

ОСОБЕННОСТИ ГЕНОМА, КОРРЕЛИРУЮЩИЕ С ОДНОЛЕТНОСТЬЮ РАСТЕНИЯ

© 2022 г. Н. Ф. Лунькова^а, В. Б. Иванов^а, *

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: ivanov_vb@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2022 г.

После доработки 08.03.2022 г.

Принята к публикации 10.03.2022 г.

В работе на основании данных, собранных в последнем выпуске Базы Ботанического сада Кью (Англия), проанализировано, как зависит доля однолетников от суммы однолетних и многолетних видов от голоплоидного содержания ДНК (C-value), плоидности и числа хромосом на основании данных для 5038 видов трав. Ранее было показано, что C-value в среднем ниже у однолетников, чем многолетников, что рассматривалось как одно из проявлений нуклеотипического эффекта. Как эти зависимости проявляются с повышением плоидности и числа хромосом, в том числе и у диплоидов, не было изучено. У однодольных, в отличие от двудольных, нуклеотипический эффект ослабевает с увеличением плоидности. С увеличением числа хромосом доля однолетних диплоидных видов уменьшается, причем у однодольных гораздо более резко, чем у двудольных. При разных значениях плоидности максимум отношения числа однолетников к числу многолетников наблюдается при разных значениях C-value. Остается неясным, почему эти проявления различаются у однодольных и двудольных. Таким образом, проведенный анализ показывает, что однолетность коррелирует с особенностями генома и имеет значение не только величина C-value, но также плоидность и число хромосом.

Ключевые слова: голоплоидное содержание ДНК (C-value), минимальная длительность жизненного цикла, нуклеотипический эффект, полиплоидия

DOI: 10.31857/S001533032205013X

ВВЕДЕНИЕ

До сих пор остаются мало изученными причины разной скорости роста, морфогенеза и минимальной продолжительности жизни даже для видов растений, растущих рядом в одинаковых условиях. Эти причины могут быть разными, но несомненно, что ведущими являются особенности геномов, причем, как показано на разных объектах, дело не только в наборе генов, но и в размере генома, который в значительной степени может определяться количеством некодирующей ДНК. Количество ДНК, которое содержится в нереплицированном гаплоидном наборе хромосом, является очень важным показателем и обозначается принятыми в мировой литературе терминами “C-value” [1] или “голоплоидное содержание ДНК” [2].

Варьирование голоплоидного содержания ДНК у покрытосеменных растений в широких пределах (от 0.065 пг [3] до 152.23 пг [4]) подтверждает явление, получившее название C-парадокс [5, 6]. Это явление заключается в том, что между голоплоидным содержанием ДНК и фенотипической сложностью вида или его таксономическим поло-

жением не прослеживается четкой корреляции. Однако в ряде исследований обнаружены корреляции между значением C-value и некоторыми морфологическими и физиологическими признаками [7]. Одним из первых исследований в этой области было изучение зависимости минимальной длительности жизненного цикла от содержания ДНК [8]. Минимальная длительность жизненного цикла — это минимальный период между прорастанием и формированием первых зрелых семян. Было показано, что есть определенные пороговые значения содержания ДНК, выше которых виды не могут быть однолетними. У эфемеров содержание ДНК еще ниже, чем у видов однолетних растений. Был предложен термин нуклеотипический эффект, который обозначает влияние ядра на фенотип независимо от информационной составляющей ДНК [8].

Впоследствии взаимосвязь между голоплоидным содержанием ДНК и минимальной длительностью жизненного цикла изучалась другими авторами на большем числе видов. Основные закономерности,

выявленные Беннеттом, были подтверждены в работах [9–11].

В подтверждение нуклеотипического эффекта проведено большое количество исследований, в которых показана корреляция между *C-value* и рядом других признаков, например, размером замыкающих клеток устьиц и пыльцевых зерен [12], размером меристематических и закончивших рост клеток корня [13, 14], длительностью митотического цикла в корнях [15–19], скоростью роста корней проростков [20], размером и массой семян [21], жизненной формой [11, 22, 23], распространением видов по климатическим зонам [22, 24, 25].

В 2019 году вышел выпуск базы данных “Plant DNA *C-values Database*” of Kew Royal Botanical Gardens [26], в котором собрана информация о значениях *C-value* для 10770 видов покрытосеменных растений, что значительно превышает предыдущие выпуски этой базы по числу видов. Благодаря новому выпуску базы появилась возможность проследить более сложные взаимосвязи между голоплоидным содержанием ДНК и минимальной длительностью жизненного цикла.

До сих пор не было изучено влияние пloidности на основные закономерности, выявленные ранее для травянистых форм видов однодольных и двудольных [8–11, 22, 23].

В настоящей работе было изучено, как меняется одно из проявлений нуклеотипического эффекта – зависимость доли однолетних видов от голоплоидного содержания ДНК при разных вариантах пloidности, а также в зависимости от числа хромосом для травянистых форм однодольных и двудольных видов покрытосеменных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В статье проанализированы результаты, собранные в базе данных “Plant DNA *C-values Database*” of Kew Royal Botanical Gardens [26]. В ней представлена информация о голоплоидном содержании ДНК (*C-value*), числе хромосом, пloidности и продолжительности жизненного цикла у 10770 видов покрытосеменных растений (4006 видов однодольных и 6633 видов двудольных), что по объему информации существенно превышает предыдущие выпуски этой базы. В данной статье был проведен анализ значений *C-value*, числа хромосом, количества ДНК в расчете на одну хромосому, а также рассчитаны доли однолетних видов. Всего было изучено 2362 вида однодольных и 2676 видов двудольных трав. Среди видов класса однодольных отдельно изучали виды порядков *Asparagales* и *Liliales*, среди которых нет однолетних видов.

Данные обработаны в программе MS Excel 2007 и представлены как средние значения с их стандартными ошибками.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Голоплоидное содержание ДНК (*C-value*), число хромосом и среднее количество ДНК в хромосоме при разной пloidности. В таблицах 1–3 собраны данные для 2362 видов однодольных и 2676 видов двудольных. Среди порядков *Asparagales* и *Liliales* класса однодольных нет однолетних видов, кроме того, виды этих порядков отличаются от остальных однодольных высокими значениями *C-value* [8, 9, 11, 19] и некоторыми признаками замедления развития (длительным прорастанием, длительным мейозом, поздними сроками зацветания). В связи с этим при изучении многолетних видов однодольных трав выделяли группы, включающие и исключающие виды порядков *Asparagales* и *Liliales*, а также отдельно были проанализированы виды указанных порядков.

С возрастанием пloidности от $2n$ до $8n$ повышением голоплоидного содержания ДНК было обнаружено не во всех группах трав, а в тех случаях, где его обнаружили, это повышение не было прямо пропорциональным (табл. 1), что подтверждает вывод о том, что голоплоидное содержание ДНК увеличивается в меньшей степени, чем пloidность [27].

Ранее было показано, что у многолетних видов трав голоплоидное содержание ДНК больше, чем у однолетних как для однодольных, так и для двудольных видов [8, 10, 11, 28]. Это является свидетельством в пользу того, что минимальная продолжительность жизненного цикла зависит от голоплоидного содержания ДНК, что впервые предположил Bennett [8]. Однако в указанных работах не было изучено влияние пloidности на выявленные закономерности. В данной работе было проанализировано, как изменяется голоплоидное содержание ДНК в соотношении между однолетними и многолетними видами в зависимости от пloidности (табл. 1). У двудольных при каждом изученном значении пloidности (2, 4, 6 и $8n$) у многолетних видов среднее значение *C-value* было выше, чем у однолетних. У однодольных средние значения *C-value* у многолетних диплоидов выше, чем у однолетних. При увеличении пloidности возникает более сложная закономерность для разных групп многолетних однодольных видов. Так, для видов порядков *Asparagales* и *Liliales* с увеличением пloidности показано увеличение средних значений *C-value*, которые при этом существенно выше, чем у однолетних однодольных. Если же рассматривать виды многолетних однодольных без учета видов порядков *Asparagales* и *Liliales*, то оказывается, что средние значения *C-value* для этих видов с увеличением пloidности почти неизменны и при

Таблица 1. Голоплоидное содержание ДНК (C-value) для однолетних и многолетних видов однодольных и двудольных трав с разной плоидностью

Группы трав	ОДНОДОЛЬНЫЕ				ДВУДОЛЬНЫЕ	
	Однолетние	многолетние		однолетние	многолетние	
		многолетние, включающая виды порядков Asparagales и Liliales	многолетние, исключая виды порядков Asparagales и Liliales			виды порядков Asparagales и Liliales
Плоидность 2n						
C-value среднее, пг	4.2 ± 0.2	12.3 ± 0.4	6.7 ± 0.2	19.8 ± 0.6	2.3 ± 0.1	2.9 ± 0.1
Число видов	113	1453	827	626	592	1371
Плоидность 4n						
C-value среднее, пг	7.6 ± 0.5	11 ± 0.6	7.1 ± 0.5	22 ± 1.7	2.5 ± 0.3	4.2 ± 0.3
Число видов	74	441	325	116	118	378
Плоидность 6n						
C-value среднее, пг	12.3 ± 1.2	10.2 ± 1.2	6.5 ± 0.6	28 ± 5.8	3.5 ± 0.4	4 ± 0.3
Число видов	27	188	156	32	31	109
Плоидность 8n						
C-value среднее, пг	11.8 ± 5.1	12 ± 2.8	6.9 ± 0.6	38.5 ± 14.9	2.8 ± 0.4	5.4 ± 0.6
Число видов	4	62	52	10	11	66

Таблица 2. Число хромосом для однолетних и многолетних видов однодольных и двудольных трав с разной плоидностью

Группы трав	ОДНОДОЛЬНЫЕ				ДВУДОЛЬНЫЕ	
	однолетние	многолетние			однолетние	многолетние
		многолетние, включая виды порядков Asparagales и Liliales	многолетние, исключая виды порядков Asparagales и Liliales	виды порядков Asparagales и Liliales		
Плоидность 2n						
Число хромосом среднее	14.8 ± 0.3	22.6 ± 0.3	22.7 ± 0.4	22.5 ± 0.6	19.2 ± 0.3	22 ± 0.2
Число видов	112	1324	778	546	559	1332
Плоидность 4n						
Число хромосом среднее	28.4 ± 0.8	35.4 ± 0.8	32.9 ± 0.7	42.5 ± 2.5	36.8 ± 0.9	37.5 ± 0.6
Число видов	73	404	300	104	107	355
Плоидность 6n						
Число хромосом среднее	47.8 ± 2.6	50.4 ± 1.8	46.1 ± 1	73 ± 8.6	56.9 ± 2.2	53.9 ± 1.8
Число видов	27	180	151	29	32	99
Плоидность 8n						
Число хромосом среднее	60 ± 4	61.4 ± 1.8	60.8 ± 1.5	64.2 ± 8	57.4 ± 4.2	70.4 ± 3.2
Число видов	4	59	49	10	10	57

плоидности выше 4n даже ниже, чем у однолетних видов однодольных трав. Это говорит о сложном характере зависимости минимальной продолжительности жизненного цикла от голоплоидного содержания ДНК.

При изучении среднего числа хромосом в тех же группах трав было выявлено, что с увеличением плоидности от 2n до 8n только у однолетних однодольных число хромосом увеличивается кратно плоидности, то есть в 4 раза, тогда как у всех остальных групп трав – в три раза, то есть не кратно плоидности (табл. 2). Различия в числе хромосом между однолетними и многолетними видами не столь явно выражены, как это наблюдали для голоплоидного содержания ДНК. В связи с этим было изучено среднее количество ДНК в расчете на одну хромосому (табл. 3). С увеличением плоидности этот показатель уменьшается хоть и в разной степени для разных групп изученных видов трав.

Процент однолетников среди видов трав с разной плоидностью. Проценты однолетников от суммы однолетних и многолетних видов у однодольных

и двудольных трав без учета плоидности и с разной плоидностью (2n, 4n, 6n и 8n) подсчитывали в группах как для всех однодольных, так и отдельно среди видов однодольных, исключая виды порядков Asparagales и Liliales, среди которых нет однолетних видов.

В указанных группах однодольных без учета плоидности проценты однолетних составляли соответственно 9.2 и 13.8%, у двудольных – 28.1%.

При всех изученных значениях плоидности процент однолетних видов выше у двудольных видов трав, чем у однодольных (табл. 4). Поскольку у двудольных в среднем ниже голоплоидное содержание ДНК, чем у однодольных, то больший процент однолетних видов у двудольных, чем у однодольных согласуется с выявленной ранее зависимостью длительности минимального жизненного цикла от C-value [8, 10, 11, 28].

Характер изменения процента однолетних видов с увеличением плоидности различается у однодольных и двудольных видов трав. Так у двудольных максимальный процент однолетних показан для диплоидов, и с увеличением плоидности он сни-

Таблица 3. Количество ДНК в расчете на одну хромосому для однолетних и многолетних видов однодольных и двудольных трав с разной ploидностью

Группы трав	ОДНОДОЛЬНЫЕ				ДВУДОЛЬНЫЕ	
	однолетние	Группы многолетних			однолетние	многолетние
		многолетние, включая виды порядков Asparagales и Liliales	многолетние, исключая виды порядков Asparagales и Liliales	виды порядков Asparagales и Liliales		
Плоидность 2n						
Кол-во ДНК в расчете на хромосому, среднее, пг	0.6 ± 0.03	1.4 ± 0.05	0.9 ± 0.03	2.3 ± 0.1	0.3 ± 0.02	0.3 ± 0.01
Число видов	112	1324	778	546	559	1332
Плоидность 4n						
Кол-во ДНК в расчете на хромосому, среднее, пг	0.6 ± 0.03	0.7 ± 0.05	0.5 ± 0.04	1.3 ± 0.1	0.2 ± 0.02	0.3 ± 0.03
Число видов	73	404	300	104	107	355
Плоидность 6n						
Кол-во ДНК в расчете на хромосому, среднее, пг	0.6 ± 0.06	0.5 ± 0.07	0.9 ± 0.1	1.3 ± 0.4	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.01
Число видов	27	180	137	29	32	99
Плоидность 8n						
Кол-во ДНК в расчете на хромосому, среднее, пг	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.8 ± 0.2	1.7 ± 0.7	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.02
Число видов	4	59	47	10	10	57

Таблица 4. Процент однолетников от суммы однолетних и многолетних видов при разной ploидности

Плоидность	Группы трав		
	однодольные		двудольные
	включая виды порядков Asparagales и Liliales	исключая виды порядков Asparagales и Liliales	
2n	7.22 ± 0.65 (1566)	12.02 ± 1.06 (940)	30.16 ± 1.04 (1963)
4n	14.37 ± 1.54 (515)	18.55 ± 1.95 (399)	23.79 ± 1.91 (496)
6n	12.56 ± 2.26 (215)	14.75 ± 2.62 (183)	22.14 ± 3.51 (140)
8n	6.06 ± 2.94 (66)	7.14 ± 3.44 (56)	14.29 ± 3.99 (77)

Примечание: в скобках указано число видов.

жается. Для однодольных как с учетом видов порядков Asparagales и Liliales, так и без учета видов этих порядков максимальный процент однолетних видов показан для тетраплоидов. Среди октаплоидов процент однолетних видов минимален как для однодольных, так и двудольных видов трав. Это говорит о непростом характере зависимости минимальной длительности жизненного цикла от ploидности.

Зависимость процентов однолетних видов однодольных и двудольных трав от значений C-value при разной ploидности. При анализе зависимости процента однолетних видов от голоплоидного содержания ДНК у однодольных видов было показано четкое смещение максимального процента однолетних видов при увеличении ploидности (рис. 1a–в). У двудольных пика процента однолетних видов не выявлено, и с увеличением ploидности характер рас-

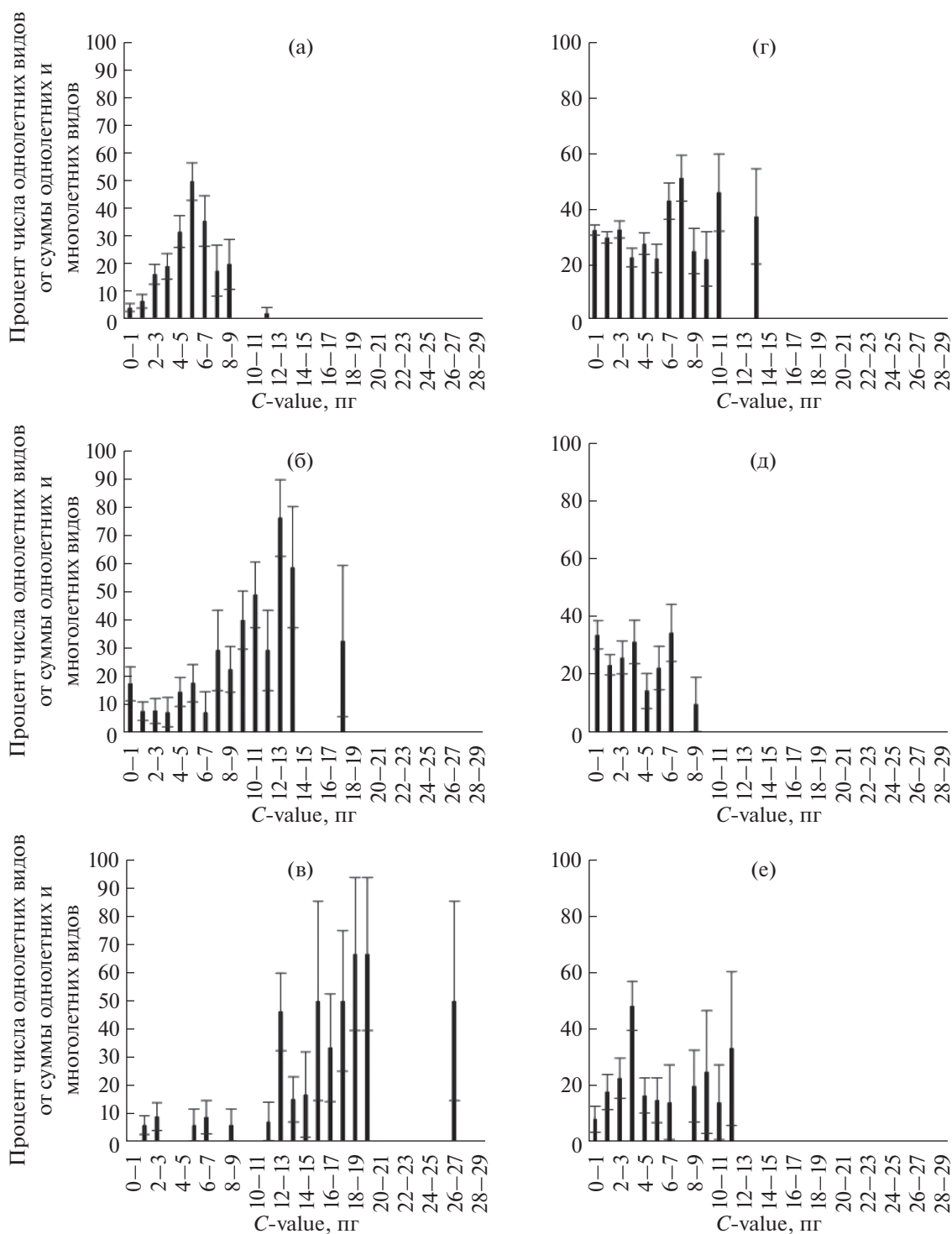


Рис. 1. Процент однолетних видов трав от суммы однолетних и многолетних видов однодольных (а–в) и двудольных (г–е) с разными значениями пloidности: $2n$ (а, г), $4n$ (б, д) и более $4n$ (в, е) в зависимости от голоплоидного содержания ДНК (C-value).

пределения процента однолетних видов у двудольных практически не меняется (рис. 1г–е).

На графиках (рис. 1) не отмечены случаи, когда среди однолетних видов было обнаружено лишь по одному виду при данных значениях пло-

идности и C-value. Среди однодольных видов таких случаев было три, все из семейства *Poaceae*, два из которых с пloidностью $4n$: *Bromus secalinus* L. (C-value 14 пр) и *Aegilops triaristata* Willd. (C-value 15.5 пр) и один вид с пloidностью $6n$ *Aegilops tria-*

Таблица 5. Отношение числа однолетних видов к числу многолетних у однодольных и двудольных с плоидностью $2n$ и с разным числом хромосом

Число хромосом	Однодольные $2n$			Двудольные $2n$		
	число однолетних видов	число многолетних видов	отношение числа однолетних видов к числу многолетних	число однолетних видов	число многолетних видов	отношение числа однолетних видов к числу многолетних
Меньше 15	96	377	0.25	211	256	0.82
От 15 до 28 включительно	15	207	0.07	284	786	0.36
Больше 28	1	194	0.005	64	290	0.22

ristata Willd. (C-value 21.6 пг). Среди двудольных был обнаружен один случай, когда при данной плоидности и данном значении C-value всего один однолетний вид и нет многолетних видов. Таким видом оказался *Vicia faba* из семейства *Fabaceae* с плоидностью $4n$ и C-value 27.4 пг. Здесь важно отметить, что именно этот вид *Vicia faba* с плоидностью $4n$ является пограничным в том смысле, что среди всех двудольных однолетних видов (независимо от плоидности) нет видов с большим голоплоидным содержанием ДНК, чем у этого вида. Кроме того, значение C-value для *Vicia faba* с большим отрывом превышает предыдущие значения C-value для других однолетних видов двудольных: 13.3 пг для вида *Vicia faba* с плоидностью $2n$, 8.3 пг для вида с плоидностью $4n$ *Senecio velleioides* из семейства *Asteraceae* и 11.6 пг для вида с плоидностью $6n$ *Ranunculus muricatus* из семейства *Ranunculaceae*. Таким образом, вид *Vicia faba* с плоидностью $4n$ является в некотором смысле уникальным и выбивается из общей картины распределения процента однолетних видов среди двудольных в зависимости от голоплоидного содержания ДНК независимо от плоидности.

Важно отметить, что максимальные значения C-value, выше которых нет однолетних видов, у однодольных с увеличением плоидности увеличиваются и составляют 11.6, 17 и 26 пг при плоидности 2, 4 и более $4n$ соответственно (рис. 1а–в). У двудольных нет такого увеличения порога однолетности с увеличением плоидности (рис. 1г–е), если принимать во внимание исключительность вида *Vicia faba* с плоидностью $4n$, для которого значение C-value составляет 27.4 пг, и которое не отмечено на графике.

Таким образом, с увеличением плоидности у однодольных больше однолетних видов при более высоких значениях C-value, что говорит об ослаблении нуклеотипического эффекта. Однако интересно и непонятно, почему у двудольных такой эффект отсутствует, и границы значений C-value, при

которых есть однолетники не сдвигаются при полиплоидии.

Ранее на меньшем числе видов и без учета плоидности было показано, что доля однолетних видов максимальна не при самых маленьких значениях C-value, а с некоторым сдвигом от начала шкалы, отражающей все возможные значения C-value для изученных видов [28]. В нашей работе это подтверждается, и выявлены более сложные закономерности. Также в работе [28] были продемонстрированы пределы однолетности – значения C-value, выше которых не встречается однолетних видов. Эти значения совпадают с выявленными в нашей работе с той оговоркой, что, как упоминалось выше, вид *Vicia faba* с плоидностью $4n$, скорее, нужно считать исключительным. В этой связи очень интересным фактом, отмеченным ранее [11, 22], является то, что крупные многолетние формы растений (деревья среди двудольных и пальмы среди однодольных) в среднем обладают меньшим размером голоплоидного генома, чем соответствующие каждому классу однолетние виды трав. Таким образом, показанная для травянистых форм корреляция голоплоидного содержания ДНК и минимальной продолжительности жизненного цикла не работает для крупных многолетних жизненных форм растений, что является предметом для дальнейшего изучения.

Зависимость отношения числа однолетников к числу многолетников от C-value при разном числе хромосом. С увеличением числа хромосом доля однолетников уменьшается, причем значительно сильнее у однодольных, чем двудольных (табл. 5). При этом доля однолетников уменьшается как при увеличении числа хромосом у диплоидов, так и при увеличении плоидности у всех видов однодольных и двудольных, единственное исключение составляет переход от плоидности $2n$ к $4n$ у однодольных, где отмечено повышение доли однолетних видов (табл. 4).

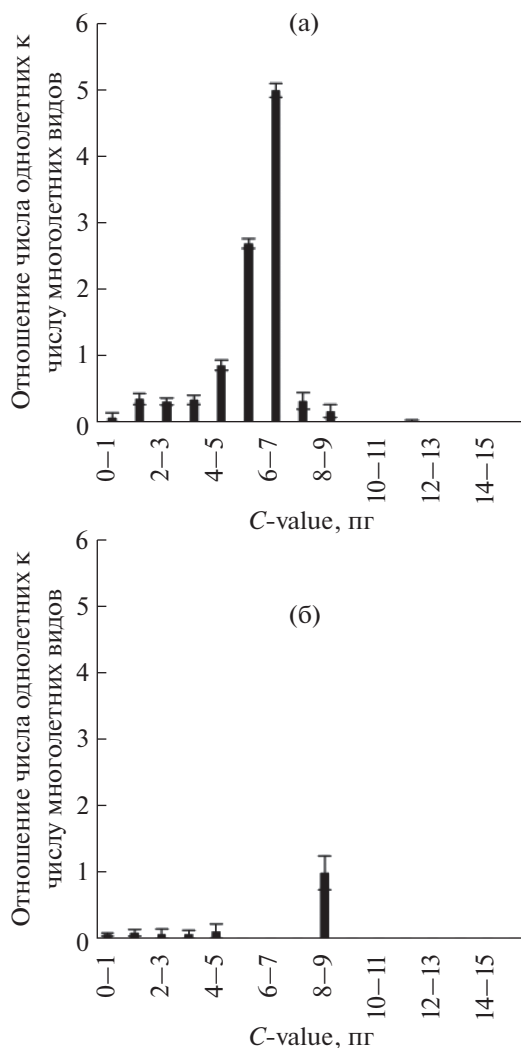


Рис. 2. Отношение числа однолетних к числу многолетних диплоидных видов однодольных трав, исключая виды порядков Asparagales и Liliales, с числом хромосом меньше 15 (а) и от 15 до 28 включительно (б) в зависимости от голоплоидного содержания ДНК (C-value). Максимальное значение C-value многолетников 30 пг (для видов с числом хромосом меньше 15), 39.1 пг (для видов с числом хромосом от 15 до 28) и 34.5 пг (для видов с числом хромосом больше 28).

Как у однодольных, так и у двудольных с числом хромосом меньше 15 пик максимума отношения числа однолетних к числу многолетних видов отмечен при 6–7 пг, но у двудольных он менее выражен (рис. 2а, 3а).

У видов с числом хромосом от 15 до 28 максимальная доля однолетников сдвигается в сторону увеличения значений C-value у однодольных до 8–9 пг (рис. 2б), у двудольных до 7–8 пг (рис. 3б). Среди диплоидных видов однодольных трав с числом хромосом больше 28 в анализируемой нами Базе данных был обнаружен лишь один однолетний вид семейства *Poaceae Zizania aquatica*. В груп-

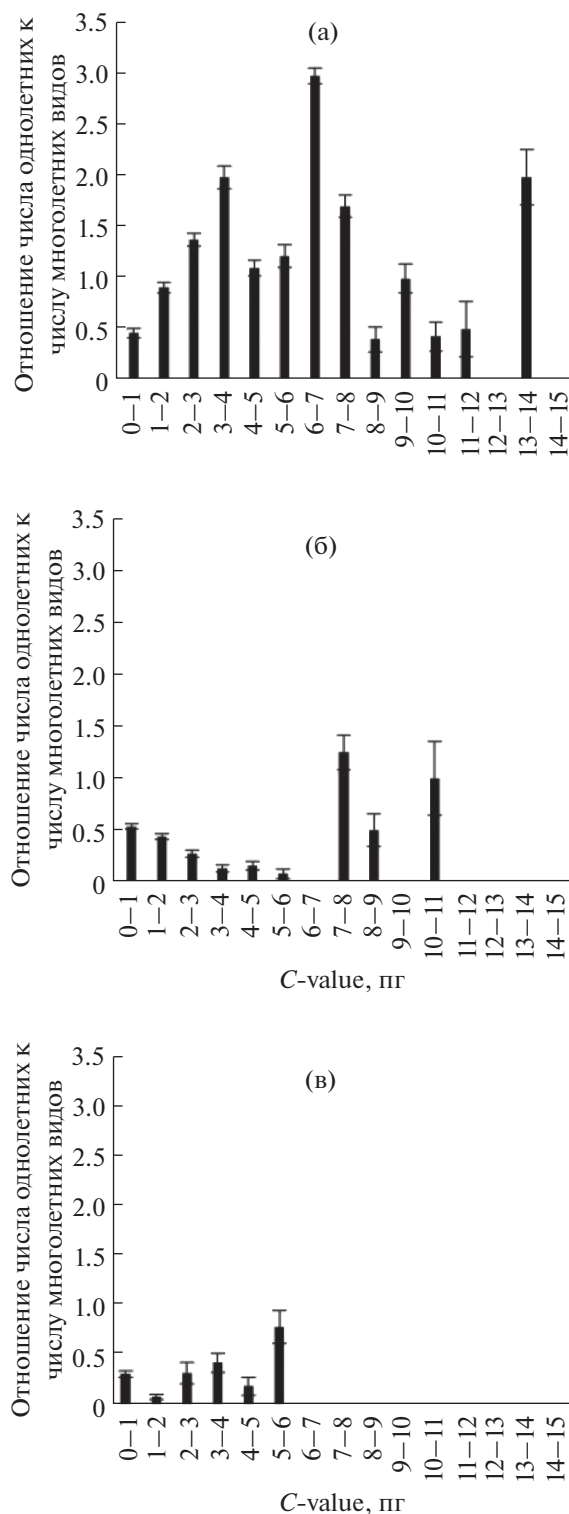


Рис. 3. Отношение числа однолетних к числу многолетних диплоидных видов двудольных трав с числом хромосом меньше 15 (а), от 15 до 28 включительно (б) и больше 28 (в) в зависимости от голоплоидного содержания ДНК (C-value). Максимальное значение C-value многолетников 28.65 пг (для видов с числом хромосом меньше 15), 15.97 пг (для видов с числом хромосом от 15 до 28) и 17.85 пг (для видов с числом хромосом больше 28).

пе двудольных диплоидных видов с числом хромосом больше 28 были обнаружены однолетние виды, однако голоплоидное содержание ДНК этих видов не превышало значения 5–6 пг (рис. 3в).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До сих пор нет ответа на вопрос о том, почему одни виды заканчивают жизненный цикл за сезон или даже часть его, а другим необходимо для этого несколько лет. В данной статье анализировалось, в какой мере однолетность определяется важными особенностями генома — голоплоидным содержанием ДНК, числом хромосом и плоидностью.

Средние значения C-value у многолетников выше, чем у однолетников, на что первым обратил внимание Bennett [8], и потом было подтверждено [10, 11, 28]. Однако эта зависимость достаточно сложная, и поэтому максимальное значение отношения между числом однолетников и многолетников может наблюдаться при разных значениях C-value у однодольных и двудольных, и доля однолетних видов может по-разному изменяться с повышением C-value [28]. Эту неоднозначность изменения доли однолетников с повышением C-value демонстрируют и приведенные данные (рис. 2, 3) о том, как это отношение меняется у диплоидов с разным числом хромосом. Остается неясным, почему эти зависимости по-разному проявляются у однодольных и двудольных. Для решения этого вопроса представляется перспективным изучить обсужденные в этой статье зависимости с привлечением материала из отдельных семейств покрытосеменных.

Авторы выражают благодарность Н. В. Жуковской за обсуждение результатов в ходе проделанной работы, а также группе исследователей из Ботанического сада Кью за создание Базы данных [26], на основании которой была проделана настоящая работа.

Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственного задания (тема № 121040800153-1).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bennett M.D., Smith J.B. Nuclear DNA amounts in angiosperms // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*. 1976. V. 274. P. 227.
2. Greilhuber J., Dolezel J., Lysak M.A., Bennett M.D. The Origin, Evolution and Proposed Stabilization of the Terms 'Genome Size' and 'C-Value' to Describe Nuclear DNA Contents // *Annals Bot.* 2005. V. 95. P. 255.
3. Fleischmann A., Michael T.P., Rivadavia F., Sousa A., Wang W., Temsch E.M., Greilhuber J., Muller K.F., Heubl G. Evolution of genome size and chromosome number in the carnivorous plant genus *Genlisea* (Lentibulariaceae), with a new estimate of the minimum genome size in angiosperms // *Annals Bot.* 2014. V. 114. P. 1651.
4. Pellicer J., Fay M.F., Leitch I.J. The largest eukaryotic genome of them all? // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2010. V. 164. P. 10.
5. Thomas C.A. The genetic organization of chromosomes // *Ann. Rev. Genet.* 1971. P. 237.
6. Gregory T.R. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma // *Biol. Rev.* 2001. V. 76. P. 65.
7. Greilhuber J., Leitch I.J. *Genome Size and the Phenotype. Volume 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes*. Vienna, Austria: Springer. 2012. 352 p.
8. Bennett M. Nuclear DNA content and minimum generation time // *Proc. R. Soc. London, Ser. B*. 1972. V. 181. P. 109.
9. Иванов В.Б. Содержание ДНК в ядре и скорость развития растений // *Онтогенез*. 1978. Т. 9. С. 39.
10. Иванов В.Б. Корреляция между содержанием ДНК в геноме и жизненной формой растений // *Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых*. Москва, 2014. С. 203.
11. Lunkova N.F., Zhukovskaya N.V., Ivanov V.B. Relationship of the Holoploid DNA Content with the Life Form and Duration of Plants' Life Cycle // *Russ. J. Dev. Biol.* 2020. V. 51. P. 387.
12. Beaulieu J.M., Leitch I.J., Patel S., Pendharkar A., Knight C.A. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms // *New Phytol.* 2008. V. 179. P. 975.
13. Simova I., Herben T. Geometrical constraints in the scaling relationships between genome size, cell size and cell cycle length in herbaceous plants // *Proc. R. Soc. B*. 2012. V. 279. P. 867.
14. Zhukovskaya N.V., Bystrova E.I., Ivanov V.B. Length of Meristematic and Fully Elongated Root Cells Related to Haploid DNA Content // *Russ. J. Dev. Biol.* 2016. V. 47. P. 326.
15. Van't Hof J., Sparrow A.H. A relationship between DNA content, nuclear volume, and minimum mitotic cycle time // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 1963. V. 49. P. 897.
16. Evans G.M., Rees H., Snell C.L., Sun S. The relationship between nuclear DNA amount and time duration of the mitotic cycle // *Chromosome Today*. 1972. V. 3. P. 24.
17. Olszewska M.J., Bilecka A., Kuran H., Marciniak K., Jakubinski J. Dry mass and protein increase during interphase as a possible factor regulating the cell cycle duration // *Caryologia*. 1990. V. 43. P. 43.

18. *Иванов В.Б.* Клеточные механизмы роста растений. 68-е Тимирязевское чтение. Москва: Наука, 2011. 104 с.
19. *Francis D., Davies M.S., Barlow P.W.* A strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level // *Annals Bot.* 2008. V. 101. P. 747.
20. *Gruner A., Hoverter N., Smith T., Knight C.A.* Genome size is a strong predictor of root meristem growth rate // *J. Botany.* 2010. P. 1.
21. *Beaulieu J.M., Moles A.T., Leitch I.J., Bennett M.D., Dickie J.B., Knight C.A.* Correlated evolution of genome size and seed mass // *New Phytol.* 2007. V. 173. P. 422.
22. *Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н.* Направления эволюции генома покрытосеменных // *Цитология.* 2011. Т. 53. С. 295.
23. *Sheremetiev S.N., Chebotareva K.E.* Modern and Cretaceous – Cenozoic Diversification of Angiosperms // *Biology Bulletin Reviews.* 2018. V. 8. P. 351.
24. *Ohri O.* Climate and Growth Form. The consequences for Genome Size in Plants // *Plant Biol.* 2005. V. 7. P. 449.
25. *Гамалей Ю.В.* Растительные формы палеогена и неогена // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Москва, 2014. С. 129.
26. *Leitch I.J., Johnston E., Pellicer J., Hidalgo O., Bennett M.D.* Plant DNA C-values Database (Release 7.1); <https://cvalues.science.kew.org/>
27. *Leitch I.J., Bennett M.D.* Genome downsizing in polyploidy plants // *Biol. J. Linn. Soc.* 2004. V. 82. P. 651.
28. *Ivanov V.B.* Ambiguous Dependence of Minimal Plant Generation Time On Nuclear DNA Content // *Nature Precedings.* 2010. <https://doi.org/10.1038/npre.2010.4943.1>