

© А. В. Родионов, Е. С. Ким,  
Н. Н. Носов, М. П. Райко,  
Э. М. Мачс, Е. О. Пунина

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург

✿ Для того чтобы исследовать круг родства видов с необычным двуххромосомным геномом *Zingeria biebersteiniana* (триба *Aveneae*) и *Colpodium versicolor* (триба *Poeae*), мы секвенировали ITS1 и ITS2 ядерных генов рРНК и определили филогенетические отношения видов рода *Colpodium sensu lato* и некоторых других злаков из триб *Aveneae* и *Poeae*. Показано, что *Z. biebersteiniana* ( $2n = 4, x = 2$ ), *Z. trichopoda* ( $2n = 8, x = 2$ ) и *C. versicolor* ( $2n = 4, x = 2$ ) формируют хорошо поддерживаемую кладу только с одним видом комплекса *Colpodium s. l.* — *Catabrosella araratica* ( $2n = 42, x = 7$ ). Все другие виды *Colpodium s. l.* формируют другую хорошо поддерживаемую группу [*Catabrosella variegata* ( $2n = 10, x = 5$ ), *C. subornata* ( $2n = ?$ )], *Hyalopoa pontica* ( $2n = 28, x = 7$ ), *Paracolpodium altaicum* ( $2n = 42, x = 7$ ), *Hyalopoa lanatiflora* ( $2n = 28, x = 7$ ), *Catabrosa capusii* ( $2n = 20, x = 5$ ), *C. aquatica* ( $2n = 20, x = 5$ )]. Эта группа, в свою очередь, сестринская клade [*Puccinellia distans* ( $2n = 42, x = 7$ ), *Sclerochloa dura* ( $2n = 14, x = 7$ )], *Phippsia concinna* ( $2n = 28, x = 7$ )].

✿ **Ключевые слова:** цветковые растения; основное число хромосом; кариотип; эволюция хромосом; внутренние транскрибируемые спейсеры; гены рРНК.

Поступила в редакцию 07.07.2008  
Принята к публикации 07.11.2008

## МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА *COLPODIUM SENSU LATO (POEAE, POACEAE)*

### ВВЕДЕНИЕ

Предковый для злаков гаплоидный хромосомный набор мог состоять из 5–7 (Flovik, 1938; Цвелев, 1976; Hunziker, Stebbins, 1986) или 11–12 хромосом (Авдулов, 1931; Hilu, 2004). В дальнейшем в разных трибах это число хромосом изменялось, так что для разных современных родов в пределах сем. *Poaceae* предполагаются примечательно разные основные числа хромосом  $x = 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 18$ . Среди них можно выделить самые распространенные —  $x = 7, 9, 10$  и 12 (Hunziker, Stebbins, 1987; Hilu, 2004). Наименьшее число хромосом в геноме злаков найдено у *Colpodium versicolor* ( $n = x = 2$ ) (Соколовская, Пробатова, 1977) и у видов рода *Zingeria* — *Z. biebersteiniana* ( $n = x = 2$ ), *Z. trichopoda* ( $n = 4, x = 2$ ) и *Z. kochii* ( $n = 6, x = 2$ ) (Цвелев, Болховских, 1965; Цвелев, Жукова, 1974). Ранее мы показали, что редукция хромосом от 7 к 2 произошла у общего предка *Colpodium* и *Zingeria* относительно недавно (Ким и др., 2004; Родионов и др., 2007). Виды этих двух родов способны давать межродовые гибриды. Коцеруба с соавт. (Kotseruba et al., 2003), используя GISH-гибридизацию, показали, что *Z. trichopoda* — вид гибридогенного происхождения, аллотетраплоид, у которого одним из предковых был вид *Z. biebersteiniana*. ДНК генома *Z. biebersteiniana* гибридизовалась лишь с одним субгеномом *Z. trichopoda* (назван Z-субгеномом). Существенно, что у тетраплоида *Z. trichopoda* только один кластер 45S рДНК, причем он расположен в хромосомах другого, не гибридизирующегося с ДНК *Z. biebersteiniana* субгенома (названного С-субгеномом). В дальнейшем Коцеруба с соавт. удалось показать, что расположение этих генов во втором субгеноме *Z. trichopoda* такое же, как расположение генов 45S рРНК и 5S рРНК у *C. versicolor*, однако после GISH ДНК *C. versicolor* не гибридизовалась специфически со вторым субгеномом *Z. trichopoda*. Поэтому авторы думают, что вторым предковым видом для *Z. trichopoda* был какой-то другой вид *Poeae* (Kotseruba et al., 2005).

Для того, чтобы определить, какой из современных видов с  $x$  более 2 ближе всего к видам, имеющим  $x = 2$ , в данной работе мы исследовали последовательности ITS предполагаемых близких родственников *Colpodium versicolor* — видов рода *Colpodium sensu lato* и некоторых других близких родов.

Представления систематиков о составе рода *Colpodium* Trin. с момента установления рода неоднократно менялись. Автор рода *Colpodium* Триниус в 1820 г. отнес к нему два вида, ранее описанные как виды рода *Agrostis* — *C. stevenii* Trin. (*Agrostis versicolor* Stev.) и *C. monandrum* Trin. (*Agrostis algida* Soland.) (Trinius, 1820), но позже перенес эти виды в подроды рода *Vilfa*, причем подрод, включающий *C. stevenii*, стал называться *Colpodium*, а включающий *C. monandrum* — *Phippsia*. Р. Браун возвел подрод *Phippsia* в ранг рода, и вид *C. monandrum* был переименован в *Phippsia algida* R.

Вр., признаваемый до сих пор (Невский, 1934а; Цвелев, 1964; Tzvelev, 1989). В 1964 г. Н. Н. Цвелев провел ревизию рода *Colpodium*, оставив в роде 15 и исключив 19 видов. Оставленные в составе рода *Colpodium* виды были разделены на 5 подродов, 4 из которых позже, на основании морфологических критериев и с учетом основного числа хромосом в кариотипе, были возведены в ранг родов *Colpodium sensu stricto* Tzvel. с  $x = 2$ , *Catabrosella* Tzvel. ( $x = 5, 6, 7, 9$ ), *Paracolpodium* Tzvel. ( $x = 7$ ) и *Hyalopoa* Tzvel. ( $x = 7$ ). *Colpodium araraticum* (Lipsky) Woron. ( $x = 7$ ) был отнесен Н. Н. Цвелевым к монотипному подроду *Nevskia* рода *Catabrosella* (Цвелев, 1964, 1976). Такой взгляд на круг родства *Colpodium versicolor* принят отечественными агростологами (Алексеев, 1980, 1981, 1988; Гусейнов, 1988; Габриэлян, Цвелев, 2006), однако это мнение не является общепринятым. Так, Макфарлэйн объединяет *Colpodium* и *Paracolpodium*, однако признают самостоятельность родов *Catabrosella* и *Hyalopoa* (Macfarlane, 1986), а Клейтон и Ренвойз (Clayton, Renvoize, 1986) и Браммитт (Brummitt, 1992) считают, что нет оснований для выделения *Catabrosella*, *Paracolpodium* и *Hyalopoa* из рода *Colpodium*.

Для того чтобы оценить генетическое родство видов рода *Colpodium sensu lato* и определить их место среди других родов триб *Poeae* и *Aveneae*, мы провели сравнительный анализ спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами секвенирован участок ITS1 — ген 5.8S рРНК—ITS2 (рис. 1) у представителей рода *Colpodium sensu lato*: *Colpodium versicolor*, *Catabrosella subornata*, *C. variegata*, *C. araratica*, *Paracolpodium altaicum*, *Hyalopoa lanatiflora*, *H. pontica*, *Catabrosa aquatica*, *Catabrosa capusii*, *Phippsia concinna*. Кроме того, нами проанализированы ITS еще 50 представителей *Poeae* и *Aveneae* (трибы, к которым традиционно относят *Colpodium* и *Zingeria*) и два вида внешних групп — *Triticum aestivum* и *Glyceria maxima*. Некоторые данные взяты из Genbank/EMBL/DDBJ (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank>). Средняя длина ITS1 у исследованных представителей триб *Aveneae* и *Poeae* от мотива «TCGTG» до «ACACG» составляла 217 п. н. Средняя длина ITS2 от мотива «AACACGC» до «CCGACC» (включительно) составляла 213 п. н. Происхождение образцов секвенированных и проанализированных последовательностей было следующим.



Рис. 1. Организация кластера 45S рРНК у растений

Отмечено положение генов 18S, 5.8S и 26S рРНК. ITS — внутренние транскрибируемые спейсеры, ETS — наружные транскрибируемые спейсеры, горизонтальными стрелками показаны места отжига праймеров, использованных в нашей работе

*Agrostis capillaris* L. (*Agrostis tenuis* Sibth.) — AY520820 — 2002. Окр. г. Новороссийск. Собр.: БТ<sup>1</sup>, Опр.: ЕП, НЦ — наши данные; *A. gigantea* Roth — EF565133 — 2006. Горный Алтай, пос. Акташ. Собр.: АР, ЕП, СД; Опр.: ЕП, НЦ — наши данные; *A. stolonifera* L. — EF541167 — 28.08.2004. Горный Алтай, Чуйский тракт, окр. селения Черга, прибрежный луг у р. Сема. Собр.: АР, ЕП, СД. Опр.: ЕП — наши данные.

*Aira caryophyllea* L. AM049252 — Чили. — (Reichman et al., 2006).

*Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. — EU093029 — 2004. Полярный Урал, р. Большая Пойпудына, 2004. Собр.: ЭМ, опр.: СХ. — наши данные; — EU921830 — Мурманская обл., Дальние Зеленцы. 04-ДЗ-154. 14.08.2004. Собр и опр. СЧ — наши данные.

*Arctophila fulva* (Trin.) Anders. — AY237831 — Норвегия (Brysting et al., 2004).

*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat. — EU935583 — 2006. Горный Алтай, Чуйская степь, урочище Актал, берег р. Юстыт. Собр. АР, ЕП, СД. Опр. ЕП, НЦ, НН — наши данные.

*Avena damascena* Rajh. — AY881171, коллекция ВИР РАСХН, К-2057, происхождение: Марокко — наши данные; *A. pilosa* M.B. — AY530162, Азербайджан — наши данные; *A. ventricosa* Balansa AY522437 — коллекция ВИР РАСХН, К-1909, происхождение: Кипр. — наши данные.

*Avenella flexuosa* (L.) Drejer (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur.) — AM041232 — Малайзия, гора Кинабалу — (Chiappella, 2007).

*Briza elatior* — Sibth. et Smith — EU935582 — 2003. Карачаево-Черкессия, Теберда. Собр.: АР, ЕП, СБ, ЮП. Опр.: ЕП, СБ, НЦ — наши данные;

<sup>1</sup> Здесь и далее инициалами обозначены коллекторы и систематики, определившие видовую принадлежность образца: АР — А. В. Родионов, АТ — А. И. Толмачев, БТ — Б. Ф. Тюпа, БЮ — Б. А. Юрцев, ВК — В. Л. Комаров; ВП — В. В. Петровский, ВШ — В. Ф. Шаурин, ЕА — Е. Б. Алексеев, ЕК — Е. С. Ким, ЕП — Е. О. Пунина, ЕШ — Е. И. Штейнберг, ИИ — И. А. Ильинская, ИК — И. Б. Кучеров, ИП — И. А. Паутова, ЛЗ — Л. Л. Заноха, МК — М. И. Кирпичников, МР — М. П. Райко, НМ — Н. В. Матвеева, НН — Н. Н. Носов, НЦ — Н. Н. Цвелев, ПК — П. Н. Кривоносов, СБ — С. В. Бондаренко, СД — С. А. Дьяченко. СХ — С. С. Холод, СЧ — С. В. Чиненко, ТП — Т. Г. Полозова, ЭГ — Э. Ц. Габриэлян, ЭМ — Э. М. Мачс.

- B. marcowiczii* Woronow — FJ008711 — 18–30.08.2003. Карачаево-Черкессия. Теберда. Собр.: AP, EP, CB, YP. Опр.: EP, CB, HЦ-наши данные; *B. minor* L. — EU935584 — 23.05.1940. Абхазия, Гагры. — Собр. и опр. В. Л. Комаров — наши данные; L36510 — Юта, США (Hsiao et al., 1995).
- Calamagrostis lapponica* (Wahl.) Hartm. — FJ010631 — 2004. Полярный Урал. Собр.: ЭМ. Опр.: CX — наши данные; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb — FJ010632 — 2004. Полярный Урал. Собр.: ЭМ. Опр.: CX — наши данные; *C. phragmitoides* s. str. Hartm. — FJ010633 — 29.08.2005. Мурманская обл., Дальние Зеленцы. Собр.: СЧ. Опр.: СЧ, ИК — наши данные; *C. purpurea* (Trin.) Trin. — FJ013223 — 22.08.2005. Мурманская обл., Дальние Зеленцы. 05-ДЗ-33. Собр.: СЧ. Опр.: СЧ, ИК — наши данные.
- Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. — DQ539565 — Spain (Quintanar et al., 2007), EF577510 — 20.08.2003. Мурманская обл., Дальние Зеленцы, сырой песчаный берег. Собр.: СЧ. Опр.: СЧ, ИК. — наши данные; *C. capusii* Franch. — FJ196299 — Горный Алтай, берег р. Чуя, окр. пос. Кош-Агач, Чуйская степь. 15.08.2006. Собр.: AP, EP, CD. Опр. HЦ — наши данные.
- Catabrosella araratica* (Lipsky) Tzvel. — FJ196300 — Армения, Гекакурникский р-н, 2300 м н. у. м. Собр. и опр. ЭГ — наши данные; *C. subornata* E. V. Alexeev (*Colpodium humilis* subsp. *subornata*) — FJ013225 — Азербайджан, Талыш-Муганская АО, Талышские горы, каменистый склон, выс. 700–800 м н. у. м. 03.05.1946. Собр.: ИИ, МК. Опр.: ИИ, МК, HЦ, EA. — наши данные; *C. variegata* (Boiss.) Tzvel. — AY862811 — Карачаево-Черкессия: Теберда. Собр. и опр.: EP, AP — наши данные.
- Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. — Горный Алтай, Чарышский р-н, окр. с. Покровка, лес, выс. ок. 1000 м н. у. м. 26.08.07. Собр. и опр. EP, HH, MP, AP — наши данные.
- Colpodium versicolor* (Sved.) Schmalh. — AY497472 — Карачаево-Черкессия, Теберда. 18–30.08.2003. Собр.: AP, EP, YP, CB. Опр. EP, CB, HЦ — наши данные; AJ867446 — Армения, Малый Кавказ, г. Арагац., выс. прим. 3250 м н. у. м., 20.08.2003 (Kotseruba et al., 2003); — AJ867445 — Грузия, Большой Кавказ, 15 км к ю-в. от г. Казбеги, хребет Чауки, выс. прим. 2950 м н. у. м. 21.07.2002 (Kotseruba et al., 2005).
- Dupontia fisheri* R. Br. — AY237874 и AY237868 — Норвегия — (Quintanar et al., 2007).
- Festucella eriopoda* (Vickery) E. V. Alexeev — AY559122, Австралия (Hunter et al., 2004).
- Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. — FJ013226-2004. Полярный Урал, долина р. Енга-Ю. Собр.: ЭМ. Опр.: CX — наши данные.
- Helictotrichon asiaticum* (Roshevitz). Grossheim. — AY870327 — Карачаево-Черкессия, Теберда. Собр.: AP, EP, CB, YP. Опр.: EP, CB, HЦ — наши данные.
- Hookerochloa hookeriana* (F. Muell. ex Hook. f.) E. Alexeev — AY559123 — Австралия (Hunter et al., 2004).
- Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. — FJ178781 — Якутия, бухта Тикси. Собр.: AT, TP, BШ, БЮ. 11.07.1956. Опр.: AT, TP, BШ, БЮ, HЦ — наши данные; *H. pontica* (Bal.) Tzvel. — FJ196302 — ваучер Т-76 — Карачаево-Черкессия, Теберда. Выс. прим. 2500 м н. у. м., ист. р. Назылкол. 21.08.2003. Собр.: AP, EP, CB, YP. Опр.: EP, CB, HЦ — наши данные; — FJ196303 — ваучер Т-112 — Карачаево-Черкессия, Теберда. Выс. 2900 м н. у. м., ущелье р. Кыш-каджер. 24.08.2003. Собр.: AP, EP, CB, YP — наши данные.
- Koeleria splendens* C. Presl — DQ336825 — Испания — (Quintanar et al., 2007).
- Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. — EF432735 — Горный Алтай, окр. с. Акташ. 3000 м н. у. м. Собр. и опр. AP, EP, CD. — наши данные.
- Phippsia concinna* (Th. Fr.) Lindeb. — EU093028 — архипелаг Новая Земля, о-в Большевик, Собр.: HM, ЛЗ. Опр.: VP — наши данные.
- Phleum phleoides* (L.) Karst. — AF498396 — Эстония (Subbotin et al., 2004).
- Poa abbreviata* R. Br. — AY237835, Канада (Brynsning et al., 2004); *P. alpigena* (Blytt) Lindm. — Архангельская обл., Онежский п-ов, окр. дер. Пурнема, 30.06.2005. Собр. HH, EK, AP. Опр. HЦ — наши данные.; *P. alpina* L. var. *alpina* — AY237837, Канада (Brynsning et al., 2004); *P. anceps* subsp. *polyphylla* (Hackel) Edgar — AY686666, Новая Зеландия (Gardner R. C. et al., 2007, не опубли.); *P. annua* L. — AY830452, Тасмания (Mackenzie A. M. et al., не опубли.); *P. arctica* R. Br. — AY237842, Канада (Brynsning et al., 2004); *P. chaixii* Vill. — EF433458 — Санкт-Петербург, окрестности пос. Репино, 4.08.2005. Собр. и опр. HH, наши данные; *P. compressa* L. — DQ674360 — Ленинградская обл., г. Выборг, обочина дороги, 5.08.2004. Собр. и опр. HH — наши данные; *P. infirma* Kunth — AF393012 — Испания, Сарагосса (Torrecilla, Catalán, 2002); *P. litorosa* Cheeseman — AY686662 — Новая Зеландия (Gardner R. C. et al., не опубли.); *P. novae-zelandiae* Hackel — AY686659, Новая Зеландия (Gardner R. C. et al., не опубли.); *P. palustris* L. — EF555592 — Санкт-Петербург, пос. Комарово, 9.08.2004. Собр. и опр. HH. — наши данные; *P. pratensis* L. (северная дерновинная раса) — Архангельская обл., сев.-вост. побережье Онежского залива, окр. дер. Пурнема, 30.06.2005. Собр. HH, EK, AP. Опр. HH — наши данные; *P. ramosissima* Hook. f. — AY686655 — субантарктический о-в Окленд (Gardner R. C. et al., не опубли.); *P. supina* Schrad. — EF165099 — Соловецкий архипелаг, о-в Большая Муксалма, лес у берега Белого моря, 25.06.2005. Собр. HH, EK, AP. Опр. HЦ — наши данные; *P. trivialis* L. — AF532932, Испания (Catalán et al., 2004).

*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. — AF532934, Испания (Catalán et al., 2004).

*Sclerochloa dura* (L.) Beauv. — AF532933 — Испания (Catalán et al., 2004).

*Sesleria argentea Savi* — AF532931 — Испания (Catalán et al., 2004); *S. coerulea* (L.) Ard. EF565132 — Ленинградская обл., Гатчинский р-н, дер. Пудость. Собр.: ЕК, НН, ИП. Опр. ИП — наши данные; — DQ539586 — Испания, Мадрид (Quintanar et al., 2007).

*Trisetum youngii* Hook.f. — AY752485 — Новая Зеландия (Gardner et al., 2007, не опубликовано).

*Triticum aestivum* L. — FJ196304 — коллекция ВИР РАСХН, VIR K-14632, Узбекистан — наши данные.

*Vahlodea atropurpurea* (Wahlenb.) Fries — FJ13224 — Кольский полуостров. Собр. и опр.: СЧ — наши данные.

*Zingeria biebersteiniana* (Claus.) P. Smirn — DQ910765 — Волгоградская обл., окр. дер. Рахинка. Собр и опр.: ЕП, НТ, АР — наши данные; AJ428836 — Волгоградская обл. (Коцера и др., 2003); *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. — FJ196301 — Грузия, Тифлис. Горькийский р-н. Между горой Цхра-Цхаро и Тибисцхурским озером. 5–6.07.1916. Собр. и опр.: ПК, ЕШ — наши данные; AJ428835 — Армения, окр. г. Джермук. ок. 2000 м н. у. м. (Kotseruba et al., 2003).

Выделение геномной ДНК производилось как описано в (Doyle, Doyle, 1987). Для амплификации использовались праймеры ITS1F (Gardes, Brunes, 1993), ITS1P (Ridgway et al., 2003) и ITS4 (White et al., 1990). Полимеразная цепная реакция была проведена на амплификаторе MiniCycler (MJ Research, USA). Параметры циклов амплификации: 10 мин 94 °C; 35 циклов: 1 мин 94 °C; 1 мин 48 °C; 1 мин 72 °C; 10 мин 72 °C. Для секвенирования использовался Big Dye Terminator Kit v.2.0 (PerkinElmer Life Sciences, Inc., USA) и секвенатор ABI Prizm 377 (Applied Biosystems, UK) на базе НПФ «Омникс» и ООО «Амбер» (Санкт-Петербург, Россия).

Выравнивание полученных последовательностей и анализ матрицы данных выполняли с помощью пакета программ MEGA 4.0 (Tamura et al., 2007), для расчета расстояний использовались показатели Kimura 2, Jukes-Cantor и p-distance.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 1 приведены позиции, по которым различаются виды рода *Colpodium sensu lato*. Из таблицы видно, что ITS-последовательности *Colpodium versicolor* близки ITS *Zingeria*, но по большому числу позиций отличаются от других видов, ранее включаемых в род *Colpodium*, но затем выделенных Н. Н. Цвелевым в роды *Hyalopoa*, *Paracolpodium* и *Catabrosella*. Используя методы максимальной пар-

симонии и объединения ближайших соседей (NJ), мы построили вероятные филогенетические деревья, отражающие связи между исследуемыми видами. Принципиальных различий в топологии деревьев, построенных разными методами, не было, на рис. 2 приведено древо, построенное методом объединения ближайших соседей. Прежде всего отметим, что типовой вид рода *Colpodium* — *C. versicolor* — образует общую кладу с *Zingeria biebersteiniana* и *Z. trichopoda* (бутстрэп-индекс = 93). Из видов *Colpodium sensu lato* в одной кладе (бутстрэп-индекс = 99) с двуххромосомными злаками располагается только *Catabrosella araratica*, у которого, по имеющимся данным,  $2n = 42$  и, следовательно,  $x = 7$  (Погосян и др., 1972). Из того, что в одну, хорошо поддержанную кладу входят виды с основным числом хромосом 7 и основным числом 2, естественно предположить, что двуххромосомный геном сформировался в пределах этой филогенетической ветви уже после отделения ветви *Catabrosella araratica*, если, конечно, число хромосом  $2n = 42$  у последнего вида было определено правильно (работа Погосян и соавт. — единственное известное определение числа хромосом у *Catabrosella araratica* — см.: Назарова, Гукасян, 2004).

*Catabrosella araratica* первоначально был описан как *Catabrosa araratica* Lipsky. Затем Воронов перенес его в род *Colpodium* (Габриэлян, 1963). С. А. Невский (19346) выделил его в олиготипный ряд *Reticulata* в роде *Colpodium*. Н. Н. Цвелев (1964) предложил рассматривать этот вид как тип монотипного подрода *Neuskia* Tzvel. рода *Colpodium*, отмечая, что этот вид, подобно видам подродов *Hyalopoa* и *Paracolpodium*, имеет ползучие побеги, однако по целому ряду признаков (среди которых преимущественно двуцветковые колоски, строение цветковых пленок и др.) приближается к подроду *Catabrosella*. Кроме того, по мнению Н. Н. Цвелева (1964), *Colpodium araraticum* по ряду признаков показывает более близкое родство с видами рода *Poa* L., чем другие подроды *Colpodium*. В 1976 г. Н. Н. Цвелев стал рассматривать этот вид в качестве секции *Neuskia* в пределах рода *Catabrosella* (Цвелев, 1976). Позднее Е. Б. Алексеев (1988) придал этой секции ранг подрода *Neuskia* рода *Catabrosella*, также отмечая наличие особенных черт *C. araratica*, отличающих его от остальных представителей рода *Catabrosella*. Данные таблицы 1 и древо на рис. 2 показывают, что вид *C. araratica* действительно лишь отдаленно родственен другим видам рода *Catabrosella* и, учитывая очевидные отличия его ITS от ITS других видов рода *Catabrosella* (табл. 1) и морфологическое своеобразие (Невский, 19346; Цвелев, 1964, 1976; Алексеев, 1988), вероятно, заслуживает выделения в отдельный род *Neuskia*.

Другие виды рода *Colpodium sensu lato* — *Paracolpodium altaicum*, *Hyalopoa lanatiflora*, *H. pontica* (об-

Таблица 1

Полиморфные сайты в районах ITS1 – 5.8S рДНК – ITS2 у видов круга родства *Colpodium sensu lato*

	1 2 2 3 3 3 4 4	4 4 4 5 5 5 5 5 5	5 6 6 6 6 6 7 7 7 7	11	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
	6 2 0 7 9 1 2 6 1 2	6 7 9 0 1 2 3 4 6 7	8 0 3 4 5 7 0 1 2 4	7 7 7 8 8 9 9 0 0	0 0 0 1 1 1 1 2 2 4	4 6 6 7 7 7 7 7 7 8	7 2 6 1 2 3 5 6 7 0	8 8 8 8 8 8 9 9 0 0
	G G C T C C G G C T G	T G C T G - T G C G	G A T T G C T C A T	T G A G C C T T C T	C A G T G G G C G G	G C G C A A C C A G	C G T G G C T A C T	C G T G G C T A C T
<i>Zingeria biebersteiniana*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Zingeria biebersteiniana</i>	A.....	.....	.....	M.....	S.....	.....T.....G.	.....	.....C.....
<i>Zingeria trichopoda* GRU</i>	A.....	.....	.....	.....	.....	.....G.T.....G.	.....	.....C.....
<i>Zingeria trichopoda ARM</i>	A.....	.....	C.T.....	.....	.....	.....T.A.G.	.....	.....C.....
<i>Colpodium versicolor* TEB</i>	A A.....	.....	T.C.....	.....	.....	.....T.A.G.	.....	.....C.....
<i>Colpodium versicolor ARM</i>	A A.....	.....	C.....	.....	.....	.....T.A.G.	.....	.....C.....
<i>Colpodium versicolor GRU</i>	A A.....	.....	T.C.....	.....	.....	.....T.A.G.	.....	.....C.....
<i>Catabrosella araratica*</i>	A.....	A.T.A.G.	C.....G.	.....	.....A.....	.....T.....G.	.....	.....C.....
<i>Hyalopoa pontica* T-76</i>	A...A...A.	...A.-C.Y.	T.C...G.	...C...T.C...	...C...C...	T...T...T.G.	...T...T.G.	A.C...T...C
<i>Hyalopoa pontica* T-112</i>	A.....	...G.-C...	...A...T...G.	...C.T.-C...	...C...C...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C...G.C
<i>Paracolpodium altaicum*</i>	A.....	...G.-C...	...A...T.C.G.	...C...-C...	...C...C...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C...G.C
<i>Catabrosella variegata*</i>	A...T.T.A.	...G.-C...	...C.T...G.	...C...-C...	...C.T...C...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C.T...G.C
<i>Catabrosella subornata*</i>	A...T.T.A.	...G.-C...	...C.T...G.	...C...-C...	...C.T...C...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C.T...A.C
<i>Hyalopoa lanatiflora*</i>	A.G.....	...G.-C..A	A...T...G.	...C.M.-C...	...C...T...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C.AA...G.C
<i>Catabrosa aquatica*</i>	A.G.....	...G.-C..A	A...T...G.	...C...-C...	...C...T...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C.AA...G.C
<i>Catabrosa capusit*</i>	A.G.....	...G.-C..A	A...T...G.	...C.C.-C...	...C.T...T...	...T...T.G.	...T...T.G.	A.C.AA.C.G.C
<i>Phippsia concinna*</i>	A.T...T.A.T.	.C.G.-C...	A.T.C...T...	...C...-G.A	...C...T...	...A.T...G.	...A.T...G.	A.C...T...
<i>Sclerochloa dura</i>	A.NNNN.A.T.	...G.C.A...	A...T...G.	...C...-A...	...C...T...	...T...T.G.A	...T...T.G.A	A.C.T...G.C
<i>Puccinellia distans</i>	A.A.G....A.T.	...G.-C...	A.A.C.T..G.C	...C...-C.T.	...C...C...	...A.T...T.G.	...A.T...T.G.	A.C...G.C
<i>Poa chaixii*</i>	A...A.....	...A.-C...	.C.C.C...G.	...C..T.C...	...C...C...	...T...G.	...T...G.	A.C...G.C
<i>Poa supina*</i>	-A.A.C.A.	C.A.A.-C.A.A	C.A...T.G.	...C.T.G.C.C.	T...T...	A.T.T...G.	T...T...G.	T...G.C
<i>Avena damascena*</i>	A...A...T.A.T.	..T.G.A.G....	..C.C...G.	C.A.C..T.C...	T.T...T...	...T.G.T.T.G.	...T.G.T.T.G.	.A.C.A...G.C
<i>Avena pilosa*</i>	A...C...T.A.T.	..Y.G.A.G.C...	..C.C...T.G.	C.C...T.C...	.G.A....A	A...T.G.T.G.T.	T.C...C.G.T.C	C.G.T.C

Таблица 1 (продолжение)

Полиморфные сайты в районах ITS1 – 5.8S рДНК – ITS2 у видов круга родства *Colpodium sensu lato*

	222222222222	222222222222	333333333333	444444444444	444444444444	444444444444	444444444444	444444444444
<i>Zingieria biebersteiniana*</i>	0000111222	222222222222	66666678899	0011111122	2222333333	2222333333	33344445555	55556666667
<i>Zingieria biebersteiniana</i>	4579014024	5678275592	3458904967	2601234902	6789012356	7913580123	5789025672	
<i>Zingieria trichopoda* GRU</i>	ССССТСГТТСА	ТТТАСССССГА	СССТСССССС	ССССТСССТАС	GGGТАGТG-A	ТСGATGCTCT	GСATGATGGG	
<i>Zingieria trichopoda ARM</i>								
<i>Colpodium versicolor* TEB</i>								
<i>Colpodium versicolor ARM</i>								
<i>Colpodium versicolor GRU</i>								
<i>Catabrosella araratica*</i>								
<i>Hyalopoa pontica* t-76</i>								
<i>Hyalopoa pontica* t-112</i>								
<i>Paracolpodium altaicum*</i>								
<i>Catabrosella variegata*</i>								
<i>Catabrosella subornata*</i>								
<i>Hyalopoa lanatiflora*</i>								
<i>Catabrosa aquatica*</i>								
<i>Catabrosa capusit*</i>								
<i>Phippsia concinna*</i>								
<i>Sclerochloa dura</i>								
<i>Puccinellia distans</i>								
<i>Poa chaixii*</i>								
<i>Poa supina*</i>								
<i>Avena damascena*</i>								
<i>Avena pilosa*</i>								

Таблица 1 (окончание)

Полиморфные сайты в районах ITS1 – 5.8S рДНК – ITS2 у видов круга родства *Colpodium sensu lato*

	4444444444	4455555555	5555555555	5555555555	5555555555	5555555555	5555555555	6666666666
	7777888899	9902222233	4455555555	6666667778	8889999999	0000001111		
	5678013456	8932346724	0201234678	CGCCATCCACT	CGCCATCCGGT	A-GTATAAA-		GTCCGATGACC
<i>Zingieria biebersteiniana*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Zingieria biebersteiniana</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Zingieria trichopoda* GRU</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Zingieria trichopoda ARM</i>	..CGAG...	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Colpodium versicolor* TEB</i>	.....	A.....	C.....	T.T.....	T.....	C.....	.....	.....
<i>Colpodium versicolor ARM</i>	.....	A.....	C.....	T.T.....	T.....	C.....	.....	.....
<i>Colpodium versicolor GRU</i>	.....	A.....	C.....	T.T.....	T.....	C.....	.....	.....
<i>Catabrosella araratica*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Hyalopoa pontica* T-76</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Hyalopoa pontica* T-112</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Paracolpodium altaicum*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Catabrosella variegata*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Catabrosella subornata*</i>	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Hyalopoa lanatiflora*</i>	TYT.....	T.....	AC.....	T.T..TY..	C.....	.....	.....	.....
<i>Catabrosa aquatica*</i>	T.T.....	T.....	AC.....	T.T..TT..	C.....	.....	.....	.....
<i>Catabrosa capusii*</i>	T.T.....	T.....	NNC.....	T.T..TT..	C.....	.....	.....	.....
<i>Phippsia concinna*</i>	.....	.....	T.....	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Sclerochloa dura</i>	.....	.....	CC.....	T.T.....	CC.....	.....	.....	.....
<i>Puccinellia distans</i>	.....	.....	CC.....	T.T.....	AC.....	.....	.....	.....
<i>Poa chaixii*</i>	.....	.....	AC.....	T.....	.....	.....	.....	.....
<i>Poa supina*</i>	.....	TC.....	CC.....	T.....	AGAC.....	.....	.....	.....
<i>Avena damascena*</i>	.....	ATC.....	ATCCCA.....	T.TC.....	.....	.....	.....	.....
<i>Avena pilosa*</i>	.....	ATC.....	ATCCS.....	T.-CG.....	G.....	.....	.....	.....

Примечание: Отмеченные символом «\*» – секвенированные нами образцы. GRU – Грузия, ARM – Армения, TEB – Теберда (Карачаево-Черкессия).

Цифры над последовательностями – номер нуклеотида в последовательности.

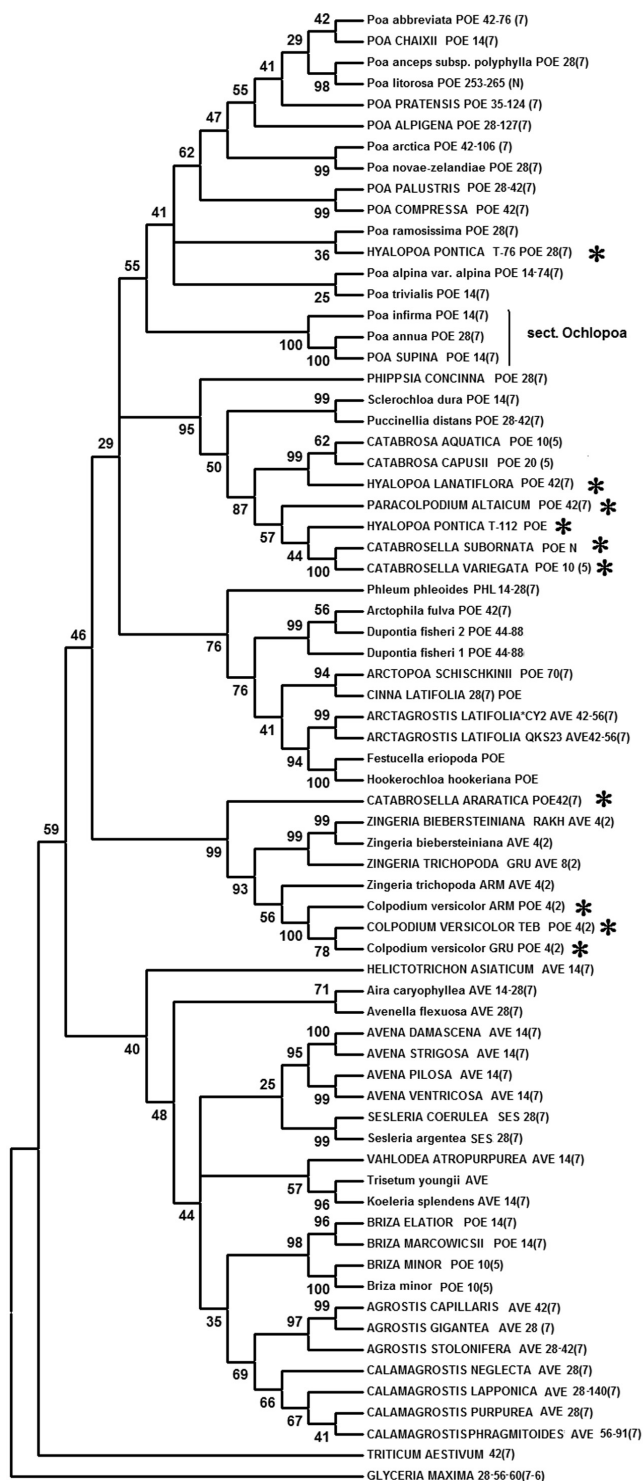


Рис. 2. Филогенетические взаимоотношения видов рода *Colpodium* sensu lato

Древо построено на основе анализа последовательностей ITS методом объединения ближайших соседей (NJ), 10000 итераций бутстрэп-поддержки, попарное удаление гэпов/нечитаемых нуклеотидов, генетические расстояния Jukes-Cantor. Условные обозначения: Прописными буквами выделены виды, ITS которых были секвенированы нами. После названия вида указаны трибы, к которой относится вид (по: Цвелев, 1976), число хромосом в кариотипе ( $2n$ ) и в скобках основное число хромосом ( $x$ ). POE — *Poeae*, AVE — *Aveneae*, PHL — *Phleae*, SES — *Seslerieae*. Данные о числе хромосом в кариотипах взяты из Цвелев (1976) и Агапова и др. (1992). Кроме того, в некоторых случаях символами T-76, T-112, CY2, QKS23, RAKH, GRU, ARM отмечено происхождение образца (см. табл. 1). Знаком \* отмечены виды, отнесенные Н. Н. Цвелевым (1964) к роду *Colpodium*



разец T-112), *Catabrosella variegata* и *C. subornata*, а также *Catabrosa aquatica* и *C. capusii* образуют общую кладу, демонстрируя высокую степень родства между собой (бутстрэп-индекс = 87), родственные отношения с кладой, объединяющей (*Puccinellia distans*+*Sclerochloa dura*) и *Phippisia concinna* (бутстрэп-индекс = 95) и четкое отличие от клады [(*Colpodium* s.str.+*Zingeria* spp.) *Catabrosella araratica*].

В ходе ревизии рода *Colpodium* Н.Н. Цвелев (1964) высказал несколько гипотез, касающихся происхождения и возможных родственных связей *Catabrosella*, *Hyalopoa*, *Paracolpodium*, и *Catabrosa*. Результаты молекулярно-филогенетических исследований позволяют проверить некоторые из них. Так, в ходе сравнительно-морфологического исследования было отмечено, что некоторые характерные признаки видов рода *Catabrosella* (кроме *Nevsikia*), такие как всегда совершенно гладкие веточки метелки, короткие, иногда неправильно зубчатые колосковые чешуи, верхние чешуи всегда без шипиков по киям, отличают виды *Catabrosella* (excl. *Nevsikia*) от *Nevsikia*, *Catabrosa* и *Colpodium* s. str., но сближают *Catabrosella* с *Poa* sect. *Ochlopoa* (*P. annua*, *P. supina*, *P. infirma*). Это сходство представлялось Н.Н. Цвелеву (1964) настолько существенным, что он допускал возможность объединения *Ochlopoa* и *Catabrosella* (excl. *Nevsikia*) в один самостоятельный род. Из сравнения ITS (табл. 1, рис. 2) следует, что *Catabrosella* действительно далеко отстоит от *Nevsikia* и *Colpodium* sensu stricto, но с видами рода *Poa* sect. *Ochlopoa* близкого родства не имеет. Морфологическое сходство *Ochlopoa* и *Catabrosella*, вероятно, связано с базальным положением *Ochlopoa* среди других представителей *Poa* (см. рис. 2). Оснований для объединения *Ochlopoa* и *Catabrosella* в один род мы не видим.

Н.Н. Цвелев (1964) отмечал, что хотя виды рода *Catabrosella* по строению колосков показывают большое сходство с родом *Catabrosa*, по строению вегетативных органов и экологии виды *Catabrosa* достаточно резко отличаются от видов *Catabrosella*, *Hyalopoa* и *Paracolpodium*, что и стало, в свое время, основанием для исключения *Catabrosa* из рода *Colpodium* sensu lato (Цвелев, 1964). Тем не менее сходство ITS-последовательностей двух видов *Catabrosa* с ITS *Hyalopoa*, *Paracolpodium* и *Catabrosella* свидетельствует о родстве представителей этих родов.

Специального обсуждения заслуживает положение на филогенетическом древе *Hyalopoa pontica* и *H. lanatiflora*. Образец *H. pontica* T-112 (Карачаево-Черкессия, уш. Кышкаджер) демонстрирует большую близость с *Catabrosella variegata* и *C. subornata*, чем с *H. lanatiflora*, образующим общую группу с *Catabrosa aquatica*. Однако другой образец этого вида, *H. pontica* T-76 (Карачаево-Черкессия, уш. Назылык), занимает неопределенное базальное по-

ложение между видами *Poa* и *Colpodium* sensu lato. Отметим, что очевидные различия между последовательностями ITS *H. pontica* T-76 и T-112. Различие между ITS-последовательностями растений из двух популяций *H. pontica*, вероятно, говорит о гибридном происхождении этого тетраплоидного вида. Аналогичное явление описано Коварик и соавт. (Kovarik et al., 2005) для разных популяций аллотетраплоидного вида *Tragopogon mirus*. Этот аллотетраплоидный вид возник в Америке в результате гибридизации европейских по происхождению диплоидных видов *T. dubius* и *T. porrifolius* около 80 лет назад и за время его существования растения в 3 популяциях из 5 утратили до 95 % последовательностей ITS *T. dubius*, но в двух популяциях ITS *T. dubius* сохранились и даже доминировали в геномах некоторых растений.

Проблема будет изучена нами в дальнейшем, но в общем, полученные результаты согласуются с представлением о том, что *H. pontica* — гибридогенный вид, занимающий пограничное положение между *Colpodium* sensu lato (excl. *C. versicolor* и *Catabrosella araratica*) и *Poa*. Отметим, что, *H. pontica* (*Catabrosa pontica* Bal., 1874; *Colpodium ponticum* (Bal.) Woron., 1909), был описан Сомме и Левье как *Poa capillipes*, Somme. et Lev., 1893 (см.: Невский, 1934а).

На филогенетическом древе, построенном на основании анализа ITS, виды *Hyalopoa pontica* и *H. lanatiflora* не формируют монофилетической клады. Это согласуется с гипотезой о полифилетическом происхождении *Hyalopoa*, высказанной Габриэлян и Цвелевым (2006). Эти авторы отмечают, что несмотря на значительное морфологическое сходство всех видов *Hyalopoa*, они делятся на три географически далеко обособленные друг от друга группы: 3 близкородственных вида или подвида одного вида *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. — в горах Восточной Сибири, 1 вид *H. nutans* (Griseb.) Tzvel. — в Гималаях и 3 вида — на Кавказе и северо-востоке Малой Азии. Габриэлян и Цвелев полагают, учитывая приуроченность всех видов *Hyalopoa* к высокогорьям, что маловероятно, чтобы они когда-то имели общий ареал. По их мнению, скорей всего род *Hyalopoa* формировался политопно и парафилетически из какой-то группы видов *Poa* sensu lato (Габриэлян, Цвелев, 2006).

Виды рода *Hyalopoa* отличаются от видов *Poa* более широкоперепончатыми по краю чешуями, нижние цветковые чешуи у них с менее выраженным (по крайней мере, в верхней их части) килем и с более или менее равномерно волосистым каллусом (без характерного для многих видов *Poa* пучка длинных спутанных волосков на его спинной стороне), голые или волосистые, но всегда лишённые шипиков цветковые чешуи, более длинные и тонкие членики оси колоска с относительно слабо выраженными сочленениями. Все эти признаки сближают виды рода *Hyalopoa* с единственным видом

рода *Arctophila* — *A. fulva* (Trin.) Anderss., особенно с арктическими популяциями этого вида. Лишь более развитые корневища, голые нижние цветковые чешуи, хорошо заметные столбики и небольшой овальный гилум зерновки отличают *A. fulva* от рода *Hyalopoa* (Цвелев, 1964). *Hyalopoa* сближали также с *Dupontia* и *Arctopoa* (Соколовская, Пробатова, 1977). Мы секвенировали последовательности ITS одного из видов *Arctopoa* — *A. schischkinii* и сравнили их с ITS *Hyalopoa* и секвенированными ранее (Brysting et al., 2004) ITS-последовательностям *Arctophila fulva* и *Dupontia fisheri*. Наш анализ показал, что *Arctophila*, *Dupontia* и *Arctopoa* действительно близки друг другу и формируют одну кладу с *Arctagrostis*, *Phleum*, *Cinna* и двумя новозеландскими монотипными родами *Hookerchloa* и *Festucella*. Однако *Hyalopoa* определенно в эту кладу не входит.

Относительно близкое родство *Cinna*, *Arctopoa* и *Arctagrostis* заслуживает комментария. Род *Cinna* большинство систематиков относили к трибе *Aveneae*, однако Н. Н. Цвелев (1976) и Т. Г. Тутин с соавт. (Tutin et al., 1980) рассматривали этот род в пределах трибы *Poeae*. И действительно, на филогенетическом древе, построенном по результатам сравнения ITS, *Cinna latifolia* располагается среди представителей *Poeae*, образуя группу с высокой бутстрэп-поддержкой с арктомятником Шишкина (рис. 2). Наши результаты, говорящие, что *Cinna* ближе к Мятликовым (*Poeae*), чем к Овсовым (*Aveneae*) согласуются с результатами А. Куинтанара с соавторами (Quintanar et al., 2007), полученными на основе анализа последовательностей ITS и trnT-F.

Виды еще одного рода, входящего в состав *Colpodium sensu lato* — *Paracolpodium* — также иногда сближают с преимущественно арктическим родом *Arctagrostis*, который ранее многими авторами (прежде всего Триниусом) объединялся с родом *Colpodium*. Виды рода *Paracolpodium* отличаются от видов рода *Arctagrostis* более перепончатыми и волосистыми (а не шероховатыми от шпиков) цветковыми чешуями, а также более узким и длинным рубчиком зерновки, т. е. только такими признаками, появление которых могло быть вызвано приспособлением к экстремальным условиям существования около ледников и снежников (Цвелев, 1964). Поэтому Н. Н. Цвелев считает очень вероятным, что *Paracolpodium* и *Arctagrostis* происходят от одной и той же примитивной ветви *Poa* (близкой к некоторым североамериканским секциям этого рода), развитие которой очень давно пошло по пути редукции цветков в колосках (Цвелев, 1964).

По нашим данным (рис. 2, см. также Носов, Ким, 2008), из всех видов, традиционно относящихся к роду *Poa*, к *Arctagrostis* и *Paracolpodium* близки мятлики подрода *Arctopoa* (выделяемые Н. С. Пробатовой (1974, 2003) в отдельный род *Arctopoa* Probat.) и мятлики секции *Andinae* (выделенные недавно в отдельный род *Nicoraepoa* Soreng et Gillespie — Soreng, Gillespie, 2007), но не мятлики остальных секций типового подрода *Poa*.

*Colpodium sensu lato* в объеме, близком к принятому Н. Н. Цвелевым (1964), но за исключением *Colpodium versicolor* и *Catabrosella araratica* и с включением *Catabrosa*, представляет собой группу сестринских родов (кладу), сестринскую кладу [(*Puccinellia distans*+*Sclerochloa dura*) *Phippsia concinna*]. Вид *P. concinna* (Th. Fr.) Lindeb. впервые был описан Фризем в 1869 г. из сборов на архипелаге Шпицберген как *Catabrosa concinna* Th. Fr., и позднее, в 1898 г. перенесен Линдебергом в род *Phippsia* с номеном *P. concinna*. Этот вид близок *P. algida* (Aares et al., 2000), виду, который под именем *Colpodium monandrum* Trin. первоначально составлял вместе с *C. versicolor* род *Colpodium* Trin. На основании морфологического сходства, обнаружения межродовых гибридов *xPucciphippsia vacillans* и *xP. czuczorum* (Цвелев, 1971), и сходства паттернов рестрикции хлоропластной ДНК (Choo et al., 1994), высказывалось предложение рассматривать *Phippsia* и *Puccinellia* (Löve, Löve, 1975), и даже *Phippsia*, *Puccinellia* и *Sclerochloa* (Choo et al., 1994) в пределах одного монофилетического рода. Сравнение ITS этих видов, несомненно, свидетельствует об их генетической близости (табл. 1, рис. 2), однако уровень различий при сравнении ITS видов *Phippsia*, *Puccinellia* и *Sclerochloa* (9–10 %) скорее соответствует различиям между видами разных родов или отдаленных секций крупных родов (Шнеер, 2007; Носов, Родионов, 2008), чем уровню различий между видами «хороших» родов.

Таким образом, исследование ITS видов *Colpodium sensu lato* показало, что типовой вид *Colpodium versicolor*, как и предполагал Н. Н. Цвелев (1964), относительно далеко отстоит от до сих пор включаемых некоторыми исследователями (Clayton, Renvoize, 1986; Watson, Dallwitz, 1999 и др.) в род *Colpodium* видов *Catabrosella subornata*, *C. variegata*, *Paracolpodium altaicum*, *Hyalopoa lanatiflora*, *H. pontica*. Впервые показано, что из видов с типичным для злаков основным числом хромосом 7 ближе всего к злакам с двуххромосомным геномом *Colpodium* и *Zingeria* находится вид *Catabrosella araratica*, далеко отстоящий от других видов оказавшегося полифилетическим рода *Catabrosella* Tzvelev.

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 06-04-48399, 07-04-00610, 06-04-63144-к, 04-04-63128-к) и Программы «Динамика генофондов». Авторы благодарны Н. Н. Цвелеву за неоценимые консультации, образцы для исследования и помощь в определении гербарных образцов; Э. Габриэлян, Н. Матвеевой, В. Петровскому, С. Чиненко за предоставленные образцы для исследования; А. Шмакову, С. Дьяченко, В. Линкину, А. Шалимову, С. Холоду, З. и С. Соловецким, С. Бондаренко, А. фон Боку, В. Храмцову — за поддержку и помощь в полевых работах и сборе материала для исследования.

## Литература

1. Авдулов Н. П., 1931. Карио-систематическое исследование семейства злаков // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Приложение 44. С. 1–352.
2. Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др., 1993. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae* — *Zygophyllaceae*. СПб, 430 с.
3. Алексеев Е. Б., 1980. Род *Colpodium* Trin. s. str. Новости систематики высших растений. Т. 17. С. 4–10.
4. Алексеев Е. Б., 1981. Род *Paracolpodium* (Tzvel.) Tzvel. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Т. 18. С. 86–95.
5. Алексеев Е. Б., 1988. Род *Catabrosella* (Tzvel.) Tzvel. // Бюлл. Моск. общества исп. природы: отд. биологии. Т. 93. Вып. 5. С. 95–109.
6. Габриэлян Э. Ц., 1963. О видах *Colpodium* Trin. в Армении // Изв. АН Армянской ССР. Т. XVI. № 1. С. 75–80.
7. Габриэлян Э. Ц., Цвелев Н. Н., 2006. *Hyalopoa hraciziana* (*Poaceae*) — новый вид из Армении // Ботан. журн. Т. 91. № 7. С. 1087–1091.
8. Гусейнов Ш. А., 1988. Новые виды родов *Calatagrostis* и *Hyalopoa* (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 73. № 12. С. 1741–1744.
9. Ким Е. С., Пунина Е. О., Тюпа Н. Б., Родионов А. В., 2004. Монофилетическое происхождение двуххромосомных ( $2n = 4$ ) злаков *Zingeria beibersteiniana* и *Colpodium versicolor* // Материалы VIII Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. 17–21 мая 2004 г. Санкт-Петербург. С. 245.
10. Назарова Э. А., Лукасян А. Г., 2004. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван. С. 112.
11. Невский С. А., 1934а. Новые данные к систематике рода *Colpodium* Trin. // Бюлл. Моск. общества исп. природы: отд. биологии. Т. 43. № 2. С. 222–224.
12. Невский С. А., 1934б. Род 172. Колподиум — *Colpodium* Trin. // Флора СССР /под ред. В. Л. Комарова. Т. II. Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 434–445.
13. Носов Н. Н., Ким Е. С., 2008. Межполюсные дизъюнкции в ареале видов *Poa* L. (*Poaceae*) в свете молекулярно-филогенетических данных // Молодежь и наука на Севере. Т. III. Сыктывкар, С. 209–211.
14. Носов Н. Н., Родионов А. В., 2008. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (*Poaceae*) // Ботан. журн. Т. 93. № 12. С. 1919–1936.
15. Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е., 1972. К карио-географическому изучению флоры массива Арагац // Биол. журн. Армении. Т. 25. № 9. С. 15–22.
16. Пробатова Н. С., 1974. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Т. 11. С. 44–55.
17. Пробатова Н. С., 2003. Род *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*): таксономия, числа хромосом, биогеография и дифференциация // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 49. С. 89–130.
18. Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О. и др., 2007. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poaeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Ботан. журн. Т. 92. № 1. С. 57–71.
19. Соколовская А. П., Пробатова Н. С., 1977. О наименьшем числе хромосом ( $2n=4$ ) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*) // Ботан. журн. Т. 52. № 2. С. 241–245.
20. Цвелев Н. Н., 1964. О роде *Colpodium* Trin. // Новости систематики высших растений. Т. I. С. 5–19.
21. Цвелев Н. Н., 1971. Заметки о злаках флоры СССР, 6 // Новости систематики высших растений. Т. 8. С. 57–83.
22. Цвелев Н. Н., 1976. Злаки СССР. Л.: Наука, 788 с.
23. Цвелев Н. Н., Болховских З. В., 1965. О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких ему родах семейства злаков (*Gramineae*) (карио-систематическое исследование) // Ботан. журн. Т. 50. № 9. С. 1317–1320.
24. Цвелев Н. Н., Жукова П. Г., 1974. О наименьшем основном числе хромосом ( $x$ ) в семействе злаков (*Poaceae*) // Ботан. журн. Т. 59. № 2. С. 265–269.
25. Шнеер В. С., 2007. О видоспецифичности ДНК: 50 лет спустя // Биохимия. Т. 72. № 12. С. 1690–1699.
26. Aares E., Nurminiemi M., Brochmann C., 2000. Incongruent phylogeographies in spite of similar morphology, ecology, and distribution: *Phippsia algida* and *P. concinna* (*Poaceae*) in the North Atlantic Region // Plant Syst. Evol. Vol. 220. P. 241–261.
27. Brummitt R. K., 1992. Vascular plant families and genera. Kew.: Royal Botanic Garden, 804 p.
28. Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. S., Aiken S. G., 2004. One or more species in the arctic grass genus *Dupontia*? // Taxon. Vol. 53. № 2. P. 365–382.
29. Catalán P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G., 2004. Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe *Loliinae* and allies (*Poaeae*, *Pooideae*) inferred from ITS and trnL-F sequences // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 31. P. 517–541.

30. Chiapella J., 2007. A molecular phylogenetic study of *Deschampsia* (*Poaceae: Aveneae*) inferred from nuclear ITS and plastid trnL sequence data: support for the recognition of *Avenella* and *Vahlodea* // *Taxon*. Vol. 56. № 1. P. 55–64.
31. Choo M. K., Soreng R. J., Davis J. I., 1994. Phylogenetic relationships among *Puccinellia* and allied genera of *Poaceae* as inferred from chloroplast DNA restriction site variation // *Amer. J. Botany*. Vol. 81. № 1. P. 119–126.
32. Clayton W. D., Renvoize S. A., 1986. Genera *Graminum*, grasses of the World // *Kew Bull., Add. Ser.* Vol. 13. P. 1–389.
33. Doyle J. J., Doyle J. L., 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochem. Bull.* Vol. 19. P. 11–15.
34. Flovik K., 1938. Cytological studies of Arctic grasses // *Hereditas*. Vol. 24. P. 265–376.
35. Gardes M., Brunes T. D., 1993. ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts // *Mol. Ecol.* Vol. 2. P. 130–138.
36. Hilu K. W., 2004. Phylogenetics and chromosomal evolution in the *Poaceae* (grasses) // *Australian J. Bot.* Vol. 52. P. 13–22.
37. Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K. H., Jensen K. B., 1995. Phylogenetic relationships of the monogenomic species of the wheat tribe, *Triticeae* (*Poaceae*), inferred from nuclear rDNA (internal transcribed spacer) sequences // *Genome*. Vol. 38. № 2. P. 211–223.
38. Hunter A. M., Orlovich D. A., Lloyd K. M. et al., 2004. The generic position of *Austrofestuca littoralis* and the reinstatement of *Hookerochloa* and *Festucella* (*Poaceae*) based on evidence from nuclear (ITS) and chloroplast (trnL–trnF) DNA sequences // *New Zealand J. Bot.* Vol. 42. P. 253–262.
39. Hunziker J. H., Stebbins G. L., 1986. Chromosomal evolution in the *Gramineae* // *Grass systematics and evolution* / Eds. T. R. Soderstrom et al. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 179–187.
40. Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A., 2003. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingieria trichopoda* ( $2n = 8$ ) // *Genome*. Vol. 46. P. 156–163.
41. Kotseruba V., Pistrick K., Gernand D. et al., 2005. Characterisation of the low-chromosome number grass *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. ( $2n = 4$ ) by molecular cytogenetics // *Caryologia*. Vol. 58. P. 241–245.
42. Kovarik A., Pires J. C., Leitch A. R. et al., 2005. Rapid concerted evolution of nuclear ribosomal DNA in two *Tragopogon* allopolyploids of recent and recurrent origin // *Genetics*. Vol. 169. P. 931–944.
43. Löve A., Löve D., 1975. Nomenclatural notes on Arctic plants // *Botaniska Notiser*. Vol. 128. P. 497–523.
44. Quintanar A., Castrovejo S., Catalán P., 2007. Phylogeny of the tribe *Aveneae* (*Pooideae, Poaceae*) inferred from plastid trnL and nuclear ITS sequences // *Amer. J. of Botany*. Vol. 94. P. 1554–1569.
45. Reichman J. R., Watrud L. S., Lee E. H. et al., 2006. Establishment of transgenic herbicide-resistant creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.) in nonagronomic habitats // *Mol. Ecol.* Vol. 15. P. 4243–4255.
46. Ridgway K. P., Duck J. M., Young J. P. W., 2003. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid trnL (UAA) intron // *BMC Ecology*. 2003. Vol. 3. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/3/8/> (дата обращения 10.05.2008)
47. Soreng R. J., Gillespie L. J., 2007. *Nicoraepoa* (*Poaceae, Poeae*), a new South American genus based on *Poa* Subg. *Andinae*, and emendation of *Poa* sect. *Parodiochloa* of the sub-Antarctic islands // *Ann. Missouri Bot. Gard.* Vol. 94. P. 821–849.
48. Subbotin S. A., Krall E. L., Riley I. T. et al., 2004. Evolution of the gall-forming plant parasitic nematodes (Tylenchida: *Anguinidae*) and their relationships with hosts as inferred from internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 30. P. 226–235.
49. Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S., 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. // *Molec. Biol. Evol.* Vol. 24. P. 1596–1599/
50. Torrecilla P., Catalán P., 2002. Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (*Poaceae*) based on nuclear ITS sequences // *Syst. Bot.* Vol. 27. P. 241–251.
51. Trinius C. B., 1820. *Fundamenta Agrostographiae sive Theoria Constructionis Floris Graminei; Adjecta Synopsi Generum Graminum hucusque Cognitorum*. — Vienna: J. G. Huebner. 220 p.
52. Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A. et al., 1980. *Flora Europaea*. Vol. 5. — Cambridge: Cambridge Univ Press. 246 p.
53. Tzvelev N. N., 1989. The system of Grasses (*Poaceae*) and their evolution // *The Botanical Review*. Vol. 55. № 3. P. 141–204.
54. Watson L., Dallwitz M. J., 1999. (1992 onwards). 'Grass Genera of the World' <http://biodiversity.uno.edu/delta/>. Version: 18th August 1999.
55. White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications* / Eds. Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J., White T. J. San Diego: Acad. Press. P. 315 — 322.

**Molecular phylogenetic study of the genus *Colpodium* sensu lato (Poaceae: Poaeae)**

A. V. Rodionov, E. S. Kim, N. N. Nosov, M. P. Rayko,  
E. M. Machs, E. O. Punina

☼ **SUMMARY:** To study the relatives of two grasses carrying an unusual 2-chromosome genome, *Zingeria biebersteiniana* and *Colpodium versicolor*, we have studied the phylogeny relationships of *Colpodium* sensu lato species and some other grasses by analysis of ITS1 and ITS2 of nuclear rDNA. *Z. biebersteiniana* ( $2n = 4$ ,  $x = 2$ ), *Z. trichopoda* ( $2n = 8$ ,  $x = 2$ ), and *C. versicolor* ( $2n = 4$ ,  $x = 2$ ) form a well supported clade with a single species of *Colpodium* s.l. complex,

*Catabrosella araratica* ( $2n = 42$ ,  $x = 7$ ). All other *Colpodium* s.l. complex species form another well supported group [*Catabrosella variegata* ( $2n = 10$ ,  $x = 5$ ), *C. subornata* ( $2n = ?$ )] *Hyalopoa pontica* ( $2n = 28$ ,  $x = 7$ ), *Paracolpodium altaicum* ( $2n = 42$ ,  $x = 7$ ) {*Hyalopoa lanatiflora* ( $2n = 28$ ,  $x = 7$ ), *Catabrosa capusii* ( $2n = 20$ ,  $x = 5$ ), *C. aquatica* ( $2n = 20$ ,  $x = 5$ )}. This clade is sister to group [*Puccinellia distans* ( $2n = 42$ ,  $x = 7$ ), *Sclerochloa dura* ( $2n = 14$ ,  $x = 7$ )], *Phippsia concinna* ( $2n = 28$ ,  $x = 7$ )].

☼ **KEY WORDS:** plant, basic chromosome number, karyotype, genome evolution, chromosome evolution, internal transcribed spacers, rRNA genes.

*Информация об авторах:*

**Родионов Александр Викентьевич**, д. б. н., заведующий лабораторией, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: avrodionov@mail.ru.  
Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia.

**Ким Елена Сергеевна**, к. б. н., младший научный сотрудник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: plantcaryo@gmail.com.

**Носов Николай Николаевич**, аспирант, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: plantcaryo@gmail.com.

**Райко Михаил Петрович**, аспирант, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: plantcaryo@gmail.com.

**Мачс Эдуард Модрисович**, к. б. н., старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: plantcaryo@gmail.com.

**Пунина Елизавета Ольгердовна**, к. б. н., старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. E-mail: plantcaryo@gmail.com.