

УДК 575.8

Т.А. ФЕДОРОВА, О.В. РАЗУМОВА
(Москва)

ЦИТОГЕОГРАФИЯ МАРЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ В СВЯЗИ С ИНВАЗИВНЫМ АСПЕКТОМ

*Изучены встречаемость разных хромосомных чисел видов *Chenopodium* в трех популяциях: на севере, в средней части и на юго-востоке европейской России, процентное соотношение диплоидов и тетраплоидов и их биоклиматическая и экогеографическая приуроченность. Выявленная в нашем исследовании закономерность распределения плоидности подтверждает большую экологическую пластичность и инвазивность тетраплоидов по сравнению с диплоидами. Гипотеза о преимущественном распространении полиплоидов в северных широтах для *Chenopodium* не подтвердилась.*

Ключевые слова: Цитогеография, цитотипы, диплоиды, тетраплоиды, *Chenopodium*, гибридизация, эволюция.

TATYANA FEDOROVA, OLGA RAZUMOVA
(Moscow)

CYTOGEOGRAPHY OF *CHENOPODIUM* OF THE EUROPEAN RUSSIA IN THE CONTEXT OF THE INVASIVE ASPECT

*The article deals with the study of the occurrence of the different chromosome numbers of the species *Chenopodium* in three populations: in the north, the middle part and the southeast of the European Russia, the percentage of the diploids and tetraploids and their bioclimatical and eco-geographical confinedness. The revealed regularity of the diploidy distribution in our study substantiates the large ecological plasticity and the invasiveness of the tetraploids in comparison with the diploids. The hypothesis of the preferred distribution of the polyploids in the north latitudes for *Chenopodium* is not substantiated.*

Key words: *Cytogeography, cytotypes, diploids, tetraploids, Chenopodium, hybridization, evolution.*

Гибридизация и полиплоидия в настоящее время признаны основными диверсифицирующими процессами эволюции растений и одними из главных механизмов симпатрического видообразования растений на земле [17].

Презиготические изолирующие механизмы, такие как адаптация к разным опылителям, дивергенция сроков цветения, экологическая дифференциация местообитаний, а также часто преобладание самоопыления или апомиксиса, которые препятствуют опылению или оплодотворению, часто приводят к образованию гибридных зигот. С другой стороны, постзиготические механизмы изоляции касаются жизнеспособности и репродуктивного успеха гибридного потомства [4]. В дальнейшем для восстановления стабильного мейоза часто происходит полиплоидизация. Несмотря на неоспоримое эволюционное значение полиплоидии, комплексных исследований не существует. И хотя сорные растения представляют собой подходящие модельные таксоны для изучения эволюционного потенциала полиплоидов, существует небольшое число цитогеографических исследований, посвященных широко распространенным сорным растениям (например, *Mercurialis annua* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Senecio inaequidens* DC [1, 3, 8, 9, 18].

Виды рода *Chenopodium* также являются хорошей группой для изучения различных аспектов стабильных цитотипов и их гибридизации и полиплоидизации, лежащих в основе процессов видообразования в этом роде. Распространение и механизмы поддержания разных цитотипов *Chenopodium* в настоящее время до конца не изучены, но есть свидетельства, что диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные растения предпочитают разные среды обитания.

В то время как тетраплоиды связаны с рудеральными и придорожными сообществами, диплоиды растут на древних, часто открытых, аллювиальных местообитаниях или в агрофитоценозах. Для дру-

гих видов показано высотное разделение цитотипов, так диплоиды наиболее обильны в высотных местообитаниях [27].

В более широком географическом масштабе наиболее известна общая закономерность у арктических растений – иметь более высокую долю полиплоидов по сравнению с более южными районами. Ярким примером является флора Шпицбергена (80° северной широты), где 78% таксонов полиплоидные и полиплоидизация постоянно создает гетерозиготные линии. Эта повышенная гетерозиготность может помочь видам пережить больше будущих эволюционных вызовов или способствовать дифференциации экологических ниш. Существуют несколько альтернативных гипотез поддерживающих существование повышенного уровня плоидности у растений в Арктике (часто основаны на случайных эффектах), но их относительное значение еще не оценено. Например, повторные независимые переходы к полиплоидии на севере у видов одного рода не могут рассматриваться как случайности.

Несмотря на то, что многие работы касаются изучения цитологии различных таксонов высших растений, доказательств аллополиплоидии пока тоже мало. У видов *Chenopodium* различные уровни плоидности считаются основанными на аутополиплоидии. Однако, основываясь на промежуточной морфологии и географическом распространении можно предположить, что некоторые американские и европейские виды (*C. album* s.s., *C. quinoa* and *C. berlandieri*) фактически являются аллополиплоидами [6, 7]. Распределение уровней плоидности у *Chenopodium* как в популяциях, так и на большом географическом масштабе не анализировались, что особенно интересно как в свете общих гипотез эволюции плоидности у растений, так и для изучения частной эволюции рода *Chenopodium*.

Мы исследовали распределение видов *Chenopodium* и их цитотипов в трех регионах: на юго-востоке (Волгоград), в центре (Москва) и на севере (Архангельск) европейской России.

Наши цитологическое, филогенетическое и морфологическое исследования были основаны на более чем 100 особях, также учитывались экологические предпочтения растений.

Эти данные могут помочь дать ответы на следующие вопросы:

(1) соответствует ли макромасштабная картина распределения основных цитотипов мари (2x, 4x, 6x) повышению плоидности с севера на юг?

(2) являются ли популяции мари цитологически однородными или гетерогенными?

(3) подтверждается ли гипотеза о сегрегации местообитаний между диплоидами и полиплоидами, как установлено для других видов [27] в масштабе всего диапазона распространения?

(4) существуют ли вторичные цитотипы (3x, 5x, 6x) в популяции и как часто они встречаются и дают ли сочетание с основными цитотипами и указание на их происхождение (гибридогенное или через нередуцированные гаметы)? Представленные результаты составляют основу будущих молекулярных исследований, изучающих эволюцию сложных полиплоидных комплексов видов *Chenopodium*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цитотипы, встречаемость, распределение.

Уровни плоидности ДНК оценивали у 140 растений, относящихся к нескольким видам рода *Chenopodium* и распределение их цитотипов в трех регионах: на юго-востоке (Волгоград), в центре (Москва) и на севере (Архангельск) европейской России.

Проточные цитометрические анализы давали гистограммы с высоким разрешением, произвольный порог 5,0% был достигнут в 92,6 и 98,0% пробных и стандартных циклов, соответственно. В совокупности эти меры качества указывают на то, что зарегистрированные значения флуоресценции стабильны и позволяют получить надежную оценку уровней плоидности ДНК.

1. В первой популяции из Волгограда было выделено две группы интенсивности флуоресценции. Большинство образцов соответствовали заявленным значениям флуоресценции [29] для кариологически подсчитанных диплоидов ($2n = 2x = 18$), тетраплоидов ($2n = 4x = 36$) и образовали две группы: 27 растений относились к ДНК- диплоидам (50%), и 27 растений относились к ДНК- тетраплоидам (50%). Геном тетраплоида кратно больше генома диплоида в два раза, что позволяет

предположить, что это, возможно, хромосомная раса диплоида. На изученной трансекте вторичные цитотипы обнаружены не были.

2. В агломерации города Москвы мари были собраны из двух удаленных местообитаний – северного и юго-западного и образовали две группы по интенсивности флуоресценции. 18 растений относились к ДНК-диплоидам (56,25%), определенным как *C. suecicum*, и 14 растений относились к ДНК-тетраплоидам (43,75%), определенным как *C. striatiforme*. Геном тетраплоида кратно больше генома диплоида в два раза, что позволяет предположить, что это хромосомная раса *C. suecicum*. В изученных местообитаниях вторичные цитотипы обнаружены не были.

3. Для образцов, собранных в Архангельске, установлено три группы: 19 растений относились к ДНК-диплоидам (65,52%), определенным как *C. acerifolium*, 7 растений имели промежуточный размер генома и, возможно, являются тетраплоидами или имеют вторичный цитотип и являются ДНК-триплоидами (24,14%), что позволит определить кариологический анализ. 3 растения относились к ДНК-тетраплоидам (10,34%), геном которых был примерно в два раза больше генома диплоидов.

Экологические отношения. Биоклиматические и географические закономерности.

Проверить среду обитания и экологические предпочтения индивидуальных уровней плоидности мы использовали базовое моделирование. Наш анализ биоклиматических данных в отношении к уровням плоидности отдельных популяций и их точно зафиксированному положению показывает, что изменчивость индивидуальных уровней плоидности взаимосвязана. Это также подтверждается полевыми наблюдениями, т. к. в большинстве случаев диплоидные особи растут в смешанных популяциях с тетраплоидными особями, демонстрирующими более высокую степень пластичности (например, экологическую или морфологическую), что отделяет их от диплоидных особей. В ходе поэтапного анализа выборок были выявлены следующие особенности:

Распространение двух основных цитотипов представляет собой сложный комплекс, демонстрирующий некоторую степень крупномасштабной пространственной сегрегации с большими зонами перекрывания и, следовательно, вероятным образованием смеси цитотипов. Наиболее широкое распространение имеют ди- и тетраплоидные особи, гексаплоиды в изученных популяциях нами выявлены не были, хотя они приводятся для европейской и азиатской части ареалов распространения видов рода. Гексаплоиды отсутствуют и на севере европейской России (Архангельск), где на древних аллювиальных местообитаниях встречаются в основном диплоиды.

Попарные сравнения двух основных цитотипов.

1. Диплоиды и тетраплоиды различаются по распространению, типам сообществ и почвам. На юге в черте города тетраплоиды произрастают в тех же нарушенных местообитаниях, что и диплоиды, по обочинам дорог и на газонах, поэтому и встречаемость того и другого цитотипов 1:1. Засоленные территории нами специально не изучались.

2. В Москве диплоиды и тетраплоиды продемонстрировали в основном четкие фенологические и в меньшей степени экологические различия: большинство диплоидов занимали территории агрофитоценозов и вегетировали на открытых местообитаниях в июне, тогда как тетраплоиды встречались по обочинам дорог, на нарушенных территориях и вегетировали значительно позже в августе–сентябре, ассоциируясь с высоким растительным покровом.

3. На севере европейской России диплоиды приурочены к аллювиальным засоленным местообитаниям и литоралиям крупных рек и Белого моря, галечным и песчаным пляжам. Вместе с ними в смеси редко встречаются тетраплоиды, которые произрастают выше по берегу реки и встречаются на нарушенных местообитаниях, не связанных с аллювием.

Кроме того, тетраплоиды чаще встречались на открытых склонах, в то время как диплоиды были более индифферентны к открытым сообществам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Диплоиды, тетраплоиды и гексаплоиды – основные цитотипы, которые встречаются в роде *Chenopodium*. Они частично обособлены в макромасштабе, т. е. для южных, средних и северных тер-

риторий характерны свои диплоидные и тетраплоидные виды, но, вероятно, ареалы этих видов сильно пересекаются. Макромасштаб распределения цитотипов тут будет совпадать с распределением конкретных диплоидных и тетраплоидных видов.

Как на севере, так и в средней и южной частях европейской России, диплоидные и тетраплоидные виды растут в смеси, хотя и предпочитают определенные местообитания, поэтому изучение распределения цитотипов в популяциях (микромасштаб) могло бы позволить исследовать закономерности и механизмы пространственной и экологической сегрегации видов в пределах общего евроазиатского ареала *Chenopodium*.

Более же подробное распространение видов и цитотипов на основании детальной морфологии для территории европейской России позволит понять нахождение рефугиумов, дальность и направления распространения видов рода после последней холодной стадии плейстоцена из разрозненных рефугиумов, что, по-видимому, определило картину текущего распространения видов и их цитотипов. Также предстоит выявить районы ледниковых убежищ на основе молекулярных данных и модели распространения видов с юга на север во время последних оледенений на основании концентрации основных диплоидных цитотипов.

Кроме того, северные области европейской России, где преобладают диплоиды, вероятно, заселены по берегам рек, которые являются реликтовыми местообитаниями даже в послеледниковый период. Нахождение же наибольшего разнообразия как видов, так и их цитотипов следует ожидать в южных азиатских рефугиумах, которые не подвергались оледенению, хотя и утратили многие экологические ниши в результате поднятия территорий после последнего оледенения.

Ареалы распространения диплоидных *C. suecicum* и южного неопisanного диплоида, условно определенного как *C. viride*, по-видимому, пересекаются и дают широкую зону гибридизации в средней части европейской России, что облегчается их близким родством и незначительным генетическим расхождением [5]. Тем интереснее определить какой вид от какого произошел, и где было его ледниковое убежище, которое уже утрачено. Эти данные противоречат широко распространенным предположениям о колонизации и конкурентном успехе полиплоидов по сравнению с диплоидами [20]. Неясно, какие черты тетраплоидов ограничивают их успех в расселении и образовании устойчивых популяций на севере, где они есть, но редки. Возможно, что это – поздняя всхожесть и плодоношение, которые могут быть ответственными за их более слабую колонизирующую способность в результате невызревания семян.

В отличие от тетраплоидов, гексаплоиды имеют азиатское распространение и встречаются почти исключительно в восточной части евроазиатского ареала рода. Для того чтобы на примере распространения видов рода *Chenopodium* подтвердить гипотезу о том, что полиплоиды являются превосходными колонизаторами новых местообитаний и более конкурентноспособные по сравнению с диплоидами, на основании большей пластичности и адаптационного потенциала за счет избыточности генов и массивной реструктуризации геномных процессов, запускаемых полногеномной дупликацией [20] и возможной предварительной гибридизацией, требуется изучение распространения цитотипов множества популяций разных видов северной Евразии.

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ У *CHENOPODIUM*

(1) Мы показали, что три основных цитотипа *Chenopodium* (2x, 4x, 6x) имеют сложное биогеографическое распространение с большой протяженностью контактных площадей. Причинами такого распределения являются исторические процессы, связанные с климатическими колебаниями в плейстоцене и голоцене и экологическое расхождение на мезо- и микрорельефе. Как сегрегация среды обитания не предотвращает появление разных цитотипов в непосредственной пространственной близости, так и пре- или постзиготические изолирующие механизмы, что объясняет существующую репродуктивную изоляцию. Эти вопросы могут являться предметом будущих исследований, которые объединят молекулярные и цитогенетические данные, чтобы позволить реконструировать пространственно-

временную эволюционную диверсификацию видов *Chenopodium* с помощью экспериментальных подходов для изучения механизмов поддержания смесей цитотипов в популяциях.

(2) Гетероплоидная гибридизация довольно часто встречается у марей и является причиной генетической эрозии и, следовательно, представляет угрозу для диплоидных популяций, которые приурочены к древним местообитаниям.

(3) Напротив, диплоиды территорий, которые не претерпели оледенения занимают естественную среду обитания, например, аллювий и возвышенности (например, осыпи), видовой комплекс которых сформировался в древних полустественных аллювиальных лесах Центральной Европы и Азии в раннем голоцене. Начиная с периода неолита, поймы равнинных рек претерпели огромные изменения, вызванные эрозией, отложением почвы и эвтрофикацией. Уменьшение лесов, вызванное деятельностью человека, особенно в средневековый период, и изменения видового состава привели к фрагментации и исчезновению лесных массивов в средней части европейской России с образованием сельскохозяйственных ландшафтов, куда и расселялись виды *Chenopodium*. Диплоидный вид *C. acerifolium* приурочен к древним хорошо сохранившимся аллювиальным местообитаниям как на юге, так и на севере, вплоть до полярного круга, что указывает на реликтовость этого вида. Довольно узкая экологическая ниша характерна и для *C. suecicum*, наиболее часто он встречается на богатых почвах агрофитоценозов. Тетраплоиды занимают более широкий спектр местообитаний, т. к. дублированный геном делает их более засухоустойчивыми и пластичными [15, 16, 21]. Подобная экологическая диплоид-полиплоидная дифференциация также описана у травянистых видов *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. в Британии [25] и *Dactylis glomerata* L. в Испанской Галисии. Более или менее стабильное появление диплоидов в полустественных местообитаниях и тетраплоидов в преимущественно антропогенных местообитаниях также отмечено для *Centaurea stoebe* [14, 19, 23] и *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch [17]. Диплоиды, по-видимому, были распространены в основном в лесных массивах с низкой плотностью растительности, тогда как тетраплоиды были обнаружены в различных средах обитания, но преобладали они на открытых местах, таких как луга, пастбища, обочины дорог и пустыри. Диплоиды и тетраплоиды экологически дифференцированы, но тетраплоиды имеют более широкую адаптацию.

(4) Северные линии видов рода *Chenopodium* не содержат больше полиплоидов, чем их соответствующие сестринские группы или таксоны из более южных местообитаний (то же и у полыни). Сопоставимые исследования других северных родов еще не предпринимались, кроме рода *Artemisia*, результаты которого также как и наши противоречат гипотезе северной полиплоидии. Однако, на наш взгляд, эти роды могут быть просто интересными исключениями, не опровергающими концепцию в целом, основанную на изучении большого числа неродственных таксонов имеющих повышенный уровень пloidности в Арктике.

(5) Для растений, растущих в популяциях, более вероятен ауткроссинг, который является одним из основных приспособительных эффектов полиплоидии и также обуславливает их большую экологическую пластичность.

(6) Нечетно-плоидные гибриды пока нами обнаружены не были, а растения с промежуточным размером генома – тетраплоиды, где донорами геномов являются другие диплоидные виды. Такие растения могут обратно скрещиваться с диплоидными родительскими линиями, что является дополнительным источником рецидивизирующего образования полиплоидов. В этих условиях гибриды могут опосредованно сосуществовать и стабилизировать равновесие между сосуществующими цитотипами.

(7) Выявленная в нашем исследовании закономерность изменчивости пloidности во многом уникальна для марей, что, скорее всего, обуславливает большую экологическую пластичность, фенологию, устойчивость к засолению, миграционный потенциал и инвазивность тетраплоидного цитотипа [2, 12, 23, 24, 26, 30, 31], но на севере эти условия встречаются редко и поэтому более распространены диплоиды, встречающиеся на сохранившихся древних местообитаниях.

Различные уровни пloidности в одной популяции могут либо соответствовать быстро возникшим видам, либо представлять внутривидовую изменчивость по цитотипам. Вновь созданные полиплоидные цитотипы часто подвергаются последующей диплоидизации [13, 22, 32], которая обычно сопровождается уменьшением размера генома [10, 11, 28] за счет потерь повторяющихся последовательностей. Тем не менее, отдельные цитотипы часто сосуществуют в симпатрии и требуют цитогенетических популяционных исследований для точного выявления видового состава рода.

Литература

1. Buggs R.J.A., Pannell J.R. Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone // *Evolution*. 2007. Vol. 61(1). P. 125–140.
2. Cavanagh C.R., Chao S., Wang S., Huang B.E., Stephen S., Kiani S. et al. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2013. Vol. 110(20). P. 8057–8062.
3. Čertner M, Fenclová E., Kúr P., Kolář F., Koutecký P., Krahulcová A. et al. Evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations in an annual herb: dispersal, local persistence and recurrent origins of polyploids // *Ann Bot.* 2017. Vol. 120(2). P. 303–315.
4. Husband B.C., Sabara H.A. Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) // *New Phytol.* 2003. Vol. 161(3). P. 703–713.
5. Kolano B., Siwinska D., Mccann J., Weiss-Schneeweiss H. The evolution of genome size and rDNA in diploid species of *Chenopodium* s.l. (Amaranthaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 179. P. 218–235.
6. Kolano B., Mccann J., Orzechowska M., Siwinska D., Temsch E., Weiss-Schneeweiss H. Molecular and cytogenetic evidence for an allotetraploid origin of *Chenopodium quinoa* and *C. berlandieri* (Amaranthaceae) // *Mol. Phylogen. And Evol.* 2016. Vol. 100. P. 109–123.
7. Krak K., Nelyayev A., Douda J., Hreusova L., Mandák B. Allopolyploid origin of *Chenopodium album* s.str. (Chenopodiaceae): a molecular and cytogenetic insight // *Plos one.* 2016. August 11. P. 1–22.
8. Kolář F., Čertner M., Suda J., Schönschwetter P., Husband B.C. Mixed-ploidy species: progress and opportunities in polyploid research // *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22(12). P. 1041–1055.
9. Lafuma L., Balkwill K., Imbert E., Verlaque R., Maurice S.. Ploidy level and origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae) // *Plant Syst. Evol.* 2003. Vol. 43(1-2). P. 59–72.
10. Leitch I.J., Bennett M.D. Genome downsizing in polyploid plants // *Biol. J. Linn.* 2004. Vol. 82(4). P. 651–663.
11. Leitch I.J., Soltis D.E., Soltis P.S., Bennett M.D. Evolution of DNA amounts across land plants (Embryophyta) // *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95(1). P. 207–217.
12. Linder H.P., Barker N.P. Does polyploidy facilitate long-distance dispersal? // *Ann. Bot.* 2014. Vol. 113(7). P. 1175–1183.
13. Mandáková T., Joly S., Krzywinski M., Mummenhoff K., Lysak M.A. Fast diploidization in close mesopolyploid relatives of *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2010. Vol. 22(7). P. 2277–2290.
14. Mráz P., Bouchier R.S., Treier U.A., Schaffner U., Müller-Schärer H. Polyploidy in phenotypic space and invasion context: a morphometric study of *Centaurea stoebe* s.l. // *Int. J. Plant Sci.* 2011. Vol. 172(3). P. 386–402.
15. Nassar N.M.A. Production of triploid cassava, *Manihot esculenta* Crantz by hybrid diploid gametes // *Field Crops Res.* 1992. Vol. 30(1-2). P. 173–182.
16. Nassar N.M.A. The synthesis of a new cassava-derived species, *Manihot vieiri* Nassar // *Genet Mol Res.* 2006. Vol. 5(3). P. 536–541.
17. Němečková H., Krak K., Chrtek J. Complex pattern of ploidal and genetic variation in *Seseli libanotis* (Apiaceae) // *Ann. Bot. Fenn.* 2019. Vol. 56. P. 57–77.
18. Obbard D.J., Harris S.A., Buggs R.J.A., Pannell J.R. Hybridization, polyploidy, and the evolution of sexual systems in *Mercurialis* (Euphorbiaceae) // *Evolution.* 2006. Vol. 60(9). P. 1801.
19. Otisková et al., Otisková V, Koutecký T, Kolář F, Koutecký P. Occurrence and habitat preferences of diploid and tetraploid cytotypes of *Centaurea stoebe* in the Czech Republic. *Preslia.* 2014; 86: 67–80.
20. Otto S.P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // *Annu Rev Genet.* 2000. 34(1). P. 401–437.
21. Pustovoitova T., Eremin G., Rassvetaeva E., Zhdanova N., Zholkevich V. Drought resistance, recovery capacity, and phytohormone content in polyploid plum leaves // *Russ. J. Plant. Physiol.* 1996. Vol. 43(2). P. 232–235.
22. Renny-Byfield S., Kovarik A., Kelly L.J., Macas J., Novak P., Chase M.W. et al. Diploidization and genome size change in allopolyploids is associated with differential dynamics of low- and high-copy sequences // *Plant J.* 2013. Vol. 74(5). P. 829–839.
23. Rosche C., Hensen I., Lachmuth S. Local pre-adaptation to disturbance and inbreeding-environment interactions affect colonisation abilities of diploid and tetraploid *Centaurea stoebe* // *Plant Biol.* 2018. Vol. 20(1). P. 75–84.
24. Rosche C., Hensen I., Mráz P., Durka W., Hartmann M., Lachmuth S. Invasion success in polyploids: the role of inbreeding in the contrasting colonisation abilities of diploid versus tetraploid populations of *Centaurea stoebe* s.l. // *J. Ecol.* 2017. Vol. 105(2). P. 425–435.
25. Rothera S.L., Davy A.J. Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia cespitosa* // *New Phytol.* 1986. Vol. 102(3). P. 449–467.

26. Salmon A., Ainouche M.L., Wendel J.F. Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae) // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14(4). P. 1163–1175.
27. Schonswetter P., Suda J., Popp M., Weiss-Schneeweiss H., Brochmann C. Circumpolar phylogeography of *Juncus biglumis* (Juncaceae) inferred from AFLP fingerprints, cpDNA sequences, nuclear DNA content and chromosome numbers // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. Vol. 42(1). P. 92–103.
28. Soltis D.E., Soltis P.S., Tate J.A. Advances in the study of polyploidy since Plant speciation // New Phytol. 2003. Vol. 161(1). P. 173–191.
29. Suda J., Meyerson L.A., Leitch I.J., Pys̆ek P. The hidden side of plant invasions: the role of genome size // New Phytol. 2015. Vol. 205(3). P. 994–1007.
30. te Beest M., Le Roux J.J., Richardson D.M., Brysting A.K., Suda J., Kubešová M, et al. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions // Ann. Bot. 2012. Vol. 109(1). P. 19–45.
31. Těšitelová T., Jersáková J., Roy M., Kubátová B., Těšitel J., Urfus T. et al. Ploidy-specific symbiotic interactions: divergence of mycorrhizal fungi between cytotypes of the *Gymnadenia conopsea* group (Orchidaceae) // New Phytol. 2013. Vol. 199(4). P. 1022–1033.
32. Wolfe K.H. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization // Nat Rev Genet. 2001. Vol. 2. P. 333–341.