

**НОСОВ**  
**Николай Николаевич**

**МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**  
**ВИДОВ *POA* L. ФЛОРЫ РОССИИ**

**03.02.01. – «Ботаника»**

**Автореферат**  
**диссертации на соискание учёной степени**  
**кандидата биологических наук**

**Санкт-Петербург - 2011**

**Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова РАН**

Научный руководитель	доктор биологических наук профессор Родионов Александр Викентьевич
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук, член-корреспондент РАН Цвелёв Николай Николаевич кандидат биологических наук Вальехо-Роман Кармен Мануэльевна
Ведущая организация:	Санкт-Петербургский государственный университет

Защита диссертации состоится 18 мая 2011 года в 15:30 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел.: (812) 346-47-06, факс: (812)346-36-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан 2011 года.

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

О. Ю. Сизоненко

## Введение

**Актуальность проблемы.** Род *Poa* L является одним из крупнейших родов семейства Злаки (*Poaceae* Varnhart). Всего в мире по современным данным насчитывается примерно 575 видов этого рода (Clayton, Renvoize, 1986; 1990; Gillespie, Soreng, 2005). Некоторые из видов *Poa* имеют космополитное распространение из-за своей широкой экологической амплитуды и тенденций к синантропности. В то же время отмечается и узкий эндемизм многих представителей рода (Цвелёв, 1974, 1976; Gillespie, Soreng, 2005).

Высокая плоидность многих видов, частый апомиксис и межвидовая гибридизация препятствуют созданию четкой системы рода и усложняют разграничение видов. Не удивительно поэтому, что система рода *Poa* до сих пор служит предметом дискуссий. Так в России, в зависимости от понимания объема и ранга навидовых таксонов, представлено 1 или 2 подрода (Цвелёв, 1976бб; Пробатова, 2003) и от 10 (Цвелёв, 1976бб) до 14 (Soreng, 1998) секций. Особенно много таксономических проблем касается секций *Poa* и *Stenopoa*. Есть виды, например *Poa alpina* L., *P. bulbosa* L., чье систематическое положение менялось в разных обработках (Рожевиц, 1934; Цвелёв, 1976бб, 2000; Elven, 2007; Soreng, 1998; 2007). Существует даже мнение, что род *Poa* или некоторые из его секций представляют собой единый полиплоидный комплекс (Stebbins, 1950; Олонова, 2001).

В связи со сложностями в традиционном членении рода по морфологическим и анатомическим признакам все большее значение приобретают методы молекулярной систематики. Это методы анализа последовательностей различных генов, спейсеров и интронов ядерной и хлоропластной ДНК (Антонов, 2007). Количество информативных сайтов в нуклеотидных последовательностях, как правило, значительно превышает количество признаков, используемых для морфологического анализа, а вариабельность нуклеотидных последовательностей позволяет исследовать родство таксонов на всех уровнях (Nei, Kumar, 2000; Антонов, 2007). Для молекулярно-филогенетического анализа часто используются последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 в кластере рибосомных генов ядерного генома и последовательности участка trnT-trnF генома хлоропластов. ITS1 находится между генами 18S и 5,8S рРНК, ITS2 – между генами 5,8S и 26S рРНК. Участок trnT-trnF включает в себя межгенный спейсер trnT-trnL, интрон гена trnL и межгенный спейсер trnL-trnF. Эти последовательности достаточно вариабельны для изучения взаимоотношений на внутривидовом уровне, в настоящее время они используются в очень многих работах по молекулярно-филогенетическому анализу (GPWG, 2001; Шнеер, 2007). Из *Poaceae* на основании ITS-последовательностей

подробно изучены роды *Zea* L. (Buckler, Holtsford, 1996), *Festuca* L. (Catalán et al., 2004), *Hordeum* L. (Bluttner, 2004), *Avena* L. и триба *Aveneae* Dumort. (Родионов и др., 2006) и многие другие таксоны. Однако, род *Poa* до сих пор подробно не изучался. Филогенетическое древо по последовательностям участка trnT-trnF было построено в работе Gillespie et al. (2006), но в работу вошли преимущественно американские виды. Между тем, восточноазиатский регион (в том числе, его российская часть) является, по данным многих авторов, центром разнообразия рода. Именно там произрастают многие виды, занимающие неопределенное, дискуссионное положение в системе рода, а также новые гибриды. В результате изучение видов *Poa* флоры России может оказаться весьма значимым для познания эволюции рода, и в более общем масштабе – геномной эволюции видов злаков.

**Цель и задачи работы.** Целью работы является раскрытие родственных взаимоотношений видов *Poa* L. sensu lato флоры России с использованием методов молекулярно-филогенетического анализа, для чего были поставлены следующие задачи:

1. Выделение, амплификация и секвенирование последовательностей района ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 ядерного генома и районов trnT-trnL и trnL- интрон trnL-trnF генома хлоропластов у не исследованных в этом отношении видов *Poa* флоры России и некоторых видов круга его родства.
2. Сравнительный анализ секвенированных последовательностей, построение филогенетических деревьев различными молекулярно-филогенетическими методами, выявление наиболее вероятных клад, соответствующих эволюционным событиям в роде, обнаружение возможных несоответствий между схемами родства, построенными по ядерным и хлоропластным генам, предположительно указывающих на результаты гибридизации.
3. Анализ накопления мутаций в эволюционно консервативном гене 5.8S рРНК у представителей *Poa* и круга его родства, нахождение синапоморфных замен, характеризующих род *Poa* и внутри- и надродовые таксономические единицы.
4. Изучение соответствия ранее предложенных филогенетических и таксономических гипотез о системе рода *Poa* полученным молекулярно-филогенетическим данным.

**Научная новизна и практическая значимость работы. Положения, выносимые на защиту.** В ходе работы были секвенированы 42 последовательности района ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 и 10 последовательностей районов trnT-trnL и trnL-trnF у видов *Poa* s. l. и круга его родства, для большинства видов – впервые. С помощью методов молекулярной филогении впервые показано, что род *Poa* в традиционном понимании его объема (s. l.) парафилетичен, виды подродов *Arctopoa* (Griseb.) Probat. и *Andinae* Nicora группируются с

видами других родов из подтриб *Poinae* Stapf и *Cinninae* Ohwi. Впервые выявлено неопределенное базальное положение секции *Pandemos* Asch. et Graebn. и подтверждено разделение большой секции *Poa* sensu Tzvelev (Цвелёв, 1976бб) на родственные друг другу секции *Alpinae* (Nyman) Stapf и *Bolbophorum* Asch. et Graebn. и далеко отстоящую от них секцию *Poa*. Впервые выявлены интересные случаи сетчатой эволюции во многих секциях рода: например, по хлоропластным генам отмечается очень высокое сходство видов секций *Stenopoa* и *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvel. между собой и с видом *P. vereschaginii* Tzvel. из секции *Nivicolae* (Roshev.) Probat. (= *Poa* subsect. *Nivicolae* (Roshev.) Tzvel.), в то время как по ITS секции *Abbreviatae* и *Nivicolae* родственны секциям *Poa* и *Macropoa* Fr. Herm. ex Tzvel., занимающим неопределенное положение на филогенетическом дереве и неродственным секции *Stenopoa*. Выявлены случаи, когда полиплоидные и диплоидные виды мятликов, на основании морфологических критериев относившиеся к одной секции, по молекулярно-генетическим данным попадают на разные ветви филогенетического дерева. Так, арктический *P. pseudoabbreviata* Roshev. (sect. *Abbreviatae*) по ITS родственен группе *Stenopoa* + *Tichopoa* Asch. et Graebn. + *Oreinos* Asch. et Graebn., а высокополиплоидный вид *P. abbreviata* R. Br. той же секции прилежит к мятликам секций *Poa* и *Homalopoa* Dumort. Впервые отмечено родство диплоидного древнесредиземноморского *P. densa* Troitzky (sect. *Bolbophorum*) с видами из секций *Macropoa* и *Homalopoa* и его удаленность от других видов *Bolbophorum*, что подтверждает точку зрения Н.С. Пробатовой (личное сообщение) о близком родстве *P. densa* и видов секции *Macropoa*.

Впервые изучен внутривидовой полиморфизм по мутациям в эволюционно консервативной последовательности 5.8S рРНК мятликов, построены вторичные структуры этой молекулы и показано, что в 5.8S рРНК накапливаются только такие мутации, которые не влияют на ее вторичную структуру.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на XVII Международном Ботаническом Конгрессе (Вена, Австрия, 2005), Конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 2007), конференции «Вычислительная филогенетика и геносистематика «ВФГС '2007». (Москва, 2007), симпозиуме «Хромосомы и эволюция» памяти Григория Андреевича Левитского (1878-1942) (Санкт-Петербург, 2008), XII Делегатском съезде Ботанического общества (Петрозаводск, 2008), V съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященном 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина (Москва, 2009), конференции «Кариология и молекулярная систематика» (Санкт-

Петербург, 2009), Симпозиуме EDIT Young Taxonomist Symposium (Карвоейро, Португалия, 2009).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 16 печатных работ.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на страницах и состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы из 227 источников, в том числе - 144 на английском языке и приложения. Диссертация иллюстрирована 35 рисунками и 13 таблицами.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из 3-х глав. В главе 1.1 приведена история изучения систематики рода сравнительно-морфологическими методами, глава 1.2 посвящена обзору кариосистематических исследований *Poa*, глава 1.3 – обзору сравнительно-биохимического и молекулярно-филогенетического изучения систематики рода.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для нашей работы являются виды рода *Poa* s. l. и некоторых родственных родов, а также некоторые виды триб *Aveneae* Dumort., *Poeae*, *Triticeae* Dumort. Для выделения ДНК использовался материал, собранный в ходе экспедиций Лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН в Волгоградскую область, Карачаево-Черкессию, на Алтай, побережье Белого моря, полярный Урал, полуостров Камчатка. Также были использованы образцы из гербарных коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Центральносибирского ботанического сада (NS), Биолого-почвенного института ДВО РАН и образцы, любезно предоставленные Н.Н. Цвелёвым, Н.С. Пробатовой, В.В. Петровским, М.Н. Ломоносовой и др. коллегами.

Для того, чтобы прояснить родственные взаимоотношения между разными видами *Poa*, был использован молекулярно-филогенетический анализ трех участков генома: последовательностей района ITS1 – ген 5.8S рРНК - ITS2 ядерного генома и последовательностей районов trnT-trnL и trnL-trnF хлоропластного генома. Последовательность ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 имеет в длину 625 выровненных нуклеотидных позиций, последовательность спейсера trnT-trnL – 916 выровненных нуклеотидных позиций, последовательность trnL-trnF – 1029 выровненных позиций. При выделении ДНК использовался модифицированный СТАВ-метод (Doyle, Doyle, 1987), а также метод, предложенный Plant Pathology Group (Institute of Plant Sciences, Zürich). Амплификация района ITS проводилась с прямого праймера ITS 1P AACSTTATCATTTAGAGGAAGG (Ridgway et al., 2003) или ITS 1F

СТTGGTCATTTAGAGGAAGTAA (White et al., 1990) и обратного праймера ITS 4 TCCTCCGCTTATTGATATGC (White et al., 1990). Секвенирующая ПЦР (Sanger et al., 1977) производилась на базе фирмы «Хеликс» (Санкт-Петербург), а также на базе Центра Коллективного Пользования БИН им. В. Л. Комарова РАН. Выравнивание последовательностей проводилось с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 4 (Tamura et al., 2007) и корректировалось вручную. Анализ матрицы данных проводился с помощью методов связывания ближайших соседей (NJ), максимальной парсимонии и метода Байеса. Первый вид анализа выполнялся в пакете программ MEGA 4.0 (Tamura et al., 2007), второй – в программе PAUP\* 4.0b10 (Swofford, 1998), третий – в программе Mr. Bayes 3.1 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Полученные методом NJ и максимальной парсимонии деревья тестировались бутстрэп-методом с 1000 репликаций (Felsenstein, 1985). В методе Байеса проводилось от 300000 до 500000 репликаций по методу Монте-Карло до получения стандартного отклонения в пределах 0.01. Вероятные вторичные структуры рНК рассчитывались с помощью программы Mfold, доступной на сервере <http://mfold.rna.albany.edu/>.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длина ITS1 от мотива TCGT до TWTAATYM у рассмотренных нами видов *Poa* s.l. варьирует от 215 пар нуклеотидов (у *Poa infirma* Kunth) до 223 пар нуклеотидов у *P. alpina* var. *vivipara* (L.) Arcang. и составляет в среднем 218 пар. Длина ITS2 от мотива YHAMAYACG до мотива GACC варьирует от 210 у *P. trivialis* до 216 у *Poa (Arctopoa) schischkinii* Tzvel. и составляет в среднем 213 пар. Длина гена 5.8S рРНК у мятликов составила 163 пары нуклеотидов.

Внутривидовая изменчивость ITS-последовательностей невелика, генетические расстояния (p-distance,  $p = n_d/n$ , где  $n_d$  – число различных нуклеотидов в сравниваемых последовательностях, а  $n$  – общее число нуклеотидов) в пределах вида 0.0-0.3%. Межсекционные p-расстояния внутри *Poa* s. l. варьируют от 16.5% между *Nicoraepoa chonotica* (Phil.) Soreng et L.J. Gillespie и *P. infirma* до 0.5% между представителями секций *Macropoa* и *Homalopoa*. При этом, генетические расстояния даже между видами подрода *Poa* оказываются близки межродовым генетическим расстояниям в подтрибе *Poinae*, а иногда и превосходят их (например, p-расстояние между *P. infirma* и *P. alpina* subsp. *fallax* Fr. Herm. составило 14.6%, а p-расстояние между ITS *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. и видами подрода *Poa* равно 6.1 – 10.6%).

Для более точного выявления картины родства филогенетические деревья были построены с помощью разных методов (NJ, максимальной парсимонии, Mr. Bayes). Принципиальных различий в топологии этих деревьев нет, различия наблюдаются в

индексах поддержки узлов дерева. На рис. 1 представлено молекулярно-филогенетическое дерево, полученное по методу связывания ближайших соседей (NJ). Генетические расстояния рассчитаны по методу Kimura-2 (Nei, Kumar, 2000).

Мы видим, что род *Poa* s. l. не монофилетичен. Подроды *Arctopoa* и *Andinae* группируются вместе с базальными *Poinae*. *Nicoraepoa (Poa) chonotica* близок с *Arctagrostis latifolia* (R.Br.) Griseb. и образует общую кладу с новозеландскими *Hookerchloa hookeriana* (F.Muell. ex Hook. f.) E.B. Alexeev и *Festucella eriopoda* (Vickery) E.B. Alexeev. Виды подрода *Arctopoa* образуют отдельную кладу и монофилетичны с *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. Здесь мы впервые в нашей работе сталкиваемся с фактом родства видов арктической и субантарктической флоры: возможно, предки для *Andinae*, общие с *Arctagrostis*, расселились в Южную Америку по цепи Кордильер.

Подрод *Poa* монофилетичен. Мы видим в его составе отдельные клады, включающие виды секции *Ochlopoa*, *Alpinae* + *P. bulbosa* (sect. *Bolbophorum*). Виды этих секций отходят отдельно во всех видах анализа, кроме метода Байеса, где они образуют общую кладу вместе с видом секции *Parodiochloa* (C.E.Hubb.) Soreng et L.J. Gillespie. Эта группировка сходна с результатами анализа хлоропластных генов (Gillespie, Soreng, 2005; Gillespie et al., 2006). Представители секций *Ochlopoa*, *Alpinae*, *Bolbophorum* достаточно морфологически обособлены от остальных видов *Poa*, ряд их признаков вполне может быть архаичным: внутривлагалищное ветвление, длинные заостренные язычки, опушенные кили верхних цветковых чешуй у *Alpinae* и *Ochlopoa*. Новозеландский вид из секции *Parodiochloa*, *P. ramosissima* Hook. f., отчасти сохраняет признаки базальных *Poinae* – у него заостренный кончик нижней цветковой чешуи, как у *Dupontia fisheri* R. Br.

Положение *P. trivialis* из секции *Pandemos* на схемах, полученных методом NJ и максимальной парсимонии, неопределенное, а при расчетах по методу Байеса он группируется с базальными *Poa*. Морфологически *P. trivialis* также весьма обособлен: простая анатомия листа, длинный язычок и отсутствие розетки листьев схожи с признаками *Ochlopoa*, шероховатость влагалищ листьев сходна с признаком, отличающим *Homalopoa*. Возможно, *P. trivialis* происходит от общих предков с малолетними видами.

Обращает на себя внимание кладу, в которую входят все остальные секции и группы, выделяющаяся при методе связывания ближайших соседей и методе Байеса. Можно сказать, что она соответствует всем «небазальным» мятликам. При этом представители секций *Poa+Macropoa*, так же, как и *Homalopoa*, не формируют отдельных монофилетичных клад, как это наблюдается при анализе хлоропластных генов (Soreng, 1990; Gillespie, Soreng, 2005; Gillespie et al., 2006, наши данные).



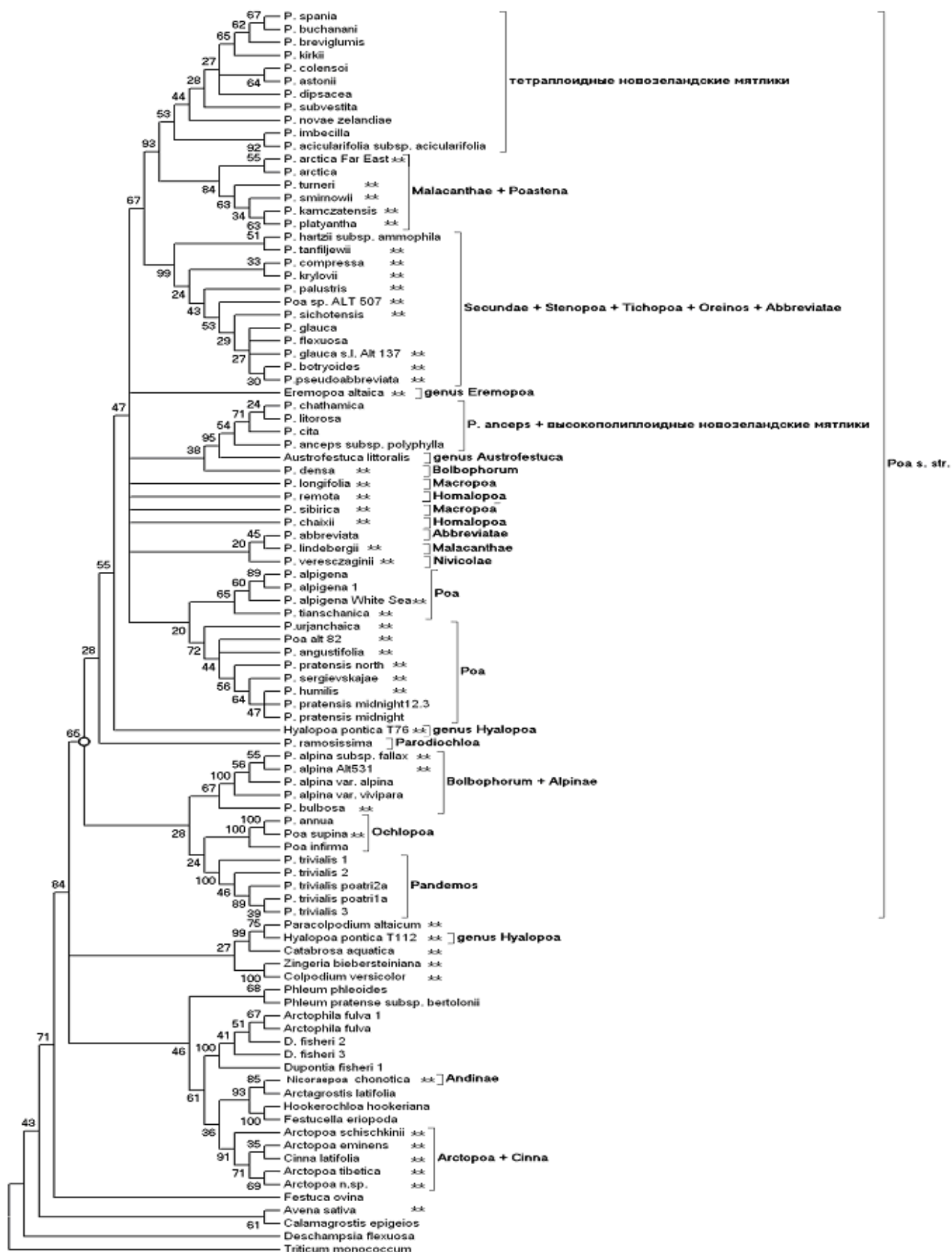


Рис. 1. Филогенетическое древо, построенное по результатам анализа участка ITS1-ген 5.8S рНК-ITS2 методом NJ. Цифры на схеме – бутстрэп-индекс. Звездочками указаны ITS видов, секвенированные в ходе нашего исследования.

Виды секции *Poa* формируют две монофилетичные клады. В первую входят культивары *Poa pratensis* L., северная дерновинная раса *P. pratensis*, *P. angustifolia* L., *P. humilis* Ehrh. ex Sm. и лесные дериваты *P. pratensis* – *P. urjanchaica* Roshev. и *P. sergievskajae* Probat. Вторая клада включает арктоальпийский *P. alpigena* (Blytt) Lindm. и азиатский горный *P. tianschanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch. Лесные виды этого комплекса имеют некоторые признаки других секций: слегка уплощенные влагалища листьев у *P. urjanchaica* напоминают *Homalopoa*; у *P. sergievskajae* листья бывают длинно заостренными, как у видов *Stenopoa*, а влагалища листьев шероховатыми, как у *Homalopoa*. Но в ITS не выявлено специфических для этих лесных мятликов замен. *P. tianschanica* действительно считается родственным *P. alpigena* в большом комплексе *P. pratensis* s.l. (Олонова, 2004). Специфическими чертами *P. alpigena* являются узкая метелка и ее гладкие веточки. *P. tianschanica* похож на этот вид, но несколько более ксерофильный по облику. Такие признаки заставили предположить, что этот мятлик происходит от *P. pratensis* s. l. и видов подрода *Arctopoa* (Цвелёв, 1976бб), но молекулярно-филогенетические данные не подтверждают близкое родство с *Arctopoa*.

Первичные диплоиды из секций *Homalopoa* – *P. remota* Forsell., *P. chaixii* Vill., и *Macropoa* – *P. sibirica* Roshev., *P. longifolia* Trin., занимают неопределенное положение среди «продвинутых» мятликов. Это связано с близостью их ITS-последовательностей консенсусной для *Poa* s. str. и отсутствием синапоморфных замен. Они считаются предковыми для видов типовой секции (Пробатова, 1969; Patterson et al., 2005). Такое же неопределенное положение на дереве занимает *P. veresczaginii* из секции *Nivicolae*. Для этого вида характерны гладкие веточки, перепончатые и опушенные между жилками нижние цветковые чешуи, что показывает его значительную морфологическую обособленность в составе *Poa*.

Очень любопытно положение древнесредиземноморского вида из секции *Bolbophorum*, *P. densa*. Это диплоид, что редко среди мятликов. На филогенетическом древе ITS-последовательностей он занимает неопределенное положение среди видов *Homalopoa*, *Macropoa*, *Nivicolae*. Строение его цветков действительно больше характерно для *Macropoa* – нижние цветковые чешуи покрыты только шипиками, форма их приближается к форме чешуй *Macropoa*. Он действительно может быть родственным *Macropoa*, как предполагала Н.С. Пробатова (личное сообщение).

Виды секции *Abbreviatae* – *P. abbreviata* и *P. pseudoabbreviata* попадают в разные клады. Полиплоид *P. abbreviata* мы видим в кладе «продвинутых мятликов», по методу максимальной парсимонии и методу Байеса он группируется с *P. lindebergii* Tzvel. из секции *Malacanthae*. Его ITS-последовательности схожи с консенсусной для

мятлик. Диплоидный вид *P. pseudoabbreviata* монофилетичен с видами *Stenopoa* и рядом родственных секций. Если учесть, что по материнской линии *P. abbreviata* также оказывается родственным *Stenopoa* (Gillespie, Soreng, 2005), то можно предположить гибридогенное происхождение *P. abbreviata* от *P. pseudoabbreviata* (Цвелёв, 1976а) и вида, родственного, например, секции *Homalopoa* (на это родство указывал Р. Соренг). Отметим также, что морфологически густодерновинный и короткометельчатый *P. pseudoabbreviata* совсем не схож с видами *Stenopoa*.

Виды секций *Stenopoa*, *Tichopoa*, *Oreinos* формируют кладу во всех видах анализа, что схоже с результатами анализа генома хлоропластов (Gillespie, Soreng, 2005). При этом внутри клады не удастся проследить разделения на секции и группы родства. Первые две секции считались родственными и в старых обработках рода (Nannfeldt, 1935; Цвелёв, 1976бб). Виды секции *Oreinos* ранее ставились рядом с арктоальпийской секцией *Alpinae*. Быть может, такое положение *P. flexuosa* Sm. (sect. *Oreinos*) на древе отражает участие *P. glauca* Vahl s. l. (sect. *Stenopoa*) в образовании этого вида. В эту же кладу входит *P. hartzii* Gand., чье положение в системе – предмет дискуссий. В более ранних обработках его считали представителем секции *Abbreviatae*, или гибридом *P. alpina* (*Alpinae*) на *P. glauca*. Теперь его относят к секции *Secundae* (Gillespie, Soreng, 2005).

Виды секции *Malacanthae* (Roshev.) Oron. (кроме *P. lindebergii*), образуют хорошо поддержанную кладу, далеко отстоящую от видов секции *Poa*. Предположительно гибридогенный вид *P. kamczatensis* Probat. (sect. *Malacanthae* x sect. *Stenopoa*) также сохранил в своем геноме ITS-последовательности *Malacanthae*. То, что эта группа мятликов стоит достаточно далеко от *P. pratensis* s. l. (с которым по морфологическим критериям эту группу соотносили многие авторы) говорит, скорее всего, о гибридогенности этой секции и наличии в кариотипе *Malacanthae* разных геномов, причем рДНК предка, близкого *P. pratensis*, в основном или полностью утрачена.

Клада *Malacanthae* монофилетична с большой группой тетраплоидных новозеландских мятликов. Это пример межполюсной дизъюнкции. Носитель предкового генома, родственной *P. arctica*, мог попасть в Южное полушарие через Ю.-Западную Азию и Микронезию и/или через Америку по цепи Кордильер. Вторая группа новозеландских мятликов, включающая высокие полиплоиды и тетраплоидные *P. anceps* Forst. f. и *Austrofestuca littoralis* (Tzvel.) E. V. Alexeev, образует монофилетичную кладу рядом с видами *Homalopoa*, *Macropoa*, *Nivicolae*. Поскольку видов *Homalopoa* довольно много в Южной Америке, здесь может быть путь расселения как раз по цепи Кордильер, как предполагал Р. Соренг (Soreng, 1990).

Интересно также положение исследованных нами возможных новых видов (или современных гибридов) *Poa* s. l. ITS экземпляра *Poa* sp. Alt 82, морфологически промежуточного между *P. alpigena* (sect. *Poa*) и *P. sibirica* (sect. *Macropoa*), оказываются почти идентичными ITS-последовательностям *P. pratensis* (но не *P. alpigena*). А ITS-последовательности *Poa* sp. Alt 507, напоминающего вид секции *Stenopoa*, но с некоторыми признаками *Poa* и *Alpinae*, монофилетичны со *Stenopoa*.

*Poa* s. str. родственны представители двух небольших родов. Так, ITS-последовательности образца *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvel., собранного в ущелье Кышкаджер в Теберде, по методу NJ и методу Байеса образуют «длинную ветвь», отходящую сразу после *Alpinae*, *Ochlopoa* и *Bolbophorum*. ITS-последовательности экземпляра *H. pontica* из ущелья Назылыкол (Теберда) оказываются близки *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. и другим родам, близким *Hyalopoa*, стоящим далеко от *Poa* s. str. Такая гетерогенность последовательностей может говорить об разнонаправленной элиминации последовательностей рДНК одного из предковых геномов в разных популяциях аллополиплоидного вида – явление, описанное у *Tragopogon* L. (Kovarik et al., 2005). *Eremopoa altaica* (Trin.) Roshev., эфемерный степной вид, тоже формирует длинную ветвь, но отходящую среди видов *Homalopoa*, *Poa*, *Macropoa*. Виды *Eremopoa* Roshev., отличающиеся от *Poa* заострением нижней цветковой чешуи и жизненной формой, действительно могут происходить от каких-то видов *Poa*.

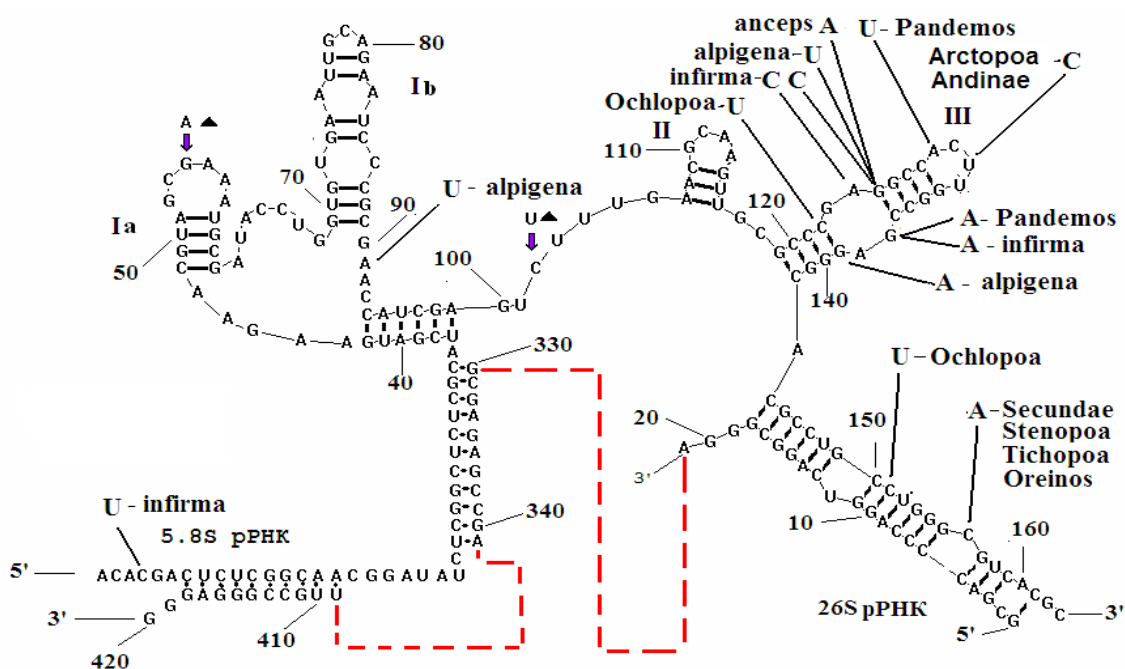


Рис. 2. 5.8S рРНК мятликов и ее вариации у представителей разных секций *Poa*

Для проверки наших филогенетических гипотез мы также проанализировали медленно изменяющуюся последовательность 5.8S рРНК. Поскольку мутации в 5.8S

рРНК накапливаются медленно, они могут служить маркерами для отдельных таксонов разного ранга как молекулярные синапоморфии. На рис. 2 представлена вторичная структура консенсусной последовательности 5.8S рРНК мятликов - она идентична последовательности видов типовой секции *Poa*, секций *Homalopoa*, *Alpinae* и всех новозеландских мятликов (включая базальный по многим признакам *P. ramosissima*, но кроме *P. anceps*). По две уникальные замены отличают 5.8S рРНК *Pandemos* и *Ochlopoa* от типичной последовательности, что является аргументом в пользу относительной давности дивергенции этих секций и их возможном родстве, причем в позиции 137 замена G на A общая для секции *Pandemos*, *P. infirma* и *P. anceps*. Правда, скорее всего, для новозеландского *P. anceps* эта замена возникла параллельно. Все 9 видов клады (*Stenopoa*+*Oreinos*+*Tichopoa*+*P. hartzii*+*P. pseudoabbreviata*) несут характерную только для них замену C→A в положении 156, что подтверждает несомненную близость этих секций по молекулярно-филогенетическим критериям (или наличие общего генома в аллополиплоиде). 5.8S рРНК всех *Arctopoa* и *Andinae* отличается от 5.8S рРНК *Poa* характерной заменой U на C в однонитевом районе третьей шпильки. Эта замена группоспецифична для базальных *Poinae* – *Arctagrostis*, *Arctophila* (Rupr.) Anderss., *Dupontia* R. Br., *Hookerochloa* E. V. Alexeev, *Festucella* E. V. Alexeev, а также для *Phleum pratense* L. и двуххромосомных злаков *Zingeria* P. Smirn. + *Colpodium* Trin. Мы видим здесь дополнительный веский аргумент для придания родового статуса под родам *Arctopoa* и *Andinae*.

Для того, чтобы проследить общие тенденции в изменениях 5.8S рРНК в ходе адаптивной радиации *Poeae*, мы проанализировали последовательность гена 5.8S рРНК у представителей других триб *Pooideae*. Пик изменчивости 5.8S рРНК приходится на район третьей шпильки, другие изменения маркируют, в основном, отдельные группы родственных таксонов. Так, у всех базальных *Poinae*, а также *Phleinae* Benth. участок третьей шпильки имеет вид ACCU. То, что *Phleum* L. и *Alopecurus* L. (ранее относимые к *Phleae*, Цвелёв, 1976бб) близки и по 5.8S рРНК, и по ITS-последовательностям, говорит о сложной эволюции на границе родственных триб *Aveneae* и *Poeae*, о гибридизации, а также, возможно, о гомоплазии признаков из-за конвергенции (Quintanar et al., 2007).

Представители родственных *Poa* родов, ранее относившиеся к большому роду *Colpodium* s. l. (*Paracolpodium* Tzvel., *Catabrosella* (Tzvel.) Tzvel., *Hyalopoa* (Tzvel.) Tzvel., *Colpodium* s.str.), имеют однонитевой участок третьей шпильки молекулы 5.8S рРНК, характерный для *Poeae*, но различный в разных родах. Очень специализированные и далеко эволюционно отошедшие двуххромосомные злаки, *Zingeria* и *Colpodium*, характеризуются мотивом ACCU, таким же, как у базальных *Poinae*, а виды других родов,

ранее входивших в *Colpodium* s. l., характеризуются мотивом UCCU, встречающимся у некоторых *Poa* и видов *Loliinae*.

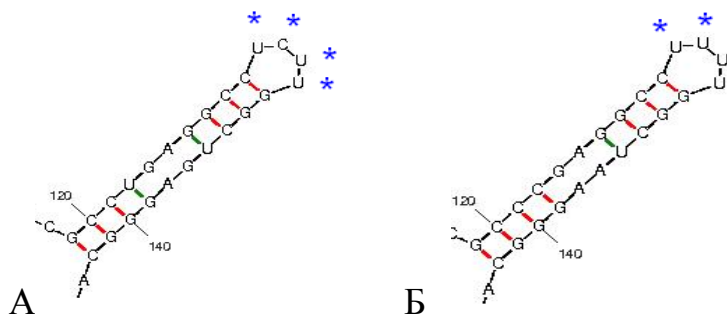


Рис. 3. Вторичная структура III

шпильки молекулы 5.8S рРНК у **А** - *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel., **Б** – *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel.

У видов горного кавказского рода *Catabrosella* (*Catabrosella variegata*, *C. subornata* E. V. Alexeev) и *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb. происходит дальнейшее насыщение однонитевого участка тиминном: в позиции 130 – транзиция С на U (рис. 3).

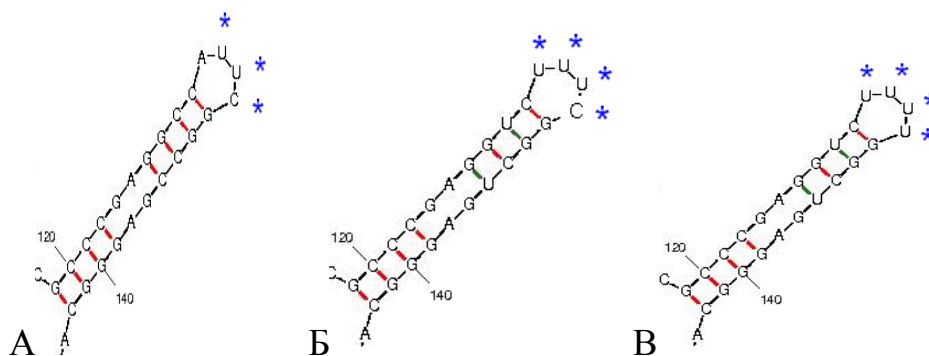
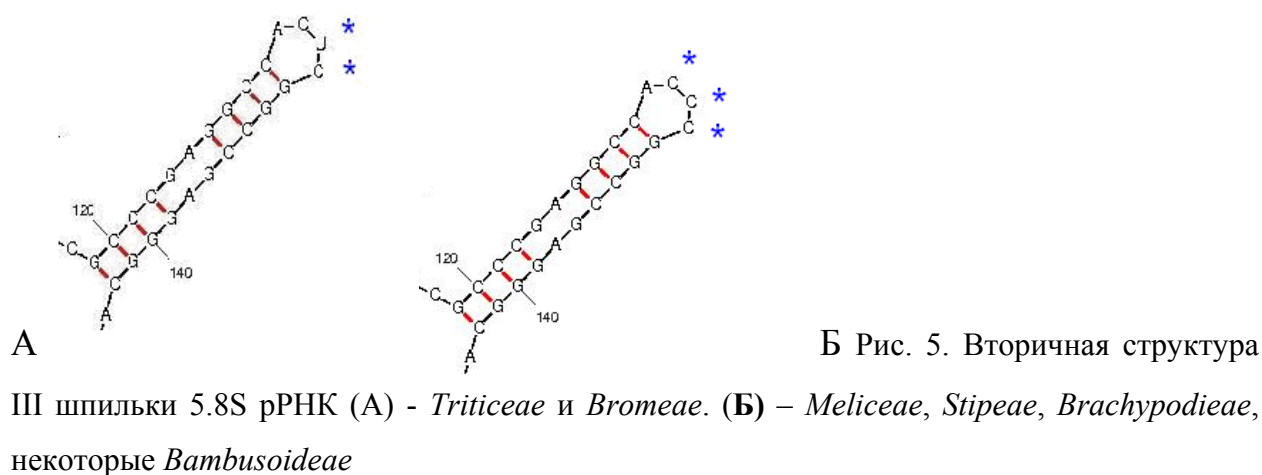


Рис. 4. Вторичная структура III шпильки молекулы 5.8S рРНК. **А** - «классические» *Aveneae*, **Б** – *Hierochloe equiseta* Zotov, **В** – *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *A. odoratum* L.

Представители подтрибы *Loliinae* Dumort., далеко отходящей на всех кладограммах от *Poinae*, демонстрируют идентичный с *Puccinelliinae* Soreng et J.I. Davis характер изменения участка третьей шпильки молекулы 5.8S рРНК (рис. 3). Идет U-насыщение от UCCU до UUUU, возможно, параллельно в разных линиях эволюции *Loliinae*, а у видов группы родства *Dactylis* L. идут другие изменения: от мятlikовой последовательности ACUU до AUUU. Эти изменения, видимо, конвергентны.

В трибе *Aveneae* участок третьей шпильки выглядит иначе: AUUC. Несмотря на противоречивый характер кладограмм, где монофилия *Aveneae* s. str. зачастую не

подтверждается, эти замены в консервативном районе рДНК могут служить аргументом, поддерживающим прежнюю классификацию по морфологическим признакам (Цвелёв, 1976б), разделяющую *Aveneae* и *Poeae*. В ходе специализации родов трибы *Aveneae* также происходит U-насыщение этого участка третьей шпильки, от UUUC у видов *Hierochloe* R. Br. до UUUU у *Anthoxanthum odoratum* и *A. alpinum* (высокоспециализированная подтриба *Anthoxanthinae* A. Gray).



Представители триб *Bromeae* Dumort. и *Triticeae* Dumort., отходящих на эволюционном дереве раньше видов *Aveneae* и *Poeae*, несут в районе III шпильки 5.8S рРНК мотив ACUC. Наконец, виды архаичных триб *Brachypodieae* (Hack.) Hayek, *Stipeae* Dumort., *Meliceae* Endl., равно как и некоторые представители подсемейства *Bambusoideae* Asch. et Graebn., имеют ACCC в этом участке. Таким образом, мы можем с некоторой вероятностью проследить эволюцию гена 5.8S рРНК следующим образом: от *Bambusoideae* и архаичных видов, давших потом начало *Meliceae* и *Brachypodieae*, через трибы *Triticeae* и *Bromeae* к трибе *Aveneae*. Это согласуется с гипотезой Н. Н. Цвелёва (1976б). Триба *Poeae* s. str. могла эволюционировать даже и независимо, сразу от каких-то древних видов с ACCC. В дальнейшем, в каждой из триб происходила специализация таксонов, сопряженная с U-насыщением участка третьей шпильки.

Рассмотрим теперь родственные взаимоотношения между видами *Poa* s. l. по результатам секвенирования хлоропластной ДНК. Так как для некоторых наших образцов получены полные последовательности только одного участка, либо trnT-trnL, либо trnL-trnF, мы анализировали эти участки отдельно. Как и последовательности ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2, хлоропластные последовательности были проанализированы тремя методами: связывания ближайших соседей, максимальной парсимонии и Байеса.

Подрод *Andinae* (= *Nicoraepoa* Soreng et Gillespie) группируется с *Arctagrostis latifolia* во всех видах анализа, при этом по участку trnT-trnL прослеживается

родство и с *Dupontia fisheri*. А вот положение подрода *Arctopoa* неопределенно: по последовательности trnL-trnF он формирует отдельную кладу, сестринскую к *Poa* s. str., а по последовательности trnT-trnL монофилетичен с *Alpinae* + *Bolbophorum* + *Ochlopoa* в двух видах анализа. Скорее всего, это связано с меньшей скоростью эволюции хлоропластных последовательностей по сравнению с ITS, таким образом, монофилетичной оказывается вся подтриба *Poinae*.

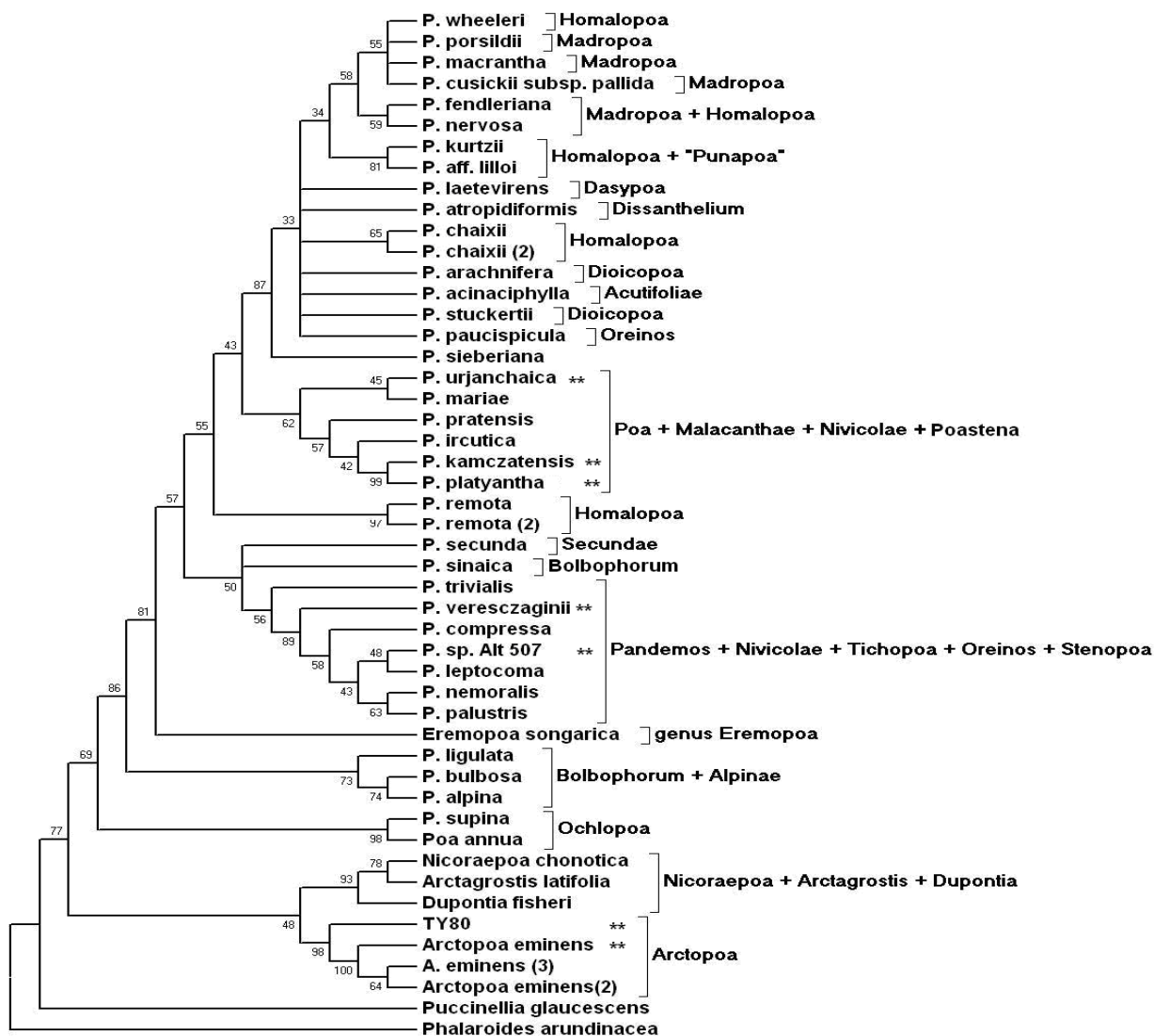


Рис. 6. Филогенетическое древо, построенное на основании анализа участка trnL-trnF хлоропластного генома методом связывания ближайших соседей (NJ).

*Alpinae* + *Bolbophorum* и *Ochlopoa* монофилетичны во всех видах анализа, кроме как по методу NJ (участок trnL-trnF), где они образуют сестринские клады. Это родство, выявленное и в предыдущих исследованиях, заставило некоторых авторов объединить эти секции в отдельный подрод *Ochlopoa* (Guanghua et al., 2006), но, на наш взгляд, аргументов для таких таксономических выводов все же недостаточно. Секции *Alpinae* и *Bolbophorum* с одной стороны, и секция *Ochlopoa* с другой, довольно сильно различаются



по экологии и морфологии, а подрод должен обладать некоторым очевидным внутренним единством, хотя давний общий предок у этих трех секций действительно мог быть.

*Eremopoa songarica* (Schrenk) Roshev. формирует «длинную ветвь» между базальными мятликами и остальными группами внутри *Poa* s. str. При этом последовательности trnL-trnF этого вида по инделям близки последовательностям большой группы, куда входит *Stenopoa* и родственные ей секции. Похожая ситуация известна и среди других злаков, например, эфемер *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmel. попадает в кладу *Festuca* уже после отхождения базальных форм (Inda et al., 2008). Возможно, *Eremopoa songarica* по материнской линии родственен предковым для *Stenopoa* формам.

Во всех видах анализа хпДНК мы видим хорошо поддержанную кладу *Stenopoa* + *Tichopoa*+*Pandemos*+*P. leptocoma* (*Oreinos*)+*P. veresczaginii* (*Nivicolae*). Первые две секции родственны и по морфологическим критериям, некоторые исследователи предполагают гибридогенное происхождение *P. compressa* от вида *Stenopoa* и *P. pratensis* s. l.

*P. trivialis* – диплоид, другое положение этого вида на ITS-кладограмме может объясняться как древней гибридизацией (Gillespie et al., 2005), так и разной скоростью эволюции ядерных и хлоропластных генов. Тогда *P. trivialis* может быть родственен общему предку для видов *Stenopoa*. Представители секции *Oreinos* занимают различное положение на хлоропластной кладограмме. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. группируется с видами *Homalopoa* и большой группой американских секций мятликов. Здесь мы видим случай гибридогенности секции. Такая же ситуация с видами секции *Nivicolae*. *P. veresczaginii* монофилетичен со *Stenopoa* и *Tichopoa*, а *P. ircutica* Roshev. – с видами *Poa* + *Malacanthae*. Разные хромосомные числа (2n=35; 42) указывают на аллополиплоидное происхождение *P. veresczaginii*, возможно, по материнской линии именно от вида секции *Oreinos* (общая делеция с *P. leptocoma*). Интересно, что *P. ircutica* ранее считался родственником видов *Homalopoa* (Пробатова, 1969), а подобное родство, уже по ITS, демонстрирует как раз *P. veresczaginii*. Быть может, виды *Nivicolae* являются множественными гибридами.

Вместе со *Stenopoa* по хлоропластным последовательностям группируется один интересный предположительно новый нотовид, найденный нами на Алтае, *Poa* sp. voucher Alt 507. Его облик может указывать на множественную гибридизацию, по материнской линии с участием видов *Stenopoa*.

Виды *Poa* и *Malacanthae* монофилетичны, причем различий в первичной последовательности почти нет. Высокое сходство *P. macrocalyx* Trautv. et Mey. s.l. и *P. pratensis* по хлоропластным генам (Archambault, Gillespie, 2003) позволило L. Gillespie и соавторам причислить *P. macrocalyx* к секции *Poa* s. str. и указать, что выделение

*Malacanthae* как отдельной секции не подтверждается. Но по ITS мы видим участие в их геномном наборе какого-то вида, далеко отстоящего от секции *Poa*. Интересно также, что последовательности trnL-trnF дальневосточного гибрида из нотосекции *Poastena* (*Stenopoa* x *Malacanthae*), *P. kamczatensis*, группируются с *Poa* + *Malacanthae*, но не имеют специфической инсерции в позиции 592 участка trnL-trnF, характеризующей эти секции. Отсутствие этой инсерции характерно для базальных мятликов и секций, родственных *Stenopoa*. Такая же любопытная гетерогенность есть и в trnL-trnF другого дальневосточного вида, *P. platyantha* Ком.

Важно для нас положение *P. densa* – первичного древнесредиземноморского диплоида, ранее из-за утолщенного луковичеобразного основания стебля относимого к секции *Bolbophorum* (Цвелёв, 1976б). По результатам анализа участка trnT-trnL он монофилетичен с *Poa* + *Malacanthae* + *P. irtutica* (sect. *Nivicolae*), причем по методу NJ и методу Байеса занимает сестринское положение по отношению ко всем остальным мятликам клады. Это служит дополнительным подтверждением того, что *P. densa* может быть родственен, допустим, *Macropoa* (из-за того, что ранее показано родство *Macropoa* с *Poa* (Gillespie, Soreng, 2005), а не с *P. bulbosa*).

Интересны также результаты секвенирования хлоропластных генов двух видов из секции *Homalopoa*, *P. remota* и *P. chaixii*. *P. chaixii* группируется с американскими видами секции *Homalopoa*, а *P. remota* или попадает в кладу с *Poa* + *Malacanthae*, или занимает сестринское положение по отношению и к кладе *Homalopoa*, и к кладе *Poa* + *Malacanthae*. Возможно, по материнской линии первичный диплоид *P. remota* участвовал в образовании полиплоидного генома видов *Poa* (см. также Patterson et al., 2005).

БЛАГОДАРНОСТИ. Работа финансировалась из средств грантов РФФИ 02-04-63118-к, 03-04-49477-а, 03-04-63142-к, 04-04-63128-к, 06-04-48399-а, 06-04-63144-к, 07-04-10181-к, 08-04-10136-к, 09-04-01469-а, 09-04-10130-к, 10-04-10130-к и грантов Программы «Динамика генофондов». Неоценимую помощь в работе оказали консультации агростологов Николая Николаевича Цвелёва, Нины Сергеевны Пробатовой, Роберта Соренга, Пилар Каталан, Алехандро Куинтанара. М.В. Олоновой, Е.О. Пуниной. Я также признателен всем коллегам, помогавшим в сборе материала в экспедициях или предоставивших мне гербарные образцы мятликов из своих сборов для исследования, и прежде всего А.И. Шмакову, А.П. Шалимову, С.А. Дьяченко, П.Г. Ефимову, Г.Ю. Конечной, Э.М. Мачсу, а также Е. Е. Крапивской за секвенирование образцов, И.В. Татанову и А.Е. Грабовской за помощь в фотографировании гербарных образцов.

## ВЫВОДЫ

1. Впервые осуществлено секвенирование района ITS1-5.8SpДНК-ITS2 кластера генов 45S рРНК у 42 видов *Poa* и родственных таксонов и участков trnT-trnL и trnL-trnF хлоропластного генома у 10 видов, на основании полученных данных и имеющихся в ГенБанке последовательностей проведен молекулярно-филогенетический анализ системы рода Мятлик. Схемы, полученные методами максимальной парсимонии, объединения ближайших соседей и методом Байеса, демонстрируют в основном одинаковую топологию, различие наблюдается в индексах bootstrap-поддержки.
2. Виды рода *Poa* s.l. по ITS-последовательностям разделяются на кладу видов подрода *Poa* (*Poa* s.str.) и виды подродов *Arctopoa* и *Andinae*, родственные некоторым представителям базальных *Poinae*. Уровень дивергенции внутри *Poa* s.str. по последовательностям ITS, выраженный в *p*-расстояниях, составляет от 0 до 14.6%. *P*-расстояния между видами *Poa* s.str. и *Poinae* также невысоки, от 4.1 до 14%. Следовательно, некоторые роды из круга родства *Poa* в подтрибе дивергировали сравнительно недавно.
3. Секции и группы близких секций *Ochlopoa*, *Alpinae*+*Bolbophorum*, *Stenopoa*+*Tichopoa* хорошо выделяются при молекулярно-филогенетическом анализе. Сравнение ITS-последовательностей показало, что секции *Alpinae* и *Bolbophorum* не группируются с типовой секцией *Poa*, напротив, каждая из них занимает базальное положение. Виды секции *Poa* s. str. разделяются на две клады, одна из которых включает *P. pratensis* и его лесные дериваты, а вторая – арктоальпийский *P. alpigena* и азиатский горный *P. tianschanica*.
4. Виды секций *Homalopoa*, *Macropoa*, *Nivicolae* по результатам анализа ITS занимают неопределенное положение на кладограмме рода вместе с секцией *Poa*. Возможно, первичные диплоиды из этих секций были предковыми для полиплоидных видов секции *Poa*.
5. Выявлены случаи межполюсной дизъюнкции: ITS-последовательности высокополиплоидных новозеландских видов оказываются родственными видам секций *Poa* и *Homalopoa*, а большая группа тетраплоидных видов – северопацифической и арктоальпийской секции *Malacanthae*.
6. Обнаружены случаи несоответствия в схемах, построенных по участку ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 ядерных генов рРНК и при сравнении района trnT-trnF хлоропластного генома, что указывает на случаи «сетчатой эволюции». Так, по участку trnT-trnF *Poa trivialis* группируется с секцией *Stenopoa*, а по ITS он занимает базальное положение

рядом с *Ochlopoa* и *Alpinae*. Этот вид по материнской линии мог участвовать в формировании полиплоидных видов секции *Stenopoa*. По хлоропластным генам отмечается очень высокое сходство видов секций *Stenopoa* и *Tichopoa* между собой и с видом *P. veresczaginii* из секции *Nivicolae* (=sect. *Poa* subsect. *Nivicolae*), в то время как по ITS секции *Abbreviatae* и *Nivicolae* родственны секциям *Poa* и *Macropoa*. Можно предположить гибридизацию видов секции *Abbreviatae* с каким-то видом секции *Stenopoa*, например, *P. glauca* s.l. Секция *Malacanthae* по хлоропластным генам оказывается близкой секции *Poa*. По результатам анализа хлоропластных последовательностей *P. remota* оказывается более близким видам типовой секции, а не другим представителям *Homalopoa*, что может быть связано с участием его генома по материнской линии в возникновении геномов полиплоидных видов секции *Poa*. Представители небольших «сателлитных» родов *Eremopoa* и *Hyalopoa* показывают родство с *Poa* s.str., но образуют «длинные ветви» на древе. Обнаружена внутривидовая гетерогенность ITS *Hyalopoa pontica*, что указывает на следы межродовой гибридизации.

7. Исследованы последовательности и вторичные структуры транскрипта высоко консервативного гена 5.8S рРНК, обнаружены молекулярные синапоморфии для групп видов. Секции *Ochlopoa* и *Pandemos* несут уникальные замены в районе III шпильки транскрипта, подтверждающие сравнительно давнее отхождение секций в масштабах эволюции *Poa* s. str. Все 9 видов клады (*Stenopoa*+*Oreinos*+*Tichopoa*+*P. hartzii*) несут характерную только для них замену С→А в положении 156, что подтверждает несомненную близость этих секций. 5.8S рРНК всех *Arctopoa* и *Andinae* отличается от 5.8S рРНК *Poa* характерной заменой в однонитевом районе третьей шпильки, группоспецифичной для базальных *Poinae*.

8. Прослежено изменение вторичной структуры транскрипта высококонсервативного гена 5.8S рРНК у видов *Poeae* и других триб подсемейства *Pooideae*. Принимая во внимание неизбежные случаи гомоплазии, мы видим, что эволюционная схема изменения последовательности 5.8S рРНК оказывается сходной с современными представлениями об эволюции *Pooideae* (GPWG, 2001; Soreng et al., 2003; Hilu et al., 2007) от представителей древних триб *Meliceae*, *Diarrheneae*, *Stipeae* через *Triticeae* и *Bromeae* к видам *Aveneae* и *Poeae*.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в реферируемых журналах из списка ВАК.

1. Родионов А.В., Пунина Е.О., Доброрадова М.А., Тюпа Н.Б., Носов Н.Н. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleaeae*, *Bromeae*, *Triticeae*// Ботан. журн. 2006. Т. 91. №4. С. 615-627.

2. Родионов А.В., Ким Е.С., Пунина Е.О., Мачс Э.М., Тюпа Н.Б., Носов Н.Н. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Ботан. журн. 2007. Т. 92. №1. С. 57-71.

3. Носов Н.Н., Родионов А.В. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (*Poaceae*) // Ботан. журн. 2008. Т. 93. №12. С. 1919-1936.

4. Родионов А.В., Ким Е.С., Носов Н.Н., Райко М.П., Мачс Э.М., Пунина Е.О. Молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Colpodium sensu lato* (*Poeae*, *Poaceae*) // Экологическая генетика. 2008. Т. 6. № 4. С. 34-46.

5. Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е., Носов Н.Н., Носова И.В., Зеленин А.В., Пунина Е.О., Муравенко О.В., Родионов А.В. Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingieria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика. 2009. Т. 45. 11. С. 1506-1515.

6. Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. 12. С. 1598-1608.

Публикации в тематических сборниках и трудах конференций (симпозиумов).

1. Rodionov A.V., Kim E.S., Punina E.O., Machs E.M., Tyupa N.B., Dobroradova M.A., Nossov N.N. Molecular phylogenetic study of *Colpodium versicolor* and some other *Aveneae* and *Poeae* species // XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria, Europe. Austria Center, Vienna 17-23 July 2005. P. 431-432.

2. Носов Н.Н., Ким Е.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С., Родионов А.В. Молекулярно-филогенетический анализ рода *Poa* L. s.l. // Вычислительная филогенетика и геносистематика "ВФГС 2007". Москва, 2007. С. 216-219.

3. Ким Е.С., Райко М.П., Доброрадова М.А., Пунина Е.О., Носов Н.Н., Родионов А.В. Полифилетическое происхождение злаков с редуцированным основным числом из группы *Zingieria-Colpodium* // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 66-67

4. Родионов А.В., Носов Н.Н., Пунина Е.О., Мачс Э.М. Эволюция хромосомных наборов злаков: место высокополиплоидных видов мятликов ( $2n=70-265$ ) среди других представителей рода *Poa* по результатам сравнительного исследования транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов рРНК // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 131-133.

5. Ким Е.С., Носов Н.Н., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Родионов А.В. О роде *Colpodium sensu lato* (Poaceae): молекулярно-филогенетическое исследование // Фундаментальные и прикладные проблемы в ботанике XXI века. Ч. 3. Петрозаводск, 2008. С. 37-38.

6. Носов Н.Н., Ким Е.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С., Родионов А.В. Анализ родственных связей в роде *Poa* s. l. по данным анализа внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерного гена 45SpРНК // Фундаментальные и прикладные проблемы в ботанике XXI века. Ч. 3. Петрозаводск, 2008. С. 55-58.

7. Ким Е.С., Носов Н.Н., Доброрадова М.А., Пунина Е.О., Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Близость *Catabrosella araratica* ( $2n=6x=42$ ) к злакам с двуххромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ( $2n=2x=4x$ ) – род *Nevskia* Tzvel. действительно существует? // Хромосомы и эволюция. Симпозиум памяти Григория Андреевича Левитского (1878-1942). Санкт-Петербург, 2008. С.58-59.

8. Носов Н.Н., Ким Е.С. Межполюсные дизъюнкции в ареале видов *Poa* L. (Poaceae) в свете молекулярно-филогенетических данных // Молодежь и наука на Севере. Т. 3. Сыктывкар, 2008. С. 209-211

9. Родионов А.В., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Красильников Е.М., Михайлова Ю.В., Носов Н.Н., Гельтман Д.В., Ким Е.С., Коцеруба В.В., Крюков А.А., Райко М.П., Чупов В.С., Шнеер В.С., Яковлев Г.П. Уровни внутривидовой и межвидовой изменчивости ITS в природных популяциях цветковых растений: ДНК-штрихкодирование как инструмент исследования и рационального использования биоразнообразия флоры России // Динамика генофондов. М. 2008. С. 63-66.

10. Родионов А.В., Носов Н.Н., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С. К происхождению геномов полиплоидных видов рода мятлик (*Poa* L., Poaceae) // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана. Материалы (Москва, 2-7 февраля 2010 г.). Москва, Товарищество научных изданий КМК. 2010. С.169-172.