

## Об особенностях эволюционного процесса у растений

### On features of the evolutionary process in plants

Родионов А. В.<sup>1,2</sup>

Rodionov A. V.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Россия.

E-mail: avrodionov@mail.ru

<sup>1</sup> Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

**Реферат.** Статья посвящена некоторым особенностям эволюции и видообразования у растений, которым придавал большое значение Р. В. Камелин. Механизмы прогрессивной эволюции у растений стали значительно более понятны в результате сравнительно-геномных исследований последнего времени.

**Ключевые слова.** Геномный шок, гибриды, межвидовая гибридизация, полиплоидия, эволюция растений.

**Summary.** The article is devoted to the description of some features of evolution and speciation in plants, which R. V. Kamelin attached great importance to, the mechanisms of which have become much more clear as a result of comparative genomic studies of recent times.

**Key words.** Genome shock, hybrids, interspecies hybridization, plant evolution, polyploidy.

Эволюция и видообразование у растений во многом идут другими путями, чем в большинстве филогенетических ветвей мира животных – детализации и развитию этой концепции Р. В. Камелин посвятил значительную часть своих лекций по систематике растений (Камелин, 2004), вводную главу в 1-м томе «Флоры Алтая» (Камелин, 2005) и небольшую, но яркую статью, опубликованную в «Трудах Зоологического института РАН» (Камелин, 2009). По мнению Р. В. Камелина, несколько фундаментальных характеристик растений определяют особые пути эволюции растений в сравнении с животными. На молекулярном уровне своеобычность растений очевидным образом связана в основном путем биосинтеза у растений – фотосинтезом и связанным с ним разнообразием биосинтетических путей у растений и множественностью вторичных метаболитов, подавляющая часть которых не синтезируется животными. На клеточном уровне следует отметить наличие особых клеточных оболочек, на организменном – почти всегда прикрепленное к субстрату тело, непрерывно в течение всей жизни растущее и, у сосудистых растений, имеющее фитомерное строение. При этом растения значительно более ценотические образования, чем животные: помимо симбиоза с синезелеными водорослями растения часто или всегда находятся в симбиотических отношениях с грибами и микробиотой почвы. И, наконец, на популяционно-видовом уровне организации уникальность растений, по мнению Р. В. Камелина, состоит в разнообразии систем размножения растений, разнообразии, на основании которого среди растений выделяются несколько типов природных рас, различающихся особенностями эволюционных процессов (Камелин, 2004, 2005, 2009;).

Концепция Р. В. Камелина, названная им «теорией эйдологических<sup>1</sup> единиц», основывается на том, что в мире растений эволюционирующими природными единицами являются не только монотипные расы-виды, но и длительно сосуществующие и обменивающиеся генетической информацией межвидовые комплексы популяций нескольких видов (Камелин, 2004). Эта концепция развивает

<sup>1</sup> Эйдос в платоновской философии понимается как главная суть объекта, характеризующая уникальность объекта, то, что выделяет и отличает этот объект от других, являясь совокупным набором всех его отличительных признаков и особенностей – см.: А. Ф. Лосев (1930).

некоторые идеи М. В. Клокова, высказанные им в опубликованной лишь фрагментарно диссертации, посвященной эндемизму украинской флоры (Клоков, 1947). М. В. Клоков писал: «...слишком хорошо известно, что виды бывают самые разнообразные и вполне естественным является вопрос, какие же именно. <...> На практике, кроме тех единиц, которые вполне подходят под определение вида, данное Комаровым, за виды постоянно или часто принимаются также некоторые другие, в том или другом отношении из этого определения выпадающие, и прежде всего гибридогенные образования. <...> Различают два типа гибридогенных видов <...>: собственно гибридогенные виды, обязанные своим происхождением непосредственно акту междувидового скрещивания, и грегарные виды, возникшие в результате последствия гибридизационных процессов. Относительно грегарных видов или апогамных рас Комаров пишет, что они вообще не виды <...>. Такое, достаточно основательное в теоретическом отношении, отрицание их видового достоинства совершенно не мешает флористам на практике принимать различаемые ими апогаметы<sup>2</sup> за виды» (Клоков, 1947, с. 55, 61-62). При этом М. В. Клоков отмечает для нас самое важное: «...виды могут отличаться друг от друга по характеру изменчивости форм, уклонившихся от старого вида и послуживших материалом для образования нового, и по характеру самого процесса естественного отбора, приведшего к образованию данного вида, поскольку и материал для отбора может быть разным, и естественный отбор может также протекать по-разному» (Клоков, 1947, с. 60).

Развивая и углубляя идею М. В. Клокова о разнообразии эволюционирующих единиц среди растений, Р. В. Камелин (2009) пишет: «Сейчас я различаю до семи различных по особенностям видообразовательных процессов типов видов: **клональные, автогамные** (в том числе строго клейстогамные), **дивергентно-амфигамные монотипические** (как правило, с обширным ареалом, но изменчивость не упорядочена экологогеографически, и лишь в некоторых случаях возможны гибридогенные обмены с близкими видами), **дивергентно-амфигамные политипические** (ареалы обширны; иногда наблюдается расчленение на экологические или географические расы; могут быть и различные цитотипы, как правило, вследствие аутополиплоидии, но цитотипы эти обычно до известной степени совместимы и дают плодотворные гибриды), **сальтационные** (резко и чаще всего строго обособленные, лишь иногда вступают в гибридизацию с другими видами), **гибридогенные** (это – довольно пестрая группа видов, иногда хорошо обособленных географически или биологически от родительских форм, иногда способных с ними скрещиваться, иногда скрещивающихся и с иными видами), **вторичнослившиеся** (занимают, как правило, очень большой ареал, но образовавшие их исходные расы, ныне совершенно не различимы по геному)» (Камелин, 2009, с. 148).

Легко видеть, что различия между вышеперечисленными типами эволюционных единиц определяются, прежде всего, способом размножения, половым или бесполом, и тем, насколько репродуктивно изолирован вид от других видов, способен ли он скрещиваться с другими видами и давать жизнеспособное и плодовитое потомство. Примечательно, что из вышеперечисленных 7 типов эволюционных единиц для шести в той или иной степени характерны акты межвидовой гибридизации. Из многообразия эволюционирующих общностей (эволюционных единиц) закономерно следует, что видообразовательные процессы у цветковых растений должны быть очень разнообразны и в разных типах эволюционных единиц могут быть задействованы разные по природе механизмы видообразования.

В XX в. отношение ботанического сообщества к отдаленной гибридизации растений как фактору эволюции, несколько раз менялось. Немаловажную роль при этом играло то, что с точки зрения Синтетической Теории Эволюции (СТЭ) видообразование без изоляции невозможно (Dobzansky, 1937, цит. по: Добжанский, 2010). Согласно СТЭ именно репродуктивная изоляция является предусловием морфологической дивергенции природных популяций, идущей за счет мутаций и генетико-автоматических процессов и, тем самым, репродуктивная изоляция есть неременный начальный этап в процессе видообразования. Если так, то случаи межвидовой гибридизации словно бы оказываются вне законов эволюционной генетики – акты межвидовой гибридизации только показывают, что процесс дивергенции видов не начался или находится на ранних стадиях. Межвидовая гибридизация, удел «полувида» (Grant, 1971).

Справедливости ради, надо сказать, что сам автор СТЭ, Ф. Добжанский признавал, что в мире растений существует совершенно особый механизм видообразования, который приводит к резкому, внезапному, катастрофическому появлению нового вида. Такой способ видообразования связан с полиплоидией, сопровождающей межвидовую гибридизацию. Феномен этот совершенно отличается

<sup>2</sup> Так в источнике – А.Р.

от «медленного и постепенного, требующего квазигеологического масштаба времени» процесса видообразования, описываемого СТЭ, процесса, который «встречается во всем мире и в этом смысле может быть признан основным» (Добжанский, 2010, с. 199).

Обратите внимание, какое определение, характеризуя видообразование у растений, путем отдаленной гибридизации и полиплоидизации, подбирает Добжанский – катастрофическое! По мнению Добжанского, видообразование путем межвидовой гибридизации и полиплоидизации на момент создания СТЭ было явлением не только нетривиальным, но и во многом непонятным в точки зрения менделевской генетики. Для решения необычных проблем, связанных с этим типом видообразования, требовались дополнительные исследования (Добжанский, 2010, с. 232).

Как уже сказано, в ботанике периоды, когда роль межвидовой гибридизации и полиплоидии как механизмов видообразования у растений рассматривалась как существенная или определяющая (Anderson, 1949; Stebbins, 1959; Попов, 1963; Grant, 1971) сменялись десятилетиями, когда к ним относились со скептицизмом (Gottlieb, 1972; Rieseberg, 1995; Arnold et al., 1999), и это скептическое отношение продолжалось вплоть до первого десятилетия XXI в. (Mayrose et al., 2011; Barton, 2013; Servedio et al., 2013), и только в последнее время, кажется, не ставится под сомнение (Родионов 2013; Soltis et al., 2014; Yakimovsky, Rieseberg, 2014; Van de Peer et al., 2017, 2021; Rodionov et al., 2019, 2020a, b; Родионов и др., 2020; Nieto Feliner et al., 2020).

В СССР большое значение отдаленной межвидовой гибридизации как фактору эволюции и особенно как фактору-индуктору радикальных изменений в строении потомства (ароморфозов или «нодэнов») придавал выдающийся флорист М. Г. Попов, полагавший, что «наверное, нет в природе ни одного вида покрытосеменных, который не имел бы даже в настоящее время гибридов с другими». При этом, по его мнению, формообразовательная эффективность отдаленного скрещивания будет тем более велика, чем дальше друг от друга морфологически стоят скрещивающиеся виды (Попов, 1963). По мнению М. Г. Попова, каждая из вновь возникающих в результате гибридизации особей на начальной стадии своего существования в той или иной степени химера, причем у каждого из потомков отдаленного скрещивания степень проявления отцовских, материнских признаков и признаков новообразованных («нодэнов») различна, и в онтогенезе они могут проявляться в разной последовательности. В дальнейшем, в следующих поколениях, происходит «упорядочивание» гибридогенных особей, уменьшение химерности. Среда «поощряет» размножение именно тех форм, для которых эта конкретная форма наиболее подходит. При этом необходимо, чтобы при гибридизации было произведено «великое множество» форм, нодэнов, чтобы хоть одно из тысячи или их десятков тысяч самых странных новообразований, возникших при отдаленной гибридизации, дало начало виду, способному к размножению и расселению. Отобранные формы представляют собой уже вторую стадию существования вида – это уже относительно однородный по морфологии вид, в согласии со средой и в конкуренции с родительскими видами занимающий какой-то ареал. Третья стадия существования вида, по М. Г. Попову, состоит в усложнении вида через новые гибридизации, что способствует расширению и иногда смещению ареала вида – вид превращается в комплексный. Далее, со временем, наступает стадия деградации вида – уменьшение ареала, числа особей. Перед нами реликтовый, а затем исчезающий вид (Попов, 1963, 1983).

Представления М. Г. Попова и Р. В. Камелина о месте межвидовой гибридизации в эволюции, реальность описываемых ими на основании флористических наблюдений интрогрессивно-гибридизационных комплексов с разной степенью выраженности межвидовой изоляции, предполагаемые ими градации, соответствующие стадиям существования видов растений, возникших в результате межвидовой гибридизации, находят подтверждение в результатах сравнительно-геномных исследований. Данные сравнительной геномики раскрыли генетические механизмы явлений и процессов, наблюдаемых на разных стадиях видообразования у растений в случаях, когда оно идет через события более или менее отдаленной межвидовой гибридизации.

Прежде всего, был получен ответ на, казалось бы, обоснованные сомнения в том, что полиплоидия играла заметную роль в таксонообразовании у растений. Показано, что один или несколько актов полногеномной дупликации (WGD) (полиплоидизации) генома имели место во всех филогенетических ветвях, давших начало всем семействам царства Plantae (Van de Peer et al., 2017, 2021).

Вторая, чрезвычайно важная группа фактов, полученная в последнее время, показывает, что объединение в одном ядре двух или более геномов разного происхождения в первых поколениях гибридов обычно сопровождается феноменом «геномного шока», следствием которого являются разнообразные генетические и эпигенетические изменения. Среди них, прежде всего, надо отметить акти-

вазию и мультипликацию транспозонов (Lopes et al., 2013; Vicient, Casacuberta, 2017). Разные семейства транспозонов по-разному реагируют на аллополиплоидизацию генома. Более того, одно и то же семейство транспозонов может пролиферировать в одних полиплоидах, а в других элиминироваться (Nietjo Feliner et al., 2020). Например, ретротранспозоны Sabine после полиплоидизации размножились в некоторых полиплоидных геномах *Aegilops*, в то время как элиминировались в других (Senerchia et al., 2014). Активация транспозонов у гибридов и полиплоидов связана с тем, что в гибридном геноме часто наблюдается дефицит факторов, инактивирующих транспозонов, «доместицированные» в стабилизированных геномах родительских видов. Если наборы транспозонов у предков анеуплоида существенно различались, мы вправе ожидать, что после межвидовой гибридизации некоторые из них могут выйти из-под контроля. (Rodionov et al., 2019; Родионов и др., 2020).

Следствием активации транспозонов у гибридов и полиплоидов является инсерционный мутагенез, когда транспозон встраивается в кодирующую часть гена (Kidwell, Lisch, 1997; Yi, Goodisman, 2021). Встроившись рядом со структурными генами, транспозоны могут инициировать активацию их транскрипции в таких тканях или на таких стадиях развития, когда этот ген не должен или, наоборот, включить механизмы сайленсинга когда ген должен работать (Nietjo Feliner et al., 2020). Вышедшие из-под контроля генома транспозоны могут быть источником малых и длинных интерферирующих РНК, которые регулируют экспрессию генов (Li et al., 2012; Lv et al., 2019; Poretti et al., 2020). Интеграции транспозонов часто не случайны, и недавно было показано, что некоторые LTR-ретротранспозоны преимущественно нацелены на экологически чувствительные гены, создавая новую генетическую или эпигенетическую изменчивость, которая может способствовать быстрой адаптации новообразованного гибрида или полиплоида к новой среде (Quadrana et al., 2019; Nieto Feliner et al., 2020). Помимо инактивации и активации транскрипции, транспозоны могут влиять на «согревание» иРНК, изменяя сплайсинг (Ong-Abdullah et al., 2015).

Увеличение размера генома у аллополиплоидов закономерно ведет к увеличению объема и линейных размеров ядра и клеток, к особой 3D-организации аллополиплоидного ядра, в котором субгеномы разного происхождения пространственно разобщены (Родионов и др., 2013; Wang et al., 2018). Влияние изменений 3D-структуры интерфазных ядер на динамику экспрессии генов и на фенотип пока неизвестны.

Появление гибридного генома часто сопровождается проблемами с расхождением хромосом в митозе и мейозе и постепенной элиминацией хромосом одного из родителей, вплоть до того, что потомству может достаться только гаплоидный набор хромосом. Чаще теряются хромосомы отцовского генома. Поскольку потеря хромосом происходит постепенно и в разных делениях соматических клеток может быть утрачена та или иная хромосома, в гибридном растении разные клоны клеток могут иметь разные наборы хромосом. Анеуплоиды у растений, даже у высокополиплоидных, часто уступают по жизнеспособности полиплоидам со сбалансированными кариотипами (Clausen, 1961; Zhang et al., 2013). Важнейшим селектирующим фактором при этом является необходимость сохранения «правильной» дозы генов, а несбалансированная утрата только одной из гомеологичных хромосом должна вести к нарушениям дозы генов по многим сотням и тысячам генов одновременно. Одним из способов борьбы за сохранение «правильной» дозы генов является феномен «компенсированной» или «криптической» анеуплоидии – замещение утраченной хромосомы/пары хромосом из субгенома одного из родителей дополнительной хромосомой/дополнительной парой гомеологичных хромосом другого субгенома (Rodionov et al., 2019).

Помимо утраты целых хромосом, геномы аллополиплоида постепенно теряют отдельные гены того или иного родителя. Так, у тетраплоидных видов *Avena* с кариотипами ААСС доля рДНК С-субгенома менее 3 % (Rodionov et al., 2020a). Аллополиплоидный геном пшеницы *T. aestivum* утратил 10–16 тыс. генов, ранее бывших в геномах ее диплоидных предков (Brenchley et al., 2012). Сравнение аллополиплоидных геномов однодольных, розид и астерид показало, что во всех филогенетических ветвях растений пути к локальной диплоидизации генома идут обычно в одном направлении: гены, вовлеченные в процессы регуляции, имеют тенденцию сохраняться в большом числе копий, а гены, продукты которых участвуют в метаболических и каталитических процессах, быстро теряют паралоги и «диплоидизируются» (D’Hont et al., 2012; Brenchley et al., 2012; Veitia, Birchler, 2021). Прежде всего «диплоидизируются» те протеин-кодирующие гены, продукты которых работают как гомодимеры (гомополимеры). Гены, продукты которых работают в составе гетерополимеров, чаще сохраняются в виде паралогов и наоборот, гены, продукты которых работают в органеллах быстро «диплоидизируются, при этом предпочтительно сохраняются гены материнского происхождения (De Smet et al., 2013; Li et al., 2019).

У аллополиплоидов гены *rbcs* подвергаются генной конверсии, так что их последовательности становятся материнскими (Gong et al. 2014).

Перечисленные выше механизмы приводят к тому, что в результате нетривиальных генетических процессов, сопровождающих межвидовую гибридизацию, в популяциях гибридогенных растений появляется множество разнообразных вариантов генома, каждый из которых уникален по генетической конституции, в каждом геноме, предки которого когда-то возникли в результате межвидовой гибридизации и полиплоидизации, геном оказывается уникальным – он отличается от геномов более или менее отдаленных «родственников» этого вида числом копий отдельных генов, набором и расположением в геноме транспозонов и других повторов, он уникален по сохранившимся в нем транслокациям и инсерциям, по факторам, контролирующим эпигенетический статус отдельных локусов и генома в целом. Все это составляет материал для естественного отбора организмов, в разной степени адаптированных к новым непредсказуемым заранее условиям среды (Rodionov et al., 2019).

В изолированных популяциях растений с разнообразными дестабилизированными гибридными по происхождению геномами при участии отбора и вследствие дрейфа генов постепенно будут накапливаться генные и хромосомные различия, включающие в действие все новые и новые репродуктивные изолирующие механизмы, усиливающие степень генетической изоляции новой расы, нового линнеевского вида.

Все сельскохозяйственные культуры и сорта садовых растений, так же, как интродуценты и компоненты адвентивной флоры, прошли в своей истории через межвидовые скрещивания, как целенаправленно проводившиеся селекционерами при выведении современных сортов, так и скрещивания, в которые вступали ранее географически изолированные друг от друга виды растений, преднамеренно объединенные на аптекарских огородах и в ботанических садах, на полях и приусадебных участках, на нарушенных землях вокруг селений. При этом фенотипическое и генетическое разнообразие гибридов и культиваров возникает не только в результате сочетания разнообразных аллелей, уже существовавших в геномах «родительских» видов, как это предполагалось в классической генетике (Добжанский, 2010), но и есть следствие разнообразных прямых и отдаленных последствий постгибридизационного «геномного шока», творческую роль которого мы бы хотели еще раз подчеркнуть.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках программы активизации сетевого сотрудничества генетических банков (Activated Genebank Network - AGENT): «Исследование филогении и современного состояния сортов и видов важнейших злаковых культур (пшеницы, овса, ячменя) и их дикорастущих предков с использованием методов секвенирования следующего поколения и полногеномного поиска ассоциаций с целью выявления хозяйственно ценных признаков для целей селекции». Часть исследований выполнена при поддержке гранта СПбГУ PURE ID 60256916. Работа финансировалась из средств госзадания АААА- А18-118040290161-3.

#### ЛИТЕРАТУРА

*Добжанский Ф. Г.* Генетика и происхождение видов. – М., Ижевск. Институт компьютерных исследований, НИЦ «Регуляция и хаотическая динамика», 2010. – 384 с.

*Камелин Р. В.* Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: Изд-во «Азбука», 2004. – 238 с.

*Камелин Р. В.* Новая флора Алтая // Камелин Р. В. (ред.) Флора Алтая. Том 1. – Барнаул: Изд-во «Азбука», 2005. – С. 7–22.

*Камелин Р. В.* Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1, 2009. – С. 141–149.

*Клоков М. В.* 1947 Фитоэволюционные замечания // Мосякин С. Л. Вид и видообразование у растений: фитоэволюционные взгляды М. В. Клокова и современность. – Киев: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, 2008. – С. 55–71.

*Лосев А. Ф.* Очерки античного символизма и мифологии. – М., 1930. – С. 135–281.

*Попов М. Г.* Основы флорогенетики. – М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1963. – 136 с.

*Попов М. Г.* Теория систематических единиц (категорий) // Филогения, флорогенетика, флорогеография, систематика. Избранные труды в 2 ч. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1983. – 478 с.

*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., Коцера В. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Носов Н. Н.* Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.

**Родионов А. В., Шнеер 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.

**Anderson E.** Introgressive hybridization. – New York, NY: John Wiley, 1949. – 109 p.

**Arnold M. L., Bulger M. R., Burke J. M., Hempel A. L., Williams J. H.** Natural hybridization: how low can you go and still be important? // Ecology, 1999. – Vol. 80, № 2. – P. 371–381.

**Barton N. H.** Does hybridization influence speciation? // J. Evolution. Biol., 2013. – Vol. 26. – P. 267–269.

**Brenchley R., Spannagl M., Pfeifer M., Barker G. L. A., D'Amore R., Allen A. M., McKenzie N., Kramer M., Kerhornou A., Bolser D., Kay S., Waite D., Trick M., Bancroft I., Gu Y., Huo N., Luo M.-C., Sehgal S., Gill B. G., Kianian S., Anderson O., Kersey P., Dvorak J., McCombie W. R., Hall A., Mayer K. F. X., Edwards K. J., Bevan M. W., Hall N.** Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing // Nature, 2012. – Vol. 491. – P. 705–710.

**Clausen J.** Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas // Euphytica, 1961. – Vol. 10. – P. 87–94.

**D'Hont A., Denoeud F., Aury J.-M., Baurens F.-C., Carreel F., Garsmeur O., Noel B., Bocs S., Droc G., Rouard M., Da Silva C., Jabbari K., Cardi C., Poulain J., Souquet M., Labadie K., Jourda C., Lengelle J., Rodier-Goud M., Alberti A., Bernard M., Correa M., Ayyampalayam S., Mckain M. R., Leebens-Mack J., Burgess D., Freeling M., Mbéguié M., Mbéguié A., Chabannes M., Wicker T., Panaud O., Barbosa J., Hribova E., Heslop-Harrison P., Habas R., Rivallan R., Francois P., Poirion P., Kilian A., Burthia D., Jenny C., Bakry F., Brown S., Guignon V., Kema G., Dita M., Waalwijk C., Joseph S., Dievart A., Jaillon O., Leclercq J., Argout X., Lyons E., Almeida A., Jeridi M., Dolezel J., Roux N., Risterucci A.-M., Weissenbach J., Ruiz M., Glaszmann J.-C., Quétier F., Yahiaoui N., Wincker P.** The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants // Nature, 2012. – Vol. 488. – P. 213–217.

**De Smet R., Adams K. L., Vandepoele K., Van Montagu MC, Maere S, Van de Peer Y.** Convergent gene loss following gene and genome duplications creates single-copy families in flowering plants // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 2013. – Vol. 110. – P. 2898–2903.

**Gong L., Olson M., Wendel J. F.** Cytonuclear evolution of rubisco in four allopolyploid lineages // Mol. Biol. Evol., 2014. – Vol. 31. – P. 2624–2636.

**Gottlieb L. D.** Levels of confidence in the analysis of hybridization in plants // Ann. Missouri Bot. Gard., 1972. – Vol. 59. – P. 435–446.

**Grant V.** Plant Speciation. – New York and London: Columbia University Press, 1971. – 435 p.

**Kidwell M. G., Lisch D.** Transposable elements as sources of variation in animals and plants // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 1997. – Vol. 94. – P. 7704–7711.

**Li N., Xu C., Zhang A., Lv R., Zhang H., Dong Y., Liu L., Lv Z., Liu B.** DNA methylation repatterning accompanying hybridization, whole genome doubling and homoeolog exchange in nascent segmental rice allotetraploids // New Phytol., 2019. – Vol. 223. – P. 979–992.

**Li Y., Varala K., Moose S. P., Hudson M. E.** The inheritance pattern of 24 nt siRNA clusters in arabidopsis hybrids is influenced by proximity to transposable elements // PloS One, 2012. – Vol. 7(10): e47043.

**Lopes F. R., Jjingo D., Da Silva C. R. M., Andrade A. C., Marraccini P., Teixeira J. B., Carazzolle M. F., Pereira G. A. G., Pereira L. F. P., Vanzela A. L. L., Wang L., Jordan I. K., Carareto C. M. A.** Transcriptional activity, chromosomal distribution and expression effects of transposable elements in *Coffea* genomes // PLoS One, 2013. – Vol. 7: e35143. DOI: 10.1371/journal.pone.0078931

**Lv Y., Hu F., Zhou Y., Wu F., Gaut B. S.** Maize transposable elements contribute to long non-coding RNAs that are regulatory hubs for abiotic stress response // BMC Genomics, 2019. – Vol. 20. – P. 864. DOI: 10.1186/s12864-019-6245-5

**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.

**Nieto Feliner G., Casacuberta J., Wendel J. F.** Genomics of evolutionary novelty in hybrids and polyploids // Front. Genet., 2020. – Vol. 11. – P. 792.

**Ong-Abdullah M., Ordway J. M., Jiang N., Ooi S.-E., Kok S.-Y., Sarpan N., Azimi N., Hashim A. T., Ishak Z., Rosli S. K., Malike F. A., Abu Bakar N. A., Marjuni M., Abdullah N., Yaakub Z., Amiruddin M. D., Nookiah R., Singh R., Low E.-T. L., Chan K. L., Azizi N., Smith S. W., Bacher B., Budiman M. A., Van Brunt A., Wischmeyer C., Beil M., Hogan M., Lakey N., Lim C.-C., Arulandoo X., Wong C.-K., Choo C.-N., Wong W.-C., Kwan Y.-Y., Alwee S. S. R. S., Sambanthamurthi R., Martienssen R. A.** Loss of Karma transposon methylation underlies the mantled somaclonal variant of oil palm // Nature, 2015. – Vol. 525. – P. 533–537.

**Poretti M., Praz C. R., Meile L., Kälin C., Schaefer L. K., Schläfli M., Widrig V., Sanchez-Vallet A., Wicker T., Bourras S.** Domestication of high-copy transposons underlies the wheat small RNA response to an obligate pathogen // Mol. Biol. Evol., 2020. – Vol. 37. – P. 839–848.

**Quadrana L., Etcheverry M., Gilly A., Caillieux E., Madoui M. A., Guy J., Silveira A. B., Engelen S., Baillet V.,**

**Wincker P., Aury J. M.** Transposition favors the generation of large effect mutations that may facilitate rapid adaption // Nat. Commun., 2019. – Vol. 10. – P. 3421. DOI: 10.1038/s41467-019-11385-5

**Rieseberg L. H.** The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // Am. J. Bot., 1995. – Vol. 82. – P. 944–953.

**Rodionov A. V., Amosova A. V., Belyakov E. A., Zhurbenko P. M., Mikhailova Y. V., Punina E. O., Shneyer V. S., Loskutov I. G., Muravenko O. V.** Genetic consequences of interspecific hybridization, its role in speciation and phenotypic diversity of plants // Russ. J. Genet., 2019. – Vol. 55. – P. 278–294.

**Rodionov A. V., Amosova A. V., Krainova L. M., Machs E. M., Mikhailova Y. V., Gnutikov A. A., Muravenko O. V., Loskutov I. G.** Phenomenon of multiple mutations in the 35S rRNA genes of the C subgenome of polyploid *Avena* L. species // Russ. J. Genet., 2020a. – Vol. 56. – P. 674–683.

**Rodionov A. V., Shneyer V. S., Punina E. O., Nosov N. N., Gnutikov A. A.** The law of homologous series in variation for systematics // Russ. J. Genet., 2020b. – Vol. 56. – P. 1277–1287.

**Senerchia N., Felber F., Parisod C.** Contrasting evolutionary trajectories of multiple retrotransposons following independent allopolyploidy in wild wheats // New Phytol., 2014. – Vol. 202. – P. 975–985.

**Servedio M. R., Hermisson J., Van Doorn G. S.** Hybridization may rarely promote speciation // J. Evol. Biol., 2013. – Vol. 26. – P. 282–285.

**Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S.** The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited // Am. J. Bot., 2014. – Vol. 101. – P. 1057–1078.

**Stebbins G. L.** The role of hybridization in evolution // Proc. Am. Philos. Soc., 1959. – Vol. 103. – P. 231–251.

**Van de Peer Y., Ashman T. L., Soltis P. S., Soltis D. E.** Polyploidy: an evolutionary and ecological force in stressful times // Plant Cell, 2021. – Vol. 33. – P. 11–26.

**Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K.** The evolutionary significance of polyploidy // Nat. Rev. Genet., 2017. – Vol. 18. – P. 411–424.

**Veitia R. A., Birchler J. A.** Gene-dosage issues: a recurrent theme in whole genome duplication events // Trends Genet., 2021. DOI: 10.1016/j.tig.2021.06.006

**Vicent C. M., Casacuberta J. M.** Impact of transposable elements on polyploid plant genomes // Ann. Bot., 2017. – Vol. 120. – P. 195–207.

**Wang M., Wang P., Lin M., Ye Z., Li G., Tu L., Shen C., Li J., Yang Q., Zhang X.** Evolutionary dynamics of 3D genome architecture following polyploidization in cotton // Nat. Plants, 2018. – Vol. 4. – P. 90–97.

**Yakimowski S. B., Rieseberg L. H.** The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology // Amer. J. Bot., 2014. – Vol. 101. – P. 1247–1258.

**Yi S. V., Goodisman M. A.** The impact of epigenetic information on genome evolution // Philos. Trans. Roy. Soc. B., 2021. – Vol. 376. – P. 20200114.

**Zhang H., Bian Y., Gou X., Zhu B., Xu C., Qi B., Li N., Rustgi S., Zhou H., Han F., Jiang J.** Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat // Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A., 2013. – Vol. 110. – P. 3447–3452.