

Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере

А.Б. Савинов

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1
sabcor@mail.ru

Сложности познания филогенеза живых организмов и формирования рациональной теории эволюции во многом обусловлены противоречивыми представлениями о движущих силах и механизмах биологической эволюции. В частности, в разное время и разными специалистами к движущим силам эволюции организмов были, например, отнесены: дупликация генов [Оно, 1973], естественный отбор [Яблоков, Юсуфов, 2004], совокупность экосистемных и космических факторов [Красилов, 1986], структурно-функциональные проявления живой клетки (т.е. «сама жизнь») [Камшилов, 1972], активность организмов [Чайковский, 2008]. При этом многие исследователи, начиная с Ж.Б. Ламарка и Ч.Дарвина, осознают (нередко стихийно) значение совместного влияния на адаптацию диалектически взаимосвязанных эндо- и эктогенетических факторов, т.е. особенностей организации представителей данного биологического вида и условий его обитания.

С другой стороны, важным отличием живого организма от неживого объекта является то, что «при обмене веществ организмы поддерживают свой системный гомеостаз (то есть сохраняют динамическое постоянство своей организации), *активно* (выделено мной. – А.С.) контролируя процессы метаболизма и делая их направленными и избирательными» [Иорданский, 2011, с. 9]. А обуславливающая гомеостаз «борьба за существование охватывает *все формы активности особей* (выделено мной. – А.С.), направленные на поддержание жизни и размножение» [Яблоков, Юсуфов, 2004, с. 131]. При этом возникает «нестатистическая упорядоченность изменчивости» организмов и «на жернова отбора приходит не хаотическая масса» [Мейен, 2007, с. 230], а совокупность активных, гомеостатических систем с индивидуальными отличиями в организации и метаболизме (поведении).

Приведенные цитаты, характеризующие взгляды представителей разных направлений современного российского эволюционизма, показывают, что так или иначе признается следующее: живые системы (в ракурсе всех уровней их организации) вынуждены непрерывно, активно реагировать на возникающие экологические изменения и быстро вырабатывать необходимые приспособления к условиям местообитания, а не только «ждать» появления случайных мутаций и результата действия отбора в отдаленном будущем [Савинов, 2008, 2009]. При этом, согласно концепции А.М. Оловникова [2009], адаптациогенез осуществляет *креатрон* организма, эпигенетические механизмы которого обеспечивают активную адаптацию данного биологического вида и массовую «передачу» (в пределах вида) половым клеткам (а через них – и потомкам) информации о новых, вынужденных «упражнениях» (в широком смысле) структур организма (на всех его уровнях) в изменяющихся условиях внешней среды.

Таким образом, хотя биотические и абиотические факторы внешней среды оказывают значительное влияние на характер эволюции организмов, но их активность имеет решающее значение для адаптациогенеза: с одной стороны, «ассимилируя» необходимые элементы внешней среды, с другой – в известной степени автономизируясь от эктогенетических факторов, организмы осуществляют свое индивидуальное и историческое развитие в пределах экологических ниш.

Цель данной статьи – попытаться наметить подходы к исследованию активности растений как ведущего фактора (движущей силы) их эволюции в древней и современной биосфере на основе ранее предложенных автором концептов и способов оценки активности биосистем [Савинов, 2015].

Активность как атрибут биосистем и возможные способы ее оценки

Несмотря на широчайшее использование термина «активность», общего определения этого понятия не обнаруживается в биологической литературе и даже считается [Чайковский, 2008], что такое определение дать крайне затруднительно, а потому приемлемо чисто интуитивное понимание активности как всеохватывающей сущности организации и развития материальных систем.

Для преодоления этой казусной ситуации автор предложил следующее определение [Савинов, 2015]: *активность материальной системы (в том числе живой) есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой, то есть с другими системами, в единицу времени.*

Из этого определения следует, что активность системы (биосистемы) характеризуется:

1) формой (характером) взаимодействия с другими системами, в частности, тем, вступает ли (и как) система в это взаимодействие или уклоняется от него;

2) напряженностью, скоростью взаимодействия (информационного, энергетического, вещественного).

Логично считать, что активность адаптирующихся систем в первую очередь задается их управляющими подсистемами [Савинов, 2010], но зависит и от структурно-функциональных особенностей исполнительных подсистем, а также от воздействий окружающей среды. В живых организмах управляющие подсистемы – генотип, нервная и гуморальная системы (подсистемы) – определяют характер активности остальных подсистем, но и деятельность последних диалектически корректирует активность управляющих подсистем по каналам обратной связи [Савинов, 2006].

Активность генотипа определяется строением ДНК (хромосом). Последнее обуславливает взаимодействия элементов ДНК между собой и с окружающей их средой [Савинов, 2010]. Эти взаимодействия могут быть разной природы. Ак-

тивация генов происходит под влиянием энергии из внешней среды (экосистемы) и от взаимодействующих с генами продуктов трансляции и транскрипции [Чадов, 2007].

В соответствии с авторским определением понятия «активность», связь структурно-функциональных и информационных характеристик системы с ее активностью (А) была выражена формулой [Савинов, 2015]:

$$A = H/t \quad (1),$$

где Н – количество информации (бит, байт), экзогенно полученное или эндогенно созданное биосистемой (ее структурно-функциональным матриксом) за единицу времени t (например, в секунду).

Величина Н в формуле (1) определяется известной формулой Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^n P_i \log_a P_i \quad (2).$$

В формуле (2) P_i есть частота какого-либо события, например, частота проявления в популяции: а) фенотипических признаков (фенов), б) частота посещения разных видов энтомофильных растений насекомыми-опылителями и т.п.

Было также показано [Алимов и др., 2013], что поток информации (I), проходящий через систему, связан с потоком энергии (Q) через нее:

$$I = Q/K \quad (3),$$

где К (Кельвин) – единица термодинамической температуры, равная $1/273,16$ части термодинамической температуры тройной точки воды.

Тогда из формул (1) и (3) следует, что активность системы (А) связана с потоком энергии (Q) через нее в единицу времени:

$$A = Q/K \cdot t \quad (4).$$

Понятно, что величина активности живых организмов должна изменяться в некоторых пределах, специфичных для каждого биологического вида.

Активность растений как движущая сила их эволюции в древних и современных экосистемах

Активность растений, как и других организмов, главным образом задается их управляющими подсистемами. Отчасти корректируя системную концепцию организации растительного организма, предложенную В.В. Полевым [2001], управляющими подсистемами растения, очевидно, в первую очередь следует считать взаимосвязанные генетическую, гормональную и электрофизиологическую подсистемы регуляции.

Среди этих подсистем по степени значимости, несомненно, ведущей является генетическая подсистема, управляющая синтезом биополимеров клетки, в частности ферментов. Гормональная подсистема растений (менее изученная) оказывает управляющее воздействие на их метаболизм путем синтеза, транспорта, связывания, освобождения, распада, действия и взаимодействия фитогормонов [Полевой, 2001]. Электрофизиологи-

Таблица

Размеры геномов (1С, Мб) рецентных групп растений разного филогенетического положения

Группа	Вариации размера генома	Средний размер генома
Мхи	205–1933	479
Плауны	2800–11728	7264
Хвоши	11492–11883	11687
Папоротники	430–11427	6309
Хвойные	6500–37000	21570
Покрытосеменные	540–11296	4077

ческая подсистема регуляции (взаимодействующая с гормональной) включает структуры, обуславливающие возникновение градиентов и осцилляции мембранных биопотенциалов и распространяющихся электропотенциалов [Опритов и др., 1991].

Генетическая подсистема управления растений, представленная их генотипами (геномами), обнаруживает существенные различия в разных филогенетических группах растений, в частности это касается размеров и организации геномов. Количество ядерной ДНК в клетках организмов, в частности растений, обычно выражают в единицах массы – пикограммах (пг). С учетом важного для темы активности информационного аспекта необходимо учитывать, что 1 пг ДНК = 978 Мб (megabase pairs) – миллион пар нуклеотидов, единица измерения количества генетической информации [Doležel et al., 2003].

Исследования показывают, что в процессе эволюции растений от низших (эволюционно древних) к высшим (эволюционно молодым) формам сильно варьировали генетические показатели (1С – размер генома, 2С – количество ядерной ДНК в диплофазе, число хромосом, уровень плоидности) во всех группах растений, независимо от их филогенетического положения [Voglmayr, 2000; Bennett, Leitch, 2001; Ahuja, Neale, 2005; Рыковский, 2011; Шереметьев и др., 2011].

Эти данные позволили рассчитать размеры геномов (1С) у рецентных групп растений разного филогенетического положения (см. таблицу). Полученные данные показывают, что наименьшим средним размером генома обладают мхи (наиболее древние, проще других организованные, но широко распространенные наземные растения), а наибольшим – хвойные (также весьма древние по происхождению, но морфологически и биологически значительно более прогрессивные, чем споровые). У единственного рецентного представителя гинкговых (широко представленных в геологическом прошлом древних голосеменных) размер генома [Ritland, 2012] не меньше, чем у многих споровых и сравнительно эволюционно древних видов хвойных, и составляет 9731 Мб (по нашим расчетам).

Хотя покрытосеменные (эволюционно наиболее молодые и наиболее биологически прогрессивные) по среднему количеству ядерной ДНК занимают промежуточное положение между другими растениями, важно отметить, что размер генома у цветковых растений сильно варьирует [Шереметьев и др., 2011]. По этому показателю однодольные травы по среднему размеру генома не уступают высшим споровым и многим голо-

семенным. В целом среди покрытосеменных наименьшими средними размерами геномов (по нашим расчетам на основе литературных данных) обладают эволюционно древние жизненные формы двудольных – деревья (1516 Мб) и кустарники (2738 Мб), а наибольшими – относительно эволюционно молодые (и, как считается, неотенические) однодольные травы (11296 Мб).

Очень сложно судить о размерах геномов у вымерших групп растений (древнейших голосеменных, чекановских, кейтониевых, беннеттитовых, кордаитовых и др.), широко распространенных и доминировавших в древних экосистемах. Однако представляют большой интерес попытки исследований в этом направлении, начатых недавно [Franks et al., 2012; Lomax et al., 2014]. Эти работы основаны на выявленных корреляциях между размерами клеток (и их элементов) в листьях рецентных и ископаемых растений, размером их генома (гипотетического для ископаемых растений) и динамикой концентрации CO₂ в атмосфере древних и современных экосистем. Понятно, что результаты таких исследований дают возможность лишь предположительных оценок, но они свидетельствуют о том, что в течение последних 400 млн лет для адаптациогенеза растений была характерна тенденция снижения количества ядерной ДНК в растительных клетках. При этом на фоне этой общей тенденции гипотетический размер генома древних групп растений в отдельные периоды эволюции биосферы сильно колебался. В связи с этим интересно отметить, что у покрытосеменных, достигших, как считается, высшего уровня организации [Красилов, 1973] и являющихся самой биологически прогрессивной группой (по числу видов, широте распространения, численности в большинстве биомов), вновь наблюдается некоторое увеличение размера генома в эволюционно молодых ветвях. Такое явление отчетливо выражено в ряду жизненных форм: деревья – кустарники – двудольные лианы – двудольные травы – пальмы – однодольные лианы – однодольные травы. Размер генома у последних форм (как самых эволюционно молодых) в среднем на

порядок больше, чем у деревьев, являющихся древнейшими жизненными формами цветковых [Шереметьев и др., 2011].

Чем обусловлены процессы увеличения или уменьшения размера генома у отдельных групп растений разного эволюционного возраста, как эти процессы связаны с активностью представителей данных групп и как в результате все эти явления сказываются на характере эволюции растений?

Попытаемся высказать некоторые соображения по этим непростым вопросам, исходя из концепций автора [Савинов, 2015] и опираясь на литературные данные по теме предпринятого теоретического исследования.

Прежде всего следует отметить, что по имеющимся данным ДНК ядерного генома многих растений содержит различные классы повторяющихся последовательностей ДНК, часть которых может кодировать белки, необходимые для метаболизма и воспроизводства растения, а функция другой, как нередко считается, состоит лишь в «обслуживании» размножения самих себя как мобильных генетических элементов [Щербань, 2014].

Известно, что повторяющиеся последовательности являются основным компонентом генома растений и, например, у злаков они могут составлять до 90–95% ядерной ДНК [Flavell et al., 1974; Paux et al., 2006]. Образование большого количества повторяющихся последовательностей в ДНК многих видов разных групп растений ускоряет эволюцию растительного генома, и хотя адаптивная значимость появления множества таких последовательностей и мобильных генетических элементов в геномах остается во многих случаях невыясненной, тем не менее, ряд данных указывает на роль этого явления в адаптации растений к стрессовым воздействиям среды обитания и селективное преимущество генотипов, генерирующих большее разнообразие в составе различных фракций повторяющихся последовательностей ДНК [Сергеева, Салина, 2011; Щербань, 2014]. Значительное обогащение ДНК эукариот некодирующими элементами объясняют уникальной комбинаторикой объединения (альтернативным сплайсингом) универсальных экзон их генов (и доменов белков) в филогенезе и во время экспрессии генов [Babushok et al., 2007].

С другой стороны, вынужденное увеличение объема ДНК, по-видимому, может усложнять метаболические и репродуктивные процессы у растений. Действительно, исследования показали, что растения с крупными геномами хуже адаптируются к загрязнению почв тяжелыми металлами [Vidic et al., 2009], к экстремальным

климатическим условиям, в частности пустынь, поскольку после редких дождей растения развиваться там должны быстро, а это возможно лишь при малом размере генома: 390–1300 Мб [Sliwiska et al., 2009; Wang et al., 2009]. Видимо, поэтому кроме увеличения размера генома за счет амплификации мобильных генетических элементов, у растений возникли также и противодействующие механизмы – для удаления части повторяющихся последовательностей ДНК из геномов [Сергеева, Салина, 2011].

Причинами негативного влияния на адаптогенез растений сильно увеличенного количества их ядерной ДНК могут быть следующие явления. Во-первых, при большом размере генома меньше скорость деления клеток [Gregory, Hebert, 1999]. Во-вторых, известно, что процесс транскрипции требует больших затрат энергии в виде АТФ [Гвоздев, 1996]. В связи с этим, очевидно, что, например, хвойные со средним размером генома 21570 Мб (см. таблицу) будут нести больше существенных энергетических затрат, чем покрытосеменные (в том числе однодольные травы со средним размером генома 11296 Мб), даже если принять, что у растений транскрибируется 10% генома.

В перспективе, при наличии соответствующих данных можно, по-видимому, количественно оценить различия в активности этих двух групп растений (в частности, в энергетическом аспекте) с использованием формул 1–4 (см. выше). Хотя даже теоретически из этих формул следует, что хвойные, несут больше энергетических и информационных «издержек» в единицу времени, чем покрытосеменные, которые при меньшем размере генома могут быстрее и эффективнее использовать свою генетическую информацию и энергию, быть «рационально» активнее в индивидуальном и историческом развитии, что подтверждается сравнительными исследованиями [De Schepper et al., 2013].

Очевидно, качественной характеристикой активности, «стратегией» биологически прогрессирующих рецентных растений, например, злаков является достижение компромисса между необходимостью, с одной стороны, увеличивать размер генома, а с другой – нивелировать отрицательные последствия этого для жизнедеятельности. В результате такие растения сформировали достаточно большой размер генома, но оптимальной величины и состава, что позволяет сочетать преимущества генетического разнообразия и достаточно интенсивного метаболизма, которые обеспечивают биологический прогресс. Вероятно также, что до начала кайнозоя хвойные на основе своей организации в достаточной мере

могли осуществлять указанную компромиссную стратегию. Но, по-видимому, в условиях слишком быстрого антропогенного изменения параметров современной биосферы (в частности, климатических и связанных с ними биотических, таких, например, как усиление активности фитопатогенов), очень большой размер генома, с одной стороны, и недостаточные метаболические возможности хвойных, с другой, могут войти в отношения дисгармонии. Как считается, такое явление весьма вероятно вследствие дефицита у этих растений некоторых классов регуляторной РНК, ограничивающих активность транспозонов [Lu et al., 2007; Dolgosheina et al., 2008; Вешняковская, 2014].

Наряду с генетической подсистемой не меньшую роль в регуляции активности растений играют также их гормональная и электрофизиологическая подсистемы [Полевой, 2001]. Однако пока оценить их значение еще сложнее, поскольку эти подсистемы гораздо меньше изучены в традиционных аспектах, не говоря об эволюционном.

Но исследование эволюции этих подсистем необходимо и перспективно. Например, благодаря работам отечественных биофизиков намечены аспекты эволюционных исследований электрогенеза растений [Оприлов и др., 1991; Пятагин, 2003, 2008]. В частности, была высказана гипотеза о том, что в процессе эволюции способность растений к опережающему отражению совершенствовалась: порог генерации потенциала действия на клеточной мембране снизился до

минимума, а продолжительность биоэлектрического ответа растительной клетки на внешний стимул (например, температурный) уменьшилась на несколько порядков [Пятагин, 2003]. Это, как считается, и позволило покрытосеменным травянистым растениям реагировать на перепад температур окружающей среды всего в несколько градусов, готовясь к возможному последующему стресс-воздействию.

Особый аспект активности составляет симбиогенез, проявляющийся у большинства растений в коэволюционных, структурно-функциональных взаимодействиях с микоризными и эндофитными грибами, эндофитными бактериями и паразитическими растениями [Савинов, 2012, 2014]. Считается, что симбиогенез играл не последнюю роль в происхождении сосудистых растений и колонизации ими суши [Гамалей, 2012]. Так или иначе, но, очевидно, с девона в наземных экосистемах растения вместе с микоризными грибами, а много позже еще и с растениями-паразитами и гемипаразитами интегрированы в особые симбиосистемы – геосимбиозы [Савинов, 2014], что существенно влияет на организацию и развитие экосистем.

Таким образом, проблема активности растений как фактора их эволюции позволяет интегрировать данные из различных областей биологии, в том числе палеоботаники, и в новых, перспективных аспектах рассматривать вопросы эволюции растений в древних и современных экосистемах биосферы.

Благодарности

Автор признателен Е.А. Ерофеевой (Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород) за полезное обсуждение отдельных положений статьи.

Литература

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. – СПб.: Наука, 2013. – 343 с.
- Вешняковская Е. Сосны на закате биологической эволюции // Наука и жизнь. – 2014. – №8. – С. 45–51.
- Гамалей Ю.В. Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизации ими суши // Ранняя колонизация суши. – М.: ПИН РАН, 2012. – С. 138–156.
- Гвоздев В.А. Механизмы регуляции активности генов в процессе транскрипции // Сорос. образов. журн. – 1996. – №1. – С. 23–31.
- Иорданский Н.Н. Организмы, виды и эволюция. – М.: ЛИБРОКОМ, 2011. – 176 с.
- Камшилов М.М. Фенотип и генотип в эволюции // Проблемы эволюции. – Т. 2. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 28–44.
- Красилов В.А. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. – 1973. – Т. 34. – №2. – С. 227–240.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с.
- Мейен С.В. О соотношении номогенетических и тихогенетических факторов в эволюции // In temogiam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. – М.: ГЕОС, 2007. – С. 229–233.
- Оловников А.М. Биологическая эволюция на основе случайной изменчивости, регулируемой организмом // Биохимия. – 2009. – Т. 74. – Вып. 12. – С. 1722–1728.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
- Оприлов В.А., Пятагин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектрогенез у высших растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.
- Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. – 2001. – Т. 48. – №4. – С. 631–643.

- Пятыгин С.С. Электрогенез клеток растений в условиях стресса // Успехи соврем. биол. – 2003. – Т. 123. – №6. – С. 552–562.
- Пятыгин С.С. Распространяющиеся электрические сигналы в растениях // Цитология. – 2008. – Т. 50. – №2. – С. 154–159.
- Рыковский Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных. – Минск: Беларус. навука, 2011. – 433 с.
- Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с.
- Савинов А.Б. Интегративная теория эволюции (к 35-летию выхода статьи А.А. Любищева «О постулатах современного селектогенеза») // XXII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – С. 107–116.
- Савинов А.Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 129–153.
- Савинов А.Б. Диалектический эволюционизм в теории развития жизни // XXIV Любимцевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2010. – С. 179–189.
- Савинов А.Б. Аутоценоз и деоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биол. – Т. 73. – №4. – 2012. – С. 284–301.
- Савинов А.Б. Симбиогенез как фактор организации и развития экосистем // XXVIII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2014. – С. 42–50.
- Савинов А.Б. Активность материальных систем, ее информационно-эволюционная роль, количественная и качественная оценка // XXIX Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2015. – С. 104–111.
- Сергеева Е.М., Салина Е.А. Мобильные элементы и эволюция генома растений // Вавилов. журн. генет. и селекции. – 2011. – Т. 15. – №2. – С. 382–397.
- Чадов Б.Ф. Квазицикл «ген – проген» – имманентное свойство живого // Философия науки. – 2007. – №1 (32). – С. 129–156.
- Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. – 726 с.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н. Направления эволюции генома покрытосеменных // Цитология. – 2011. – Т. 53. – №4. – С. 295–312.
- Щербань А.Б. Повторяющиеся последовательности ДНК в геномах растений // Вавилов. журн. генет. и селекции. – 2014. – Т. 18. – №4/1. – С. 618–629.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 2004. – 310 с.
- Ahuja M.R., Neale D.B. Evolution of genome size in conifers // *Silvae Genet.* – 2005. – Vol. 54. – №3. – P. 126–137.
- Babushok D.V., Ostertag E.M., Kazazian H.H. Current topics in genome evolution: molecular mechanisms of new gene formation // *Cell. Mol. Life Sci.* – 2007. – Vol. 64. – №5. – P. 542–554.
- Bennett M.D., Leitch I.J. Nuclear DNA amounts in pteridophytes // *Ann Bot.* – 2001. – Vol. 87. – P. 335–345.
- De Schepper V., De Swaef T., Bauweraerts I., Steppe K. Phloem transport: a review of mechanisms and controls // *J. Exp. Bot.* – 2013. – Vol. 64. – №16. – P. 4839–4850.
- Doležal J., Bartoš J., Voglmayr H., Greilhuber J. Nuclear DNA content and genome size of trout and human // *Cytometry.* – 2003. – Vol. 51. – P. 127–128.
- Dolgosheina E.V., Morin R.D., Aksay G. Conifers have a unique small RNA silencing signature // *RNA.* – 2008. – Vol. 14. – P. 1508–1515.
- Flavell R.B., Bennett M.D., Smith J.B., Smith D.B. Genome size and the proportion of repeated nucleotide sequence DNA in plants // *Biochem. Genet.* – 1974. – Vol. 12. – P. 257–269.
- Franks P.J., Freckleton R.P., Beaulieu J.M., Leitch I.J., Beerling D.J. Megacycles of atmospheric carbon dioxide concentration correlate with fossil plant genome size // *Phil. Trans. R. Soc. B.* – 2012. – Vol. 367. – P. 556–564.
- Gregory T.R., Hebert P.D.N. The modulation of DNA content: proximate causes and ultimate consequences // *Genome Res.* – 1999. – Vol. 9. – №4. – P. 317–324.
- Lomax B.H., Hilton J., Bateman R.M., Upchurch G.R. Reconstructing relative genome size of vascular plants through geological time // *New Phytol.* – 2014. – Vol. 201. – №2. – P. 636–644.
- Lu S., Sun Y.H., Amerson H., Chiang V.L. MicroRNAs in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and their association with fusiform rust gall development // *Plant J.* – 2007. – Vol. 51. – №6. – P. 1077–1098.
- Paux E., Roger D., Badaeva E., Gay G. Characterizing the composition and evolution of homoeologous genomes in hexaploid wheat through BAC-end sequencing on chromosome 3B // *Plant J.* – 2006. – Vol. 48. – P. 463–474.
- Ritland K. Genomics of a phylum distant from flowering plants: conifers // *Tree Genet. Genomes.* – 2012. – №8. – P. 573–582.
- Sliwinska E., Pisarczyk I., Pawlik A., Galbraith D.W. Measuring genome size of desert plants using dry seeds // *Canad. J. Bot.* – 2009. – Vol. 87. – №2. – P. 127–135.
- Vidic T., Greilhuber J., Vilhar B., Dermastia M. Selective significance of genome size in a plant community with heavy metal pollution // *Ecol. Appl.* – 2009. – Vol. 19. – P. 1515–1521.
- Voglmayr H. Nuclear DNA amounts in mosses (Musci) // *Ann Bot.* – 2000. – Vol. 85. – P. 531–546.
- Wang X., Zhang T., Wen Z. The chromosome number, karyotype and genome size of the desert plant diploid *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim // *Plant Cell Rep.* – 2011. – Vol. 30. – P. 955–964.