

# Генетические основы активности и дивергентной эволюции растений

А.Б. Савинов

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
603022 Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23  
sabcor@mail.ru*

Активность растений понимается автором как обусловленные их потребностями характер и интенсивность взаимодействия с окружающей средой (абиотической и биотической), то есть в принципе – это их борьба за существование. Активность растений задается их управляющими подсистемами: генетической, гормональной, электрофизиологической, среди которых ведущей является генетическая подсистема. В соответствии с этим на основе современных данных, в том числе палеогеномных исследований, освещается ряд генетических основ активности и дивергентной эволюции растений: редуцирующая эволюция морфоструктур и генов, межвидовая гибридизация и полиплоидия, горизонтальный перенос генов, геномная ковариация и геномная коэволюция, формирование *Sun*-генов в процессе коэволюции растений, про- и эукариот.

Активность растения – это обусловленные его потребностями характер и интенсивность взаимодействия с окружающей средой (абиотической и биотической) [Савинов, 2015, 2024; Савинов, Никитин, 2017]. В этом аспекте активность растения в принципе выражает его борьбу за существование [Савинов, 2024]. В онтогенезе растение проявляет множество видоспецифичных форм активности (взаимодействий), усиливая действия в отношении одних экологических факторов, и ослабляя – в отношении других. Активность растений задается их управляющими подсистемами: генетической, гормональной, электрофизиологической, среди которых ведущей является генетическая подсистема [Полевой, 2001], хранящая наследственную информацию и управляющая синтезом биополимеров клетки, в частности ферментов.

Выяснение эволюции геномов и генетических основ активности растений стало возможно благодаря развитию палеогеномики и эволюционной геномики. Палеогеномика как наука возникла в начале 2000-х годов, и ее предметом стали реконструкции и анализ геномов организмов, не существующих в настоящее время [Willerslev et al., 2007; Heintzman et al., 2015]. Палеогеномный анализ может дать представление о том, когда и как эволюционировали те или иные признаки организмов, а также о том, как вымершие организмы связаны с современными видами и популяциями.

Появление и дальнейший прогресс палеогеномики стали возможны благодаря достижениям в технологиях восстановления последовательнос-

тей ДНК (секвенированию) в сохранившихся остатках организмов, благодаря изучению этих последовательностей с помощью современных методов секвенирования и сбора полных геномов из сложных наборов часто сильно поврежденных коротких фрагментов ДНК, либо на основе анализа геномов ныне живущих форм [Schwörer et al., 2022; Dalén et al., 2023].

В связи с этим в палеогеномике используются как методы извлечения древней ДНК из музейных экспонатов, кернов льда, археологических или палеонтологических объектов, так и способы извлечения генетической информации о геномах древних организмов на основе сравнительного анализа геномов родственных им рецентных форм [Pont et al., 2019].

Палеогеномика тесно связана с эволюционной геномикой. Эволюционная геномика – это область науки, которая изучает геномы разных организмов, сравнивая их состав и организацию для выявления эволюционных закономерностей и родства между видами [Mitchell-Olds, Clauss, 2002; Gao et al., 2018; Zhang et al., 2020]. Она использует сравнительную геномику и анализирует полные последовательности геномов, чтобы понять, как гены и геномные перестройки влияют на эволюцию. Ключевые задачи в этой научной области включают выявление геномных перестроек, поиск гомологичных генов и молекулярных маркеров отбора.

Таким образом, палеогеномика помогает реконструировать эволюционную историю видов, а эволюционная геномика – анализировать измене-

ния в геномах, которые сопровождают эволюцию существующих видов организмов, но, очевидно, были характерны и для вымерших форм.

На макроэволюционном уровне среди важнейших генетически обусловленных событий было возникновение у растений одного из ароморфозов – устьиц, а последовавшая затем эволюция устьичного аппарата и произошедшая в ряде групп растений его редукция (частичная или полная) сопровождали дивергенции эмбриофитов [Clark, 2023]. Исследования в области эволюционной геномики и палеогеномные исследования показали, что ряд генов основных замыкающих клеток устьиц, включая гены SPCH/MUTE, SMF и FAMA, появляются у общего предка эмбриофитов, но затем устьица мохообразных претерпели редуцированную эволюцию параллельно с редуцированной эволюцией генов: еще у предка печеночников был утрачен ряд генов, ответственных за развитие и функции устьиц (FAMA, SMF, POLAR, EPF1, TMM, SLAC1) [Harris et al., 2020; Clark, 2023], поскольку Hepaticophyta преобразовали механизм газообмена и утратили устьичный аппарат.

Аналогичные явления сопровождали переход ряда групп цветковых растений в водные экосистемы. Это вызвало явления редукции устьиц и утраты соответствующих генов (TMM, BLUS1, EPFL9, EPF2, MUTE, SPCH) у всех *Alismatales*, а в ходе дивергенции этой группы редуцированная эволюция у них определялась также деградацией генов EPF1, CHX20, FAMA (у *Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea*), SLAC1 (у *Thalassia*, *Cymodocea*) [Clark, 2023; Ma et al., 2024]. Причем конвергентные редукции произошли в тех же семействах генов, что и у печеночников, утративших устьичный аппарат [Clark, 2023].

Но такие явления касались лишь относительно небольшой части *Plantae*, тогда как у большинства их представителей филогенез осуществлялся, в частности, благодаря эволюции устьичного аппарата, поскольку его структурно-функциональные признаки во многом обеспечивают адаптационез и обуславливают один из важнейших показателей активности растений – *устьичную проводимость (stomatal conductance)* (УП), то есть скорость газообмена растения с атмосферой (поглощение диоксида углерода, выделение кислорода при фотосинтезе) и скорость транспирации (выделение воды в виде водяного пара) через устьица [Jiang et al., 2006; Gago et al., 2016]. Процессы УП, проводимости мезофилла и первичного метаболизма сложно взаимосвязаны, причем скорость фотосинтеза сильно коррелирует с величиной УП

[Gago et al., 2016; Yang et al., 2021]. Все эти взаимосвязи регулируются сотнями генов, в совокупности образующих полигенную сеть регуляции [Elfarargi et al., 2023]. Отношение скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> к УП отражает другой важный параметр – *эффективность использования воды (ЭИВ)* растениями [Petřík et al., 2023]. Дивергенция крупных ветвей *Plantae*, в частности эволюция папоротников, голосеменных и цветковых растений сопровождалась специфичными (для каждой из этих групп) механизмами оптимизации УП и ЭИВ [Yang et al., 2021]. Параллельно росла интенсивность фотосинтеза от самых низких значений у бриофитов до самых высоких – у покрытосеменных [Flexas, Carriqui, 2020]. Среди последних у биологически прогрессирующих злаков (*Poaceae*) и осок (*Cyperaceae*) произошло, в частности, расширение ряда семейств генов (POLAR, SPCH и ABI) в основном за счет генов, участвующих в развитии близких по строению типов гантелевидных устьиц, которые по сравнению с более распространенными почковидными устьицами, существенно повышают ЭИВ [Menezes et al., 2025]. Наряду с этим и *полная дупликация генома (ПДГ)* может существенно влиять на УП, на процессы синтеза/деградации хлорофилла и скорость фотосинтеза. Так, например, сравнение диплоидной и тетраплоидной форм *Chrysanthemum nankingense* Hand.-Mazz. показало, что ПДГ усиливает фотосинтетическую способность тетраплоида в основном потому, что количество генов, связанных с синтезом хлорофилла, в тетраплоидной форме растения увеличилось (соответственно возросло содержание хлорофиллов a, b и количество хлоропластов на клетку), а количество генов, связанных с деградацией хлорофилла – снизилось [Dong et al., 2017].

Генетическая дивергенция наземных растений на уровне пластомов [Wicke et al., 2011] в основном сопровождалась некоторыми их структурными перестройками, редукциями и дубликациями ряда генов, хотя для пластидных хромосом наземных *Plantae* характерен, как правило, структурный консерватизм и они эволюционируют медленнее, чем их митохондриальные и ядерные аналоги. Однако предками эмбриофитов были потеряны хлоропластные гены *tufA*, *rpl5*, *ftsH*, *odpB* и приобретен ген *usc2*; в ходе дальнейшей эволюции эмбриофитов в их пластомах был утрачен ген *cysA/T/W*, у роколистников – еще и ген *cys/T/W*, а у голосеменных и покрытосеменных – гены *rpl21* и *chlB/L/N*; но пластомами двух последних групп растений были также приобретены гены *rps7*,

3'-*rps12*, *ycf2*, *ndhB*; эти же гены (за исключением гена *ndhB*) появились и в пластомах лептоспорангиатных папоротников [Wicke et al., 2011].

Особо важную роль имел эволюционный переход от C<sub>3</sub>- к C<sub>4</sub>-фотосинтезу, в котором отразился очередной ароморфоз цветковых растений, позволивший им процветать в условиях сильной инсоляции и аридизации территорий. Формирование этого ароморфоза потребовало значительных изменений в экспрессии ряда генов (BASS, PPK-RP1, NDH1, CUE1, PPT, PPa6), вызвавшей усиление активности кодируемых ферментов, а мутации, модифицировавшие эти ферменты и «давшие» им новые каталитические функции, были закреплены естественным отбором в ходе эволюции C<sub>4</sub>-фотосинтеза [Lyu et al., 2024; Lauterbach et al., 2025]. САМ-фотосинтез явился еще одной важной эволюционной инновацией, также позволяющей цветковым растениям адаптироваться к жарким и сухим условиям за счет высокой ЭИВ. Эволюционный переход ряда покрытосеменных растений к САМ-фотосинтезу был, в частности, связан с усилением экспрессии семейства генов РРСК и дубликации семейства генов РЕРС [Yang et al., 2019], а также с перестройкой паттерна экспрессии генов *diel*, связанных с обеспечением функций устьиц [Moseley et al., 2019].

Что касается видообразования растений, то в нем также большую роль играют изменения генома, прежде всего межвидовая гибридизация и полиплоидия [Родионов и др., 2020; Родионов, 2022, 2023; Clark, 2023]. В геномах растений спонтанно и как реакция на действие экологических факторов возникают дубликации генов, при этом амплификация их и мобильных элементов считается основным генетическим механизмом, обеспечивающим быстрый адаптивный ответ растений на вызовы внешней среды [Сергеева, Салина, 2011; Коо et al., 2018; Родионов, 2022]. Например, полагают, что дубликация генов и фракционирование генома явились факторами видообразования и экспансии злаков в эпоху существенного похолодания климата в конце мела [Zhang et al., 2022], а предусловиями для адаптации злаков к таким условиям было, во-первых, возникновение в геноме протозлаков (вследствие предшествующей ПДГ) особого семейства AP1/FUL-подобных генов *ful1-ful4* – основных регуляторов яровизации [Wu et al., 2017; Zhang et al., 2022; Родионов, 2022]; во-вторых, был важен сформировавшийся кластер генов факторов транскрипции СВФ, повышающих устойчивость растений к низким температурам, засухе и солевому стрессу [Zhang et al.,

2021; Родионов, 2022]. Белки-экспансины также явились модуляторами адаптации растений к стрессовым факторам, потому расширение семейства генов, кодирующих экспансины, также способствовало прогрессивной эволюции растений [Wang et al., 2024; Dabravolski, Isayenkov, 2025].

Согласно филогеномным исследованиям, важным фактором дивергентной эволюции растений является и горизонтальный перенос генов (ГПГ) между разными ветвями Plantae [Chen et al., 2021]. Предполагается, что благодаря ГПГ, растения-реципиенты приобретают защиту от патогенов, стрессовых факторов и более эффективную регуляцию световой сигнализации [Li et al., 2014; Ma et al., 2022]. Например, от роголистников к папоротникам был перенесен ген неохрома (особого фоторецептора), что позволило ряду папоротников (Cyatheaales, Polypodiales) успешно диверсифицироваться в условиях низкой освещенности в экосистемах мела/палеогена [Li et al., 2014]. У цветковых растений обмен генами в филогенезе (в процессе диверсификации) отмечен между видами ряда групп злаков (Oryzoideae, Pooideae, Andropogoneae, Chloridoideae, Paniceae) [Hibdige et al., 2021]. При этом донорами многих генов были представители Andropogoneae, а реципиентами – в основном наиболее родственные им виды Paniceae. Выявлены переносы ретротранспозонов LTR (обуславливающих устойчивость растений к болезням) между видами *Vitis* и 21 другим видом растений из 14 различных семейств [Park et al., 2021]. Обсуждаются различные варианты ГПГ: посредством вирусных и бактериальных векторов, арбускулярных микоризных грибов, насекомых-фитофагов, переноса пыльцы близкородственных видов [Pereira et al., 2023].

Прогрессивную эволюцию многих групп Plantae инициировали также генетические диверсификации и изменения активности генов, обусловленные коэволюцией растений, про- и эукариот (например, насекомых и птиц, участвующих в опылении растений, эндофитных бактерий, эндофитных и микоризных грибов и т.п.) [Жуков и др., 2016; Iolkina et al., 2019; Проворов, Тихонович, 2023; Sullivan et al., 2023; Frachon, Schiestl, 2024; Darragh et al., 2025]. Так, виды рода *Costus*, опыляемые колибри (не ориентирующимися на цветочные запахи), в процессе коэволюции с этими птицами утратили или ослабили аромат цветков вследствие подавления экспрессии генов TPS, связанных с выделением цветочного запаха, тогда как другие виды рода *Costus*, но опыляемые пчелами (в Северной и Южной Америке), либо

сохранили цветочный аромат, либо приобрели более разнообразный его профиль, поскольку эти одоранты привлекательны для насекомых-опылителей [Darragh et al., 2025]. В эксперименте по опылению *Brassica rapa* L. (в 9 поколениях) шмелями *Bombus terrestris* L. по сравнению с контролем (без опыления шмелями) отмечено явление относительно быстрой геномной эволюции опыляемого растения: в отношении семейств генов ABCG (участвующих в эмиссии летучих органических соединений) и UCN (влияющих на признаки строения побегов) выявлено несколько новых вариантов однонуклеотидного полиморфизма (SNP), значительные изменения частот аллелей в нескольких локусах, увеличение неравновесного сцепления генов (LD) и уменьшение числа блоков гаплотипа [Frachon, Schiestl, 2024]. Все это сопровождалось фенотипическими изменениями у *B. rapa*, выразившимися в увеличении эмиссии запаха и высоты растений.

Активная геномная ковариация и геномная коэволюция проявляются между вертикально передающимися эндофитными грибами и их растениями-хозяевами [Sullivan et al., 2023], а также в бобово-ризобиальных и арбускулярно-микоризных симбиозах [Жуков и др., 2016; Igolkina et al., 2019; Проворов, Тихонович, 2023]. В частности, у различных бобовых выявлено более 40 регуляторных *Сут*-генов (симбиотических генов), посредством которых осуществляется, например, контроль рецепции сигнальных молекул микросимбионтов (бактерий-ризобий), активации сигнального каскада, общего для бобово-ризобиального и арбускулярно-микоризного симбиозов, и последующих транскрипционных изменений в коре корней [Жуков и др., 2016]. Для обозначения образующихся

при симбиозе *надвидовых генетических систем* (НГС) в последнее время часто используется понятие «хологеном», трактуемое как совокупность всех генов, макроорганизма-хозяина и ассоциированного с ним сообщества микробов [Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2018]; другой термин – «симгеном», по мысли автора [Савинов, 2012, 2024], должен означать объединение в НГС не только генов микробного сообщества и хозяина, но и генов симбионтов-эукариот (например, генов фитонематод – см. [Abd-Elgawad, 2022; Conceição et al., 2023]), при этом симгеному соответствует симфеном – система интегрированных фенотипов хозяина и его симбионтов. По мнению Н.А. Проворова и И.А. Тихоновича [2023], до стадии «хологенома» промежуточной является система «симбиогенома», состоящая из функционально сопряженных генов, контролирующая отношения партнеров по симбиозу. Указанные авторы полагают, что, например, в бобово-ризобиальном симбиозе симбиогеном включает гены, определяющие: а) узнавание партнеров и развитие клубеньков посредством, во-первых, бактериальных *nod*-генов синтеза сигнальных липо-хито-олигосахаридных Nod-факторов и, во-вторых, с участием растительных *NFR*-генов для их рецепции; б) метаболическую интеграцию партнеров посредством бактериальных *nif*/*fix*-генов синтеза нитрогеназы и растительных генов *GS/GOGAT/AAT* для ассимиляции продуктов N<sub>2</sub>-фиксации; при этом коэволюция партнеров по этим генам на популяционном и филогенетическом уровнях обычно сопровождается сужением специфичности симбиоза и повышением его эффективности, а в эволюционной перспективе эти процессы могут привести к преобразованию временных симбиогеномов в облигатные хологеномы.

## Литература

Жуков В.А., Штарк О.Ю., Неманкин Т.А., Крюков А.А., Борисов А.Ю., Тихонович И.А. Генетическое картирование симбиотических генов у гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Сельхозбиология. – 2016. – Т. 51. – № 5. – С. 593–601.

Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. – 2001. – Т. 48. – № 4. – С. 631–643.

Проворов Н.А., Тихонович И.А. Симбиогенетика и симбиогенез: молекулярные и экологические основы интегративной эволюции // Генетика. – 2023. – Т. 59. – № 2. – С. 135–146.

Родионов А.В. Тандемные дубликации генов, эуплоидия и вторичная диплоидизация – генетические

механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений // Turczaninowia. – 2022. – Т. 25. – № 4. – С. 87–121.

Родионов А.В. Эуплоидия как способ видообразования у растений // Генетика. – 2023. – Т. 59. – № 5. – С. 493–506.

Родионов А.В., Шнеер В.С., Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Пунина Е.О., Журбенко П.М., Лоскутов И.Г., Мураренко О.В. Диалектика видов: от исходного единообразия, через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию // Бот. журн. – 2020. – Т. 105. – № 9. – С. 835–853.

Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории //

- Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 284–301.
- Савинов А.Б. Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере // Палеоботанический временник. – 2015. – № 2. – С. 155–160.
- Савинов А.Б. Активность и эволюция биосистем. – Н. Новгород: ННГУ, 2024. – 105 с.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. – 2017. – Т. 6. – № 3. – С. 20–39.
- Сергеева Е.М., Салина Е.А. Мобильные элементы и эволюция генома растений // Вавиловский журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15. – № 2. – С. 382–397.
- Abd-Elgawad M.M.M. Understanding molecular plant-nematode interactions to develop alternative approaches for nematode control // Plants (Basel). – 2022. – Vol. 11. – № 16. – P. 1–20.
- Chen R., Huangfu L., Lu Y., Fang H., Xu Y., Li P., Zhou Y., Xu C., Huang J., Yang Z. Adaptive innovation of green plants by horizontal gene transfer // Biotechnol. Adv. – 2021. – Vol. 46. – P. 1–14.
- Clark J.W. Genome evolution in plants and the origins of innovation // New Phytol. – 2023. – Vol. 240. – № 6. – P. 2204–2209.
- Conceição I.L., Escobar C., Opperman C., Fourie H. Editorial: Genetics of plant-nematode interactions // Front. Plant Sci. – 2023. – Vol. 14. – P. 1–2.
- Dabravolski S.A., Isayenkov S.V. Expansins in salt and drought stress adaptation: from genome-wide identification to functional characterisation in crops // Plants (Basel). – 2025. – Vol. 14. – № 9. – P. 1–17.
- Dalén L., Heintzman P.D., Kapp J.D., Shapiro B. Deep-time paleogenomics and the limits of DNA survival // Science. – 2023. – Vol. 382. – № 6666. – P. 48–53.
- Darragh K., Kay K.M., Ramirez S.R. The convergent evolution of hummingbird pollination results in repeated floral scent loss through gene downregulation // Mol. Biol. Evol. – 2025. – Vol. 42. – № 2. – P. 1–16.
- Dong B., Wang H., Liu T., Cheng P., Chen Y. Whole genome duplication enhances the photosynthetic capacity of *Chrysanthemum nankingense* // Mol. Genet. Genomics. – 2017. – Vol. 292. – № 6. – P. 1247–1256.
- Elfarargi A.F., Gilbault E., Döring N., Neto C., Fulgione A., Weber A.P.M., Loudet O., Hancock A.M. Genomic basis of adaptation to a novel precipitation regime // Mol. Biol. Evol. – 2023. – Vol. 40. – № 3. – P. 1–18.
- Flexas J., Carricú M. Photosynthesis and photosynthetic efficiencies along the terrestrial plant's phylogeny: lessons for improving crop photosynthesis // Plant J. – 2020. – Vol. 101. – № 4. – P. 964–978.
- Frachon L., Schiestl F.P. Rapid genomic evolution in *Brassica rapa* with bumblebee selection in experimental evolution // BMC Ecol. Evol. – 2024. – Vol. 24. – № 1. – P. 1–7.
- Gago J., Daloso Dde M., Figueroa C.M., Flexas J., Fernie A.R., Nikoloski Z. Relationships of leaf net photosynthesis, stomatal conductance, and mesophyll conductance to primary metabolism: a multispecies meta-analysis approach // Plant Physiol. – 2016. – Vol. 171. – № 1. – P. 265–279.
- Gao B., Chen M., Li X., Liang Y., Zhu F., Liu T., Zhang D., Wood A.J., Oliver M.J., Zhang J. Evolution by duplication: paleopolyploidy events in plants reconstructed by deciphering the evolutionary history of VOZ transcription factors // BMC Plant Biol. – 2018. – Vol. 18. – № 1. – P. 1–19.
- Harris B. J., Harrison C. J., Hetherington A. M., Williams T. A. Phylogenomic evidence for the monophyly of bryophytes and the reductive evolution of stomata // Curr. Biol. – 2020. – Vol. 30. – № 11. – P. 2001–2012.
- Heintzman P.D., Soares A.E.R., Chang D., Shapiro B. Paleogenomics // Rev. Cell Biol. Mol. Medicine. – 2015. – Vol. 1. – № 3. – P. 243–267.
- Hibdige S.G.S., Raimondeau P., Christin P.A., Dunning L.T. Widespread lateral gene transfer among grasses // New Phytol. – 2021. – Vol. 230. – № 6. – P. 2474–2486.
- Igolkina A.A., Bazykin G.A., Chizhevskaya E.P., Provorov N.A., Andronov E.E. Matching population diversity of rhizobial nodA and legume NFR5 genes in plant-microbe symbiosis // Ecol. Evol. – 2019. – Vol. 9 (18). – P. 10377–10386.
- Jiang Q., Roche D., Monaco T.A., Hole D. Stomatal conductance is a key parameter to assess limitations to photosynthesis and growth potential in barley genotypes // Plant Biol. (Stuttg.). – 2006. – Vol. 8. – № 4. – P. 515–521.
- Koo D.H., Molin W.T., Sasaki C.A., Jiang J., Putta K., Jugulam M., Friebe B. Extrachromosomal circular DNA-based amplification and transmission of herbicide resistance in crop weed *Amaranthus palmeri* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2018. – Vol. 115. – № 13. – P. 3332–3337.
- Lauterbach M., Bräutigam A., Clayton H., Saladié M. Leaf transcriptomes from C3, C3-C4 intermediate, and C4Neurachne species give insights into C4 photosynthesis evolution // Plant Physiol. – 2025. – Vol. 197. – № 1. – P. 1–23.
- Li F.W., Villarreal J.C., Kelly S., Rothfels C.J. et al. Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2014. – Vol. 111. – № 18. – P. 6672–6677.
- Lyu H., Yim W.C., Yu Q. Genomic and transcriptomic insights into the evolution of C4 photosynthesis in grasses // Genome Biol. Evol. – 2024. – Vol. 16. – № 8. – P. 1–18.
- Ma J., Wang S., Zhu X., Sun G., Chang G., Li L., Hu X., Zhang S., Zhou Y., Song C.P. Major episodes of horizontal gene transfer drove the evolution of land plants // Mol. Plant. – 2022. – Vol. 15. – № 5. – P. 857–871.
- Ma X., Vanneste S., Chang J., Ambrosino L., Barry K. et al. Seagrass genomes reveal ancient polyploidy and adaptations to the marine environment // Nat. Plants. – 2024. – Vol. 10. – № 2. – P. 240–255.
- Menezes A.P.A., Petrone-Mendoza E., Clark J., Cozzolino S. Decoding the evolution of dumbbell stomata: insights from the developmental genes of sedges and grasses // Plant Gene. – 2025. – Vol. 42. – P. 1–12.
- Mitchell-Olds T., Clauss M.J. Plant evolutionary genomics // Curr. Opin. Plant Biol. – 2002. – Vol. 5. – № 1. – P. 74–79.

- Moseley R.C., Tuskan G.A., Yang X. Comparative genomics analysis provides new insight into molecular basis of stomatal movement in *Kalanchoë fedtschenkoi* // Front. Plant Sci. – 2019. – Vol. 10. – P. 1–11.
- Park M., Sarkhosh A., Tsovala V., El-Sharkawy I. Horizontal transfer of LTR retrotransposons contributes to the genome diversity of *Vitis* // Int. J. Mol. Sci. – 2021. – Vol. 22. – № 19. – P. 1–16.
- Pereira, L., Christin, P.-A., & Dunning, L. T. The mechanisms underpinning lateral gene transfer between grasses // Plants, People, Planet. – 2023. – Vol. 5. – № 5. – P. 672–682.
- Petrik P., Petek-Petrik A., Mukarram M., Schuldt B., Lamarque L.J. Leaf physiological and morphological constraints of water-use efficiency in C3 plants // AoB Plants. – 2023. – Vol. 15. – № 4. – P. 1–14.
- Pont C., Wagner S., Kremer A., Orlando L., Plomion C., Salse J. Paleogenomics: reconstruction of plant evolutionary trajectories from modern and ancient DNA // Genome Biol. – 2019. – Vol. 20. – № 1. – P. 1–17.
- Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I. The hologenome concept of evolution after 10 years // Microbiome. – 2018. – Vol. 6. – № 78. – P. 1–14.
- Schwörer C., Leunda M., Alvarez N., Gugerli F., Sperisen C. The untapped potential of macrofossils in ancient plant DNA research // New Phytol. – 2022. – Vol. 235. – № 2. – P. 391–401.
- Sullivan T.J., Roberts H., Bultman T.L. Genetic covariation between the vertically transmitted endophyte *Epichloë canadensis* and its host Canada wildrye // Microb. Ecol. – 2023. – Vol. 86. – № 3. – P. 1686–1695.
- Wang Z., Cao J., Lin N., Li J., Wang Y. Origin, evolution, and diversification of the expansin family in plants // Int. J. Mol. Sci. – 2024. – Vol. 25. – № 21. – P. 1–17.
- Wicke S., Schneeweiss G.M., dePamphilis C.W., Müller K.F., Quandt D. The evolution of the plastid chromosome in land plants: gene content, gene order, gene function // Plant. Mol. Biol. – 2011. – Vol. 76. – № 3–5. – P. 273–297.
- Willerslev E., Cappellini E., Boomsma W., Nielsen R. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland // Science. – 2007. – Vol. 317. – № 5834. – P. 111–114.
- Wu F., Shi X., Lin X., Liu Y., Chong K., Theißen G. The ABCs of flower development: mutational analysis of AP1/FUL-like genes in rice provides evidence for a homeotic (A)-function in grasses // Plant J. – 2017. – Vol. 89. – № 2. – P. 310–324.
- Yang X., Liu D., Tschaplinski T.J., Tuskan G.A. Comparative genomics can provide new insights into the evolutionary mechanisms and gene function in CAM plants // J. Exp. Bot. – 2019. – Vol. 70. – № 22. – P. 6539–6547.
- Yang Y.J., Bi M.H., Nie Z.F., Jiang H., Liu X.D., Fang X.W., Brodrigg T.J. Evolution of stomatal closure to optimize water-use efficiency in response to dehydration in ferns and seed plants // New Phytol. – 2021. – Vol. 230. – № 5. – P. 2001–2010.
- Zhang H., Gong Y., Sun P., Chen S., Ma C. Genome-wide identification of CBF genes and their responses to cold acclimation in *Taraxacum kok-saghyz* // Peer J. – 2021. – Vol. 10. – P. 1–18.
- Zhang L., Wu S., Chang X., Wang X., Zhao Y., Xia Y., Trigiano R.N., Jiao Y., Chen F. The ancient wave of polyploidization events in flowering plants and their facilitated adaptation to environmental stress // Plant Cell Environ. – 2020. – Vol. 43. – № 12. – P. 2847–2856.
- Zhang L., Zhu X., Zhao Y., Guo J., Zhang T. Phylotranscriptomics resolves the phylogeny of Poideae and uncovers factors for their adaptive evolution // Mol. Biol. Evol. – 2022. – Vol. 39. – № 2. – P. 1–24.