotypic consequences of newly appeared recessive mutations can not be tested by natural selection as they are buffered by dominant allele(s) in the polyploid genome. On the contrary, it can be seen that in the long term, often millions of years after WGD, the genome of polyploids is secondarily diploidized, the carriers of the secondarily diploidized genomes, – the descendants of polyploids (paleopolyploids), get a chance to enter a state of “explosive” speciation (diversification) and give rise to new large supraspecific taxa.

Key words. Allopolyploidy, interspecific hybridization, polyploidy, WGD.

Одна из проблем ботаники, которой уделял большое внимание Р. В. Камелин, касалась особенностей видообразования у цветковых растений. Этой проблеме он посвятил специальную главу в изданных в Барнауле «Лекциях по систематике растений» (Камелин, 2004), вводные главы «Флоры Алтая» (Камелин, 2005), специальную статью в «Трудах Зоологического института РАН» (Камелин,

2009). Коротко говоря, Р. В. Камелин подчеркивал, что, в отличие от мира животных, единицами эволюционного процесса у растений являются не только виды, но и длительно сосуществующие популяции нескольких разных видов, более или менее регулярно скрещивающихся между собой, вплоть до сложных сингамеонов, объединяющих все виды небольшого рода или даже виды разных родов. По мнению Р. В. Камелина, «видообразовательные процессы у цветковых растений очень разнообразны, а это иллюстрирует в том числе и большую свободу для эволюционных преобразований (как говорил К. Ван Стенис, у цветковых растений более обширный «*patio lugens*» (“пространство для игры”), чем у большей части позвоночных животных» (Камелин, 2009).

Результаты полногеномного секвенирования геномов представителей всех основных филогенетических ветвей цветковых растений позволили раскрыть генетические механизмы быстрого, часто сальтационного видообразования у растений, показать новые, не известные ранее эффекты актов межвидовой гибридизации и полиплоидизации на морфологическую эволюцию и появление новых видов, родов и таксонов высших порядков в мире растений.

Спонтанно возникающие природные межвидовые гибриды растений известны ботаникам с начала XVIII века. В 1716 г. Cotton Mather наблюдал естественную гибридизацию между двумя видами тыкв, в 1717 г. T. Fairchild впервые получил искусственные гибриды между двумя видами гвоздики (*Dianthus cariophyllus* и *D. barbatus*) (Вульф, 1940, с. 42). Открытие пола у растений и последовательное экспериментальное исследование феномена межвидовой и межлинейной гибридизации у растений, начатое в Швеции С. Linnaeus и в Ботаническом саду Академии Наук в Санкт-Петербурге J. G. Kölreuter и продолженное затем G. Mendel, H. de Vries, С. Correns, W. Bateson, закономерно привели к появлению генетики. Примечательно, что само название науки «genetics» впервые было обнародовано и принято на III конференции по гибридизации и селекции растений в Лондоне в июле 1906 г. У. Бэтсон (W. Bateson), президент конференции, в своем обращении к участникам, названном «The Progress of Genetic Research», ярко и убедительно продемонстрировал, что уже появилась новая наука, направленная на изучение явлений наследственности и изменчивости, подразумевающая выходы на проблемы эволюции и систематики, на решение практических проблем селекции животных и растений – новая наука, у которой еще нет короткого и ясного названия – и предложил назвать ее «Genetics». Редактор трудов этой конференции W. Wilks, подготовив к изданию том с материалами конференции, дал ему название «Report of the Third International Conference 1906 on Genetics: Hybridisation (the cross-breeding of genera or species), the cross-breeding of varieties, and general plant-breeding» (Wilks, 1906) – напомним, что официальное название конференции было «III International Conference on Hybridisation and Plant Breeding».

То, что новые виды растений могут возникать путем межвидовой гибридизации, первым предположил С. Linnaeus (1760). Начатые в 1920-х годах экспериментальные исследования генетиков (Карпеченко, 1927; Müntzing, 1930) и полевые наблюдения ботаников (Anderson, 1948) показали, что межвидовая гибридизация и часто сопровождающая ее полиплоидизация кариотипа могут создавать новые способы к размножению морфы, что между видами в природе происходит обмен генетическим материалом (интрогрессия). Было показано, что плодовые гибридные линии могут возникнуть и длительное время существовать или как гомоплоидные гибриды (без удвоения хромосомного набора родительских видов), или как аллополиплоиды. Гомоплоидное гибридное видообразование, появление неогрибрида, репродуктивно изолированного от родительских видов, по-видимому, относительно редкое явление (Rieseberg et al., 2003; Soltis P. S., Soltis D. E., 2009). Аллополиплоидное гибридное видообразование является более распространенной формой появления новых видов в природе (Stebbins, 1959; Soltis P. S., Soltis D. E., 2009). Есть основания думать, что вероятность того, что новый вид может возникнуть в результате гомоплоидной гибридизации или, наоборот, появления нового сочетания геномов у аллополиплоидов, зависит прежде всего от генетических расстояний между родительскими видами: гомоплоидное видообразование маловероятно между удаленными видами, и, наоборот, у отдаленных гибридов повышена вероятность появления нередуцированных гамет, а у вновь возникшего аллополиплоида гомеологи не конъюгируют, а гомологичные хромосомы будут спариваться с большей точностью по мере того, как генетическое расхождение между родительскими видами аллополиплоида увеличивается (Родионов, 2013; Goulet et al., 2017).

Широко распространенные оценки частоты встречаемости полиплоидных видов растений и особенно растений, предки которых прошли ранее через стадию полиплоидизации (то, что полиплоид-

дов среди растений 30, 50 или даже 80 % – Otto, Whitton, 2000) оказались сильно заниженными. Сравнительные геномные исследования показали, что предки всех современных многоклеточных наземных растений прошли через один или несколько раундов полногеномных дупликаций (WGD) (Van de Peer et al., 2017; Liu H. et al., 2021; Liu Y. et al., 2022). Следовательно, удивлять должно не то, что полиплоидов среди растений много, а то, что от 20 до 70 % видов современных растений, пройдя через несколько актов WGD, имеют кариотипы, выглядящие как диплоидные. Полиплоидные по морфологии кариотипы характерны для сем. Poaceae, в некоторых других семействах, в частности, в Brassicaceae и Montiaceae они тоже встречаются часто, но все же в 3 раза реже, чем у злаков (Zhan et al., 2021).

Факультативно полиплоиды могут вступать в новые раунды межвидовой гибридизации, после чего появляются полиплоиды более высокого уровня ploidy, в геномах которых много более двух разных субгеномов (Winterfeld et al., 2014; Suissa et al., 2022). Постзиготическая изоляция при межвидовом скрещивании полиплоидов высоких порядков часто выражена слабее, чем при гибридизации диплоидов и тетраплоидов (Sutherland, Galloway, 2017). Возможно поэтому среди полиплоидных 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. Таким путем возникают целые комплексы факультативно перекрестно опыляющихся природных рас, гибридные «рои» (swarms), отчасти апомиктические или самоопыляющиеся микровиды, которые невозможно разделить на какие-либо крупные (морфологические) виды (Камелин, 2009).

Появление вследствие межвидовой гибридизации полиплоидов разного уровня ploidy, среди которых много амфидиплоидов (полиплоидов, у которых диплоидный (упорядоченный) тип 1-го деления мейоза) – это радикальный и быстрый способ видообразования у растений. Тысячи видов современных растений возникли таким путем (Родионов, 2023). Анализ чисел хромосом в кариотипах около 30 тыс. видов цветковых растений, относящихся к 147 семействам 46 порядков показал, что полиплоидные по виду кариотипы (эуполиплоиды) есть во всех порядках 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), возникли в результате объединения генома тетраплоидной полбы (эммера) *T. turgidum* ($2n = 28$, BBAА) и генома диплоидного (палеополиплоидного) вида *Aegilops tauschii* ($2n=14$, DD) (Levy, Feldman, 2022). Яркие 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. При этом автополиплоидное умножение генома или субгенома не считается достаточным для того, чтобы относить автополиплоидные комбинации в разные рода (например, кариотипы JJНН, JJJНН, JJJНННН принадлежат видам одного рода) (Yen et al., 2005).

Полиплоидов среди растений особенно много на границах ареалов родов и видов. В экстремальных условиях существования вероятность межвидовой гибридизации и появления аллополиплоидов увеличивается. Влияя на частоту появления нередуцированных гамет, экстремальные климатические условия способствуют относительной многочисленности полиплоидов в Арктике, однако большого видового разнообразия и многочисленных популяций здесь нет. Полиплоидное стабильное состояние генома в сочетании с бесполом размножением, фиксированной гетерозиготностью, защитой от инбридинга и непредсказуемыми результатами генетического дрейфа позволяет арктическим полиплоидам длительное время успешно сосуществовать и успешно конкурировать с тоже адаптированными к экстремальным условиям и тоже немногочисленными диплоидными (фактически палеополиплоидными) родственниками (Rice et al., 2019).

Прошедшие отбор удачные сочетания аллелей субгеномов полиплоида, характерные для высоких полиплоидов крупные размеры, переход к неполному размножению – все эти факторы способствуют успешному освоению эуполиплоидами новых пространств, адаптации к экстремальным условиям существования на краю ареалов. Но, в то же время, мутации в геномах полиплоидов забуферены, а экспериментально полученные полиплоиды, как правило, от своих диплоидных предков ничем принципиально новым не отличаются (Stebbins, 1986; Soltis et al., 2016).

Складывается впечатление, что, легко формируя многочисленные новые, в той или иной степени репродуктивно изолированные полиплоидные виды, видовая и родовая самостоятельность ко-

торых определяется оригинальным сочетанием субгеномов, сам по себе акт WGD ничего принципиально нового не создает, что большая часть многочисленных полиплоидных видов – слепые ветви на филогенетическом древе цветковых растений («dead-end») (Stebbins, 1986; Mayrose et al., 2011). Переход неополплоида к состоянию стабильного полиплоида (эуполплоида) – это путь к созданию нового вида, но это видообразование на уже освоенном уровне эволюционной сложности, шаг, не ведущий сам по себе к прогрессивной эволюции.

Полногеномное секвенирование полиплоидных геномов показало, что устоявшиеся представления о полиплоидных геномах, как простом сочетании групп сцепления/разнообразных аллелей, полученных от родительских видов, лишь изредка изменяемых межгеномными транслокациями, далеки от реальности. Складывается впечатление, что на коротких отрезках эволюционного пути сопровождаемая полногеномной дупликацией межвидовая гибридизация, легко формируя новые, репродуктивно изолированные от диплоидных предков полиплоидные виды, ничего принципиально нового не создает, что вновь появившиеся рецессивные мутации не могут оказать никакого влияния на фенотип, будучи забуферены доминантным аллелем/аллелями и, следовательно, не проходят тестирование естественным отбором (Stebbins, 1959; Родионов, 2023).

Напротив, можно видеть, что в долговременной перспективе, через миллионы лет после WGD, носители вторично диплоидизированных геномов – потомки полиплоидов (палеополплоиды) – получают шанс вступить в состояние взрывного видообразования (диверсификации) и дать начало новым крупным надвидовым таксонам (Schranz et al., 2012; Mandáková, Lysak, 2018). Иначе говоря, вероятно, не полиплоидное состояние генома само по себе стимулирует процессы прогрессивной эволюции, появление новых ароморфозов, тем самым давая начало новым таксонам более высоких рангов, но межвидовая гибридизация и WGD есть лишь предусловия диверсификации геномов. Можно думать, что неополплоидное 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; Родионов, 2022, 2023).

Для того, чтобы отбор в пользу благоприятного сочетания аллелей был эффективен, и чтобы реализация новых возможностей, появившихся у генома после появления неогенов, стала возможной, по всей видимости, нужна полногеномная или сегментная постполиплоидная диплоидизация генома (PPD) (Dodsworth et al., 2016; Mandáková, Lysak, 2018; Zhan et al., 2021). Отмеченный Шранцем и соавторами (Schranz et al., 2012) временной интервал, lag-фаза между актом WGD и взрывной диверсификацией в новой филогенетической ветви, по всей видимости, объясним как раз тем, что это период постепенной диплоидизации генома и кариотипа (Dodsworth et al., 2016; Li et al., 2021).

У разных особей вида, вставшего на путь стохастического фракционирования генома и диплоидии, первоначально возникшая в результате WGD генетическая избыточность разных компонентов генома трансформируется своеобразно, что приводит к радикальному увеличению внутривидового геномного и эпигенетического полиморфизма и дает богатый материал для естественного отбора. При этом 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).

Уменьшение числа хромосом в потомстве полиплоида (диспloidия) 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 (тритикале) 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, может происходить потеря полноразмерных хромосом, что ведет к уменьшению числа хромосом в гаплоидных геномах потомства (например,

Evtushenko et al., 2019). Классический пример, доказывающий жизнеспособность анеуплоидов – дериватов гексаплоидного вида – знаменитая коллекция нуллисомиков по каждой из 21 хромосом гаплоидного набора пшеницы *T. aestivum*, полученная Сирсом (Sears, 1944). В других случаях, у тетраплоидов и гексаплоидов, утрата хромосомы или даже пары хромосом одного из субгеномов компенсируется добавлением в геном соответствующего числа хромосом-гомеологов (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 (Schubert, Lysak, 2011; Mandáková, Lysak, 2018).

Благодарности. Работа финансировалась из средств гранта РНФ 24–24–00326.

ЛИТЕРАТУРА

- Вульф Е. В.** Иозеф Кёльрейтер, его жизнь и научные труды // Кёльрейтер И. Ученые о поле и гибридизации растений. – М.; Л.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1940. – С. 9–46.
- Камелин Р. В.** Лекции по систематике растений: главы теоретической систематики растений. – Барнаул: АзБука, 2004. – 226 с.
- Камелин Р. В.** Концепция вида и отражение эйдологической ситуации // Флора Алтая. – Барнаул: АзБука, 2005. – Т. 1. – С. 9–22.
- Камелин Р. В.** Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического ин-та РАН. Приложение № 1, 2009. – С. 141–149.
- Карпеченко Г. Д.** Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. (к проблеме экспериментального видообразования) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1927. – Т. 17, вып. 3. – С. 305–410.
- Родионов А. В.** Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. – Т. 17, №4(2). – С. 916–929.
- Родионов А. В.** Тандемные дубликации генов, эуполиплоидия и вторичная диплоидизация – генетические механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений // *Turczaninowia*, 2022. – Т. 25. – С. 87–121. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.4.12
- Родионов А. В.** Эуполиплоидия как способ видообразования у растений // Генетика, 2023. – Т. 59, №5. – С. 493–506. DOI: 10.31857/S0016675823050119
- Anderson E.** Hybridization of the habitat // *Evolution*, 1948. – Vol. 2. – P. 1–9.
- Bateson B.** William Bateson, F. R. S., Naturalist: His Essays & Addresses, Together With A Short Account Of His Life. – Cambridge: The University press, 1928. – P. 93.
- Dodsworth S., Chase M. W., Leitch A. R.** Is postpolyploidization diploidization the key to the evolutionary success of angiosperms? // *Bot. J. Linn. Soc.*, 2016. – Vol. 180. – P. 1–5. DOI: 10.1111/boj.12357
- Evtushenko E. V., Lipikhina Y. A., Stepanchik P. I., Vershinin A. V.** Cytogenetic and molecular characteristics of rye genome in octoploid *Triticale* (× *Triticosecale* Wittmack) // *Comp. Cytogenet*, 2019. – Vol. 13. – P. 423–434. DOI: 10.3897/CompCytogen.v13i4.39576
- Goulet B. E., Roda F., Hopkins R.** Hybridization in plants: old ideas, new techniques // *Plant physiology*, 2017. – Vol. 173. – P. 65–78. DOI: /10.1104/pp.16.01340
- Laurie D. A., Bennett M. D.** The timing of chromosome elimination in hexaploid wheat × maize crosses // *Genome*, 1989. – Vol. 32. – P. 953–961. DOI: 10.1139/g89-537
- Levin D. A., Wilson A. C.** Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time // *Proc. Natl Acad. Sci.*, 1976. – Vol. 73. – P. 2086–2090. DOI: 10.1073/pnas.73.6.2086
- Levy A. A., Feldman M.** Evolution and origin of bread wheat // *The Plant Cell*, 2022. – Vol. 34. – P. 2549–2567. DOI: 10.1093/plcell/koac130
- Li Z., McKibben M. T., Finch G. S., Blischak P. D., Sutherland B. L., Barker M. S.** Patterns and processes of diploidization in land plants // *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2021. – Vol. 72. – P. 387–410. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100344
- 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.** Rapid chromosome evolution in recently formed polyploids in *Tragopogon* (Asteraceae) // *PloS One*, 2008. – Vol. 3(10). – e3353. DOI: 10.1371/journal.pone.0003353
- Linnaeus C.** *Disquisitiones de sexu plantarum*. *Amoenitates Acad.*, 1760. – T. 10. – P. 100–131.
- Liu H., Wang X., Wang G., Czui, P., Wu S., Ai C., Hu N., Li A., He B., Shao X., Wu Z., Feng H., Chang Y., Mu D., Hou J., Dai X., Yin T., Ruan J., Cao F.** The nearly complete genome of *Ginkgo biloba* illuminates gymnosperm evolution // *Nature Plants*, 2021. – Vol. 7. – P. 748–756. DOI: 10.1038/s41477-021-00933-x
- Liu Y., Wang S., Li L., Yang T., Dong S., Wei T., Wu S., Liu Y., Gong Y., Feng X., Ma J., Chang G., Huang J., Yang Y., Wang H., Liu M., Xu Y., Liang H., Yu J., Cai Y., Zhang Z., Fan Y., Mu W., Sahu S. K., Liu S., Kang X., Yang L., Li N., Habib S., Yang Y., Lindstrom A. J., Liang P., Goffinet B., Zaman S., Wegrzyn J. L., Li D., Liu J., Cui J., Sonnenschein E. C.,**

- Wang X., Ruan J., Xue J.-Y., Shao Z.-Q., Song C., Fan G., Li Z., Zhang L., Liu J., Liu Z.-J., Jiao Y., Wang H., Wang E., Lisby M., Yang H., Wang J., Liu X., Xu X., Li N., Soltis P. S., Van de Peer Y., Soltis D. E., Gong X., Liu H., Zhang S.** The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants // *Nature Plants*, 2022. – Vol. 8. – P. 389–401. DOI: 10.1038/s41477-022-01129-7
- Mandáková 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
- Mayrose I., Zhan S. H., Rothfels C. J., Magnuson-Ford K., Barker M. S., Rieseberg L. H., Otto S. P.** Recently formed polyploid plants diversify at lower rates // *Science*, 2011. – Vol. 333. – P. 1257–1257. DOI: 10.1126/science.120720
- Müntzing A.** Outlines to a genetic monograph for the genus *Galeopsis*: With special reference to the nature and inheritance of partial sterility // *Hereditas*, 1930. – Vol. 13. – P. 185–341.
- Otto S. P., Whitton J.** Polyploid incidence and evolution // *Annual review of genetics*, 2000. – Vol. 34. – P. 401–437. DOI: 10.1146/annurev.genet.34.1.401
- Rice A., Šmarda P., Novosolov M., Drori M., Glick L., Sabath N., Meiri S., Belmaker J., Mayrose I.** The global biogeography of polyploid plants // *Nature Ecology & Evolution*, 2019. – Vol. 3. – P. 265–273. DOI: 10.1038/s41559-018-0787-9
- Rieseberg L. H., Raymond O., Rosenthal D. M., Lai Z., Livingstone K., Nakazato T., Durphy J. L., Schwarzbach A. E., Donovan L. A., Lexer C.** Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization // *Science*, 2003. – Vol. 301. – P. 1211–1216. DOI: 10.1126/science.1086949
- Rutledge S. D., Cimini D.** Consequences of aneuploidy in sickness and in health // *Curr. Opin. Cell. Biol.*, 2016. – Vol. 40. – P. 41–46. DOI: 10.1016/j.ceb.2016.02.003
- Sanei M., Pickering R., Kumke K., Nasuda S., Houben A.** Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids // *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.*, 2011. – Vol. 108. – P. E498–E505. DOI: 10.1073/pnas.110319010
- Schranz M. E., Mohammadin S., Edger P. P.** Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD Radiation Lag-Time Model // *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2012. – Vol. 15. – P. 147–153. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.03.011
- Schubert I., Lysak M. A.** Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints // *Trends in Genetics*, 2011. – Vol. 27. – P. 207–216. DOI: 10.1016/j.tig.2011.03.004
- Sears E. R.** Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare* // *Genetics*, 1944. – Vol. 29. – P. 232–246.
- Soltis D. E., Visger C. J., Marchant D. B., Soltis P. S.** Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm // *Am. J. Botany*, 2016. – Vol. 103. – P. 1146–1166. DOI: 10.3732/ajb.1500501
- Soltis P. S., Soltis D. E.** The role of hybridization in plant speciation // *Annu Rev. Plant Biol.*, 2009. – Vol. 60. – P. 561–588. DOI: 10.1146/annurev.arplant.043008.092039
- Stebbins G. L.** The origin and success of polyploids in the boreal circumpolar flora: a new analysis // *Trans. Bot. Sci. Edinburgh*, 1986. – Vol. 45. – P. 17–31.
- Stebbins G. L.** The role of hybridization in evolution // *Proc. Am. Philos. Soc.*, 1959. – Vol. 103. – P. 231–251.
- Suissa J. S., Kinoshita S. P., Schafraan P. W., Bolin J. F., Taylor W. C., Zimmer E. A.** Homoploid hybrids, allopolyploids, and high ploidy levels characterize the evolutionary history of a western North American quillwort (*Isoetes*) complex // *Mol. Phylog. Evol.*, 2022. – Vol. 166. – P. 107332. DOI: 10.1016/j.ympev.2021.107332
- Sutherland B. L., Galloway L. F.** Postzygotic isolation varies by ploidy level within a polyploid complex // *New Phytologist*, 2017. – Vol. 213. – P. 404–412. DOI: 10.1111/nph.14116
- Van de Peer Y., Mizrahi E., Marchal K.** The evolutionary significance of polyploidy // *Nature Rev. Genet.*, 2017. – Vol. 18. – P. 411–424. DOI: 10.1038/nrg.2017.26
- Van Steenis C. G. G. J.** Autonomous evolution in plants: differences in plant and animal evolution // *Gardens' Bulletin, Singapore*, 1976. – Vol. 29. – P. 103–126.
- Van Steenis C. G. G. J.** *Patio ludens* and extinction of plants // *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*, 1978. – Vol. 36. – P. 317–323.
- Wilks W.** (Ed.) Report of the Third International Conference 1906 on Genetics: Hybridisation (the cross-breeding of genera or species), the cross-breeding of varieties, and general plant-breeding. – London: Sportiswoode & Co., 1906. – 492 p.
- Winterfeld G., Schneider J., Perner K., Roser M.** Polyploidy and hybridization as main factors of speciation: complex reticulate evolution within the grass genus *Helictochloa* // *Cytogen. Genome Res.*, 2014. – Vol. 142. – P. 204–225. DOI: 10.1159/000361002
- Yen C., Yang J.-L., Yen Y.** Hitoshi Kihara, Áskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae) // *J. Syst. Evol.*, 2005. – Vol. 43. – P. 82–93.
- Zhan S. H., Otto S. P., Barker M. S.** Broad variation in rates of polyploidy and dysploidy across flowering plants is correlated with lineage diversification // *bioRxiv*. – 2021. this version posted March 31, 2021. DOI: 10.1101/2021.03.30.436382
- Zhang A., Li N., Gong L., Gou X., Wang B., Deng X., Li C., Dong Q., Zhang H., Liu B.** Global analysis of gene expression in response to whole-chromosome aneuploidy in hexaploid wheat // *Plant Physiol.*, 2017. – Vol. 175. – P. 828–847. DOI: 10.1104/pp.17.00819