

Г. Л. Гусарова

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФИЛОГЕНЕТИКЕ И ФИЛОГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Введение

Использование молекулярных маркеров в систематике растений повлекло за собой развитие самостоятельных дисциплин: филогенетики и филогеографии. Задачей данных направлений является использование генетической информации (ДНК) для реконструкции истории видов и популяций. Это включает реконструкцию отношений родства, т. е. филогенетических отношений, выводы о направлении исторических миграций, времени дивергенции, заключения о демографических процессах в предковых популяциях и пр. На материале различного таксономического ранга, включающем одно семейство, два рода и три вида цветковых растений, обсуждаются основные вопросы, решаемые в рамках филогенетики и филогеографии, рассматриваются основные методологические подходы и приемы анализа данных. Обсуждаемые результаты получены в результате нескольких исследовательских проектов с участием автора (рис. 1) во время работы в Национальном центре биосистематики Музея естественной истории города Осло (Норвегия), в группе профессора К. Брехманна.



Рис. 1. Г. Л. Гусарова

Гусарова Галина Леонидовна — канд. биол. наук, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: galina.gusarova@nhm.uio.no

© Г. Л. Гусарова, 2013

Молекулярная филогения и биогеография биполярно распространенного рода *Euphrasia* (Orobanchaceae) [1]. Биполярная дизъюнкция представляет собой пример самого экстремального разделения частей ареала. Такой тип распространения описан для широкого круга организмов, в частности, для ряда групп моллюсков, нематод, цветковых растений, лишайников и мхов [2]. Для объяснения происхождения биполярной дизъюнкции предлагались различные теории: геологического/климатического викариата, миграции по континентам или сухопутным мостам, распространения на большие расстояния (обзор в работе [3]). В настоящее время, после почти полувекowego господства викариантной теории, в биогеографии происходит изменение парадигмы. Все больше накапливается данных, основанных на использовании молекулярного датирования, свидетельствующих в пользу транскеанического переноса, а не замещения для объяснения характера распространения и времени дивергенции различных групп организмов [4–6].

Род *Euphrasia* (очанка) *Orobanchaceae* Ventenat emend. Young [7], ранее подсемейство *Rhinanthoideae* Wettst., семейство *Scrophulariaceae* Juss.) включает около 350 видов [8]. Виды рода очанка: травянистые многолетники и однолетники являются полупаразитами или зелеными паразитами, т.е. способны к фотосинтезу. Ареал рода включает области умеренного климата Южного и Северного полушарий, в тропической области — высокогорья островов Океании. При этом виды разных полушарий демонстрируют контрастные паттерны морфологического разнообразия. Из Южного полушария описаны 11 из 15 секций рода, главным образом, по различиям в форме роста, длительности жизненного цикла: одно- или многолетники, по форме листьев, признакам венчика, тычинок и коробочки. Два особенных Новозеландских вида с характерными длинными трубками венчиков настолько сильно отличаются по морфологии от других видов рода, что было предложено относить их к отдельным родам *Siphonidium* Armstr. и *Anagosperma* (Hook) Wettst. Позднее *Siphonidium* Armstr. и *Anagosperma* (Hook) Wettst. были объединены в один вид *Siphonidium longiflorum* Armstr., а автор [9] отнес его к роду *Euphrasia* после того как из Новой Зеландии был описан морфологически промежуточный вид. Наибольшее число видов описано из Северного полушария, где род очанка известен сложностью систематики многочисленных «мелких» видов, не всегда достаточно легко различимых, и образующих межвидовые гибриды. На территории всего Северного полушария род представлен однолетниками, за исключением нескольких эндемичных Азорских, Малоазиатских и Тайваньских видов. Все однолетние виды Северного полушария объединяются в одну морфологическую секцию *Euphrasia*. По мнению автора работы [10], процессы гибридизации и интрогрессии являются главным фактором, обуславливающим сложные паттерны вариации диагностических признаков видов в данной секции. Это усугубляется молодым возрастом видов и происходящей в настоящее время их радиацией, движимой новыми экологическими возможностями [11].

Биполярное распространение рода интриговало поколения фитогеографов. По мнению ряда исследователей [12–15], биполярная дизъюнкция ареала рода очанка появилась в результате дрейфа континентов и сравнима с таковой Гондванских групп, например *Fagus*—*Nothofagus*. Похожие взгляды выражал автор работ [9, 16, 17]. Он предположил, что транстравитическая связь между Северным и Южным полушариями, сформированная серией видов высокогорий Новой Гвинеи, Серама, Борнео, Лузона и Тайваня, может быть объяснена разрывом первоначально непрерывной области

распространения. Сухопутная связь между южно-американскими и австралийскими видами рода осуществлялась, согласно описанию в работе [17], через Антарктику в меловом периоде. Альтернативная гипотеза (рис. 2) предлагает более недавнюю трансокеаническую миграцию для объяснения биполярной дизъюнкции ареала, наблюдаемой у *Euphrasia* [18]. Основываясь на времени образования горных хребтов Малазии, Новой Гвинеи, Австралии и Новой Зеландии, автор [19] предположил, что эти горы могли служить ступенями “stepping stones” между Азией и Австралазией в позднем плиоцене и плейстоцене. Более того, в соответствии с палеоботаническими данными [20, 21], основная эволюционная радиация групп спайнолепестных цветковых происходила в третичном периоде. По данным молекулярного датирования с использованием референтных ископаемых остатков [22] возраст *Lamiidae* оценивается поздним меловым периодом. *Euphrasia* вместе с остальными группами спайнолепестных цветковых является молодым родом, распространившимся из Северного полушария в Южное с начала неогена [18] или позднего третичного периода [23].

Существующие биогеографические гипотезы были протестированы с использо-

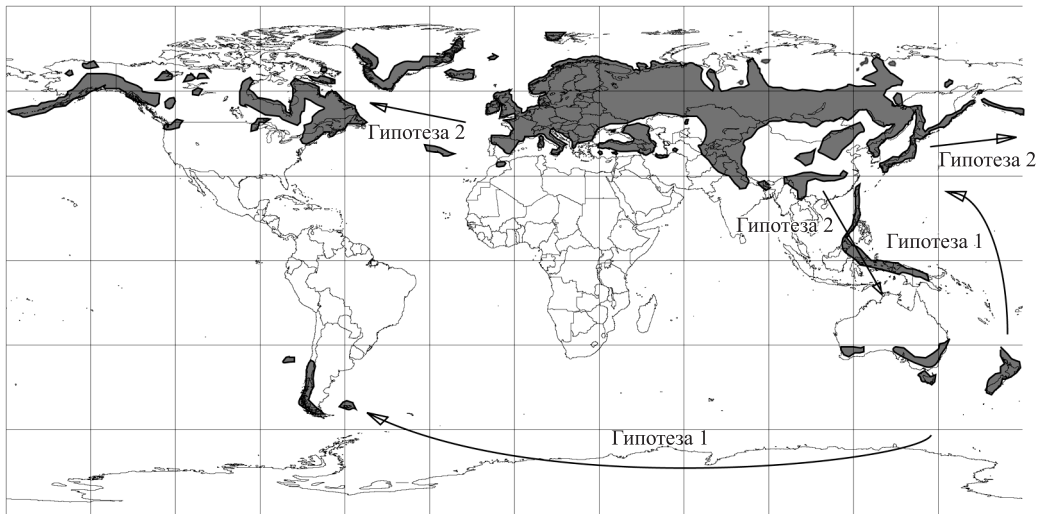


Рис. 2. Карта распространения рода *Euphrasia* с гипотетическими трансокеаническими миграциями, использовавшимися для объяснения биполярной дизъюнкции ареала:

род произошел в Южном полушарии (Гипотеза 1) или имел евроазиатское происхождение (Гипотеза 2). (Цит. по [1]).

ванием молекулярных данных, что включало построение молекулярной филогении 51 видов, представляющих 14 из 15 секций рода (рис. 3, 4), оценку времени дивергенции выявленных групп (рис. 5), а также биогеографический анализ (рис. 6).

Для построения филогении были использованы ядерный ITS и хлоропластные (*trnL*, *trnL-F*, *atpB-rbcL*) участки ДНК. Методы парсимонии (программа PAUP [24]) и Байесовского филогенетического анализа (программа MrBAYES [25]) были использованы для оценки филогении группы. Реконструкция предковых областей распространения проведена с использованием анализа «расселения-замещения» (“dispersal-vicariance” analysis) в программе DIVA [26, 27], а также с применением параметрического метода максимального правдоподобия, реализованного в программе LAGRANGE [28, 29].

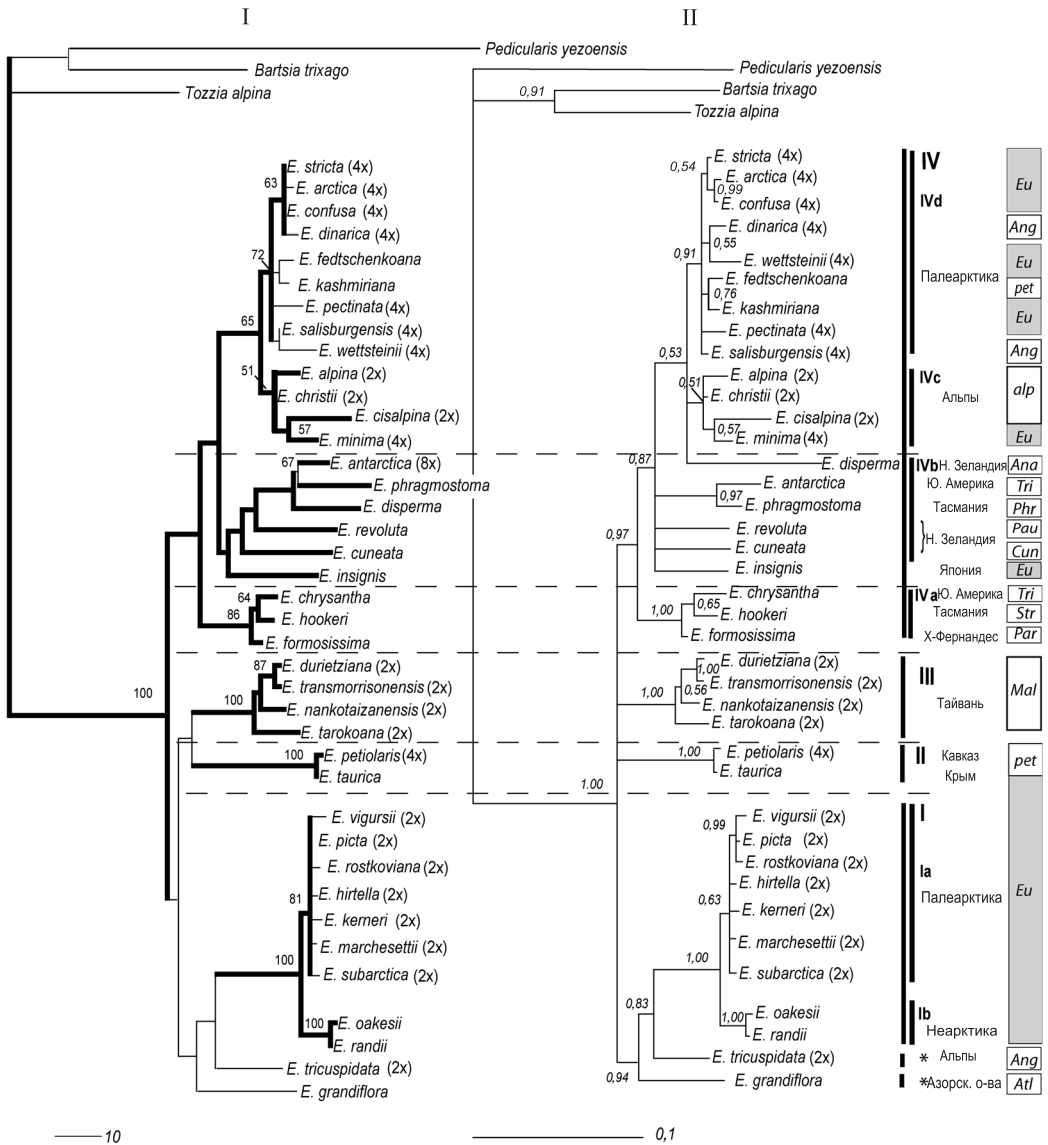


Рис. 3. Филогенетические деревья, построенные для участка ITS ядерной ДНК с использованием методов максимальной парсимонии (МП) (I) и Байесовского филогенетического анализа (II), для видов *Euphrasia*:

I — одно из 63 МП-деревьев. Числа над узлами показывают величину поддержки по бутстрепу (>50%). Ветви, выделенные жирным шрифтом, сохраняются на дереве точного консенсуса “strict consensus tree”. II — дерево согласия по большинству (majority rule consensus tree), полученное в результате Байесовского филогенетического анализа. Числа над узлами показывают величину постериорной вероятности (>0,5). Уровни плоидности указаны в скобках. Географическое распространение видов указано на вертикальных полосах, где также отмечены секции и подсекции: (Eu) — sect. *Euphrasia*, с подсекциями: (pet) — *Petiolares*, (alp) — *Alpinae*; (Ang) — sect. *Angustifoliae*; (Ana) — sect. *Anagasperamae*; (Tri) — sect. *Trifidae*; (Phr) — sect. *Phragmostomae*; (Cun) — sect. *Cuneatae*; (Pau) — sect. *Pauciflorae*; (Str) — sect. *Striatae*; (Par) — sect. *Paradoxae*; (Mal) — sect. *Malesianae*; (Atl) — sect. *Atlanticae*. (Цит. по [1]).

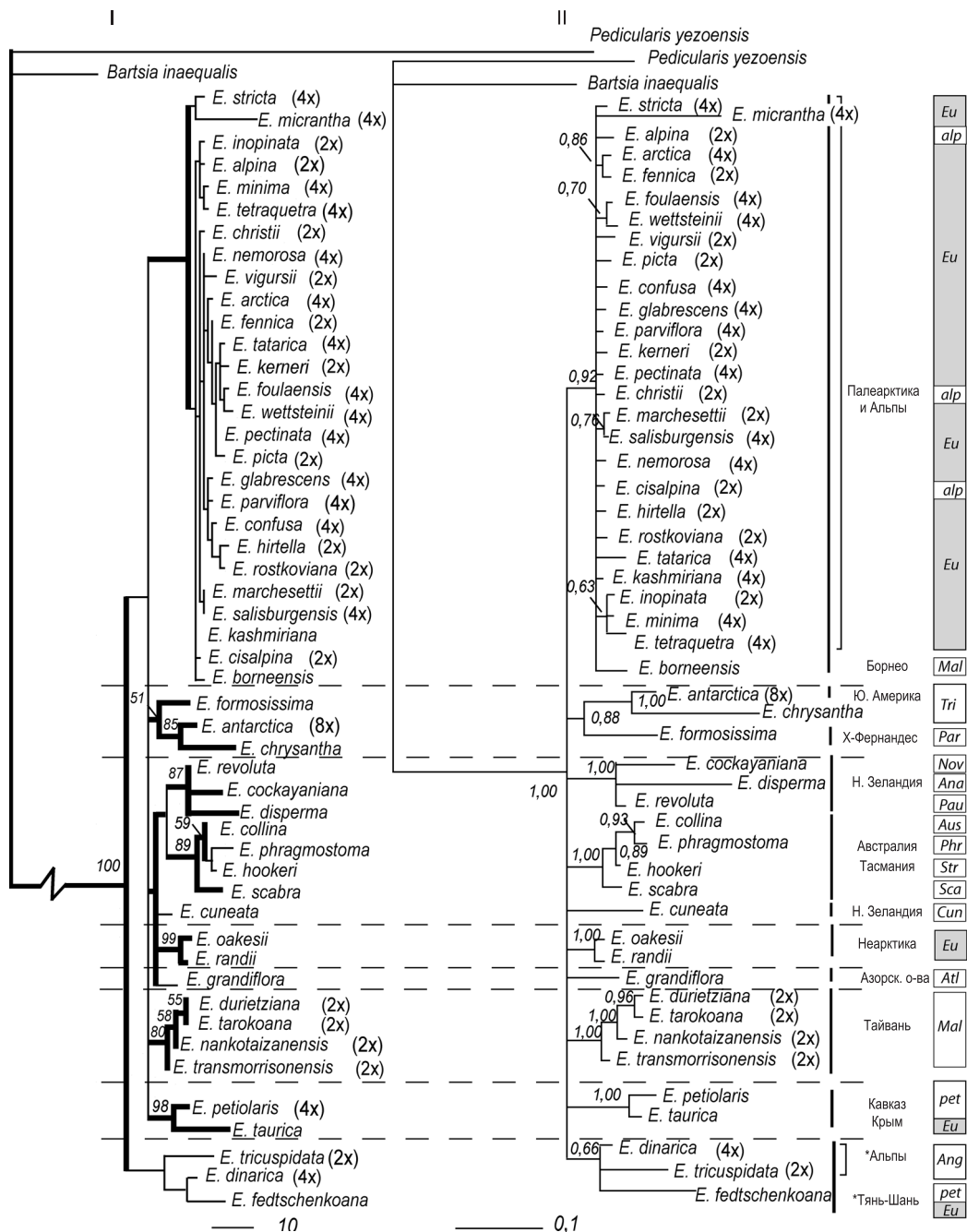


Рис. 4. Филогенетические деревья, построенные для трех участков хлоропластной ДНК с использованием методов максимальной парсимонии (МП) (I) и Байесовского филогенетического анализа (II), для видов *Euphrasia*:

I — одно из 157 МП-деревьев. Остальные условные обозначения как на рис. 1

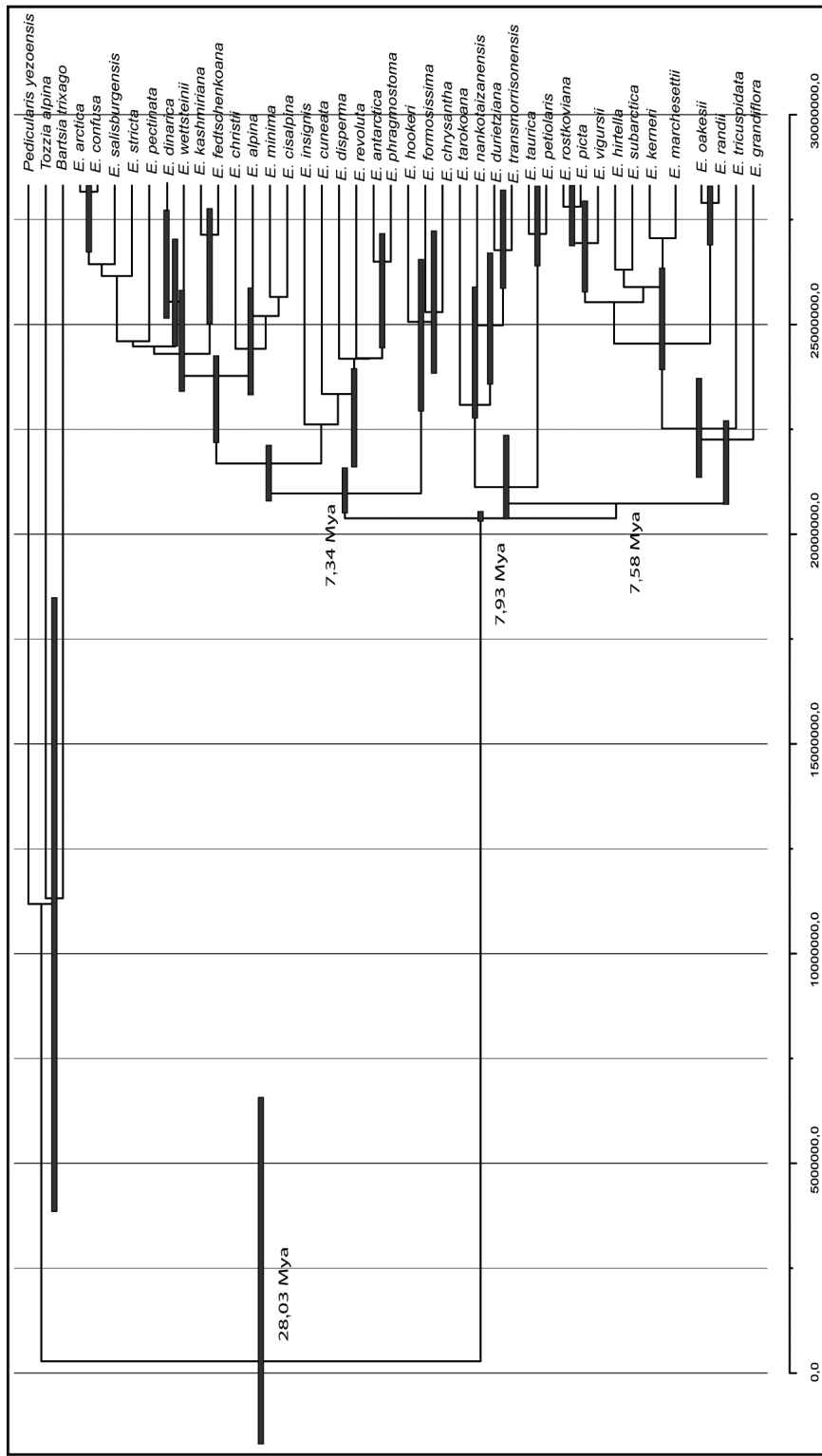
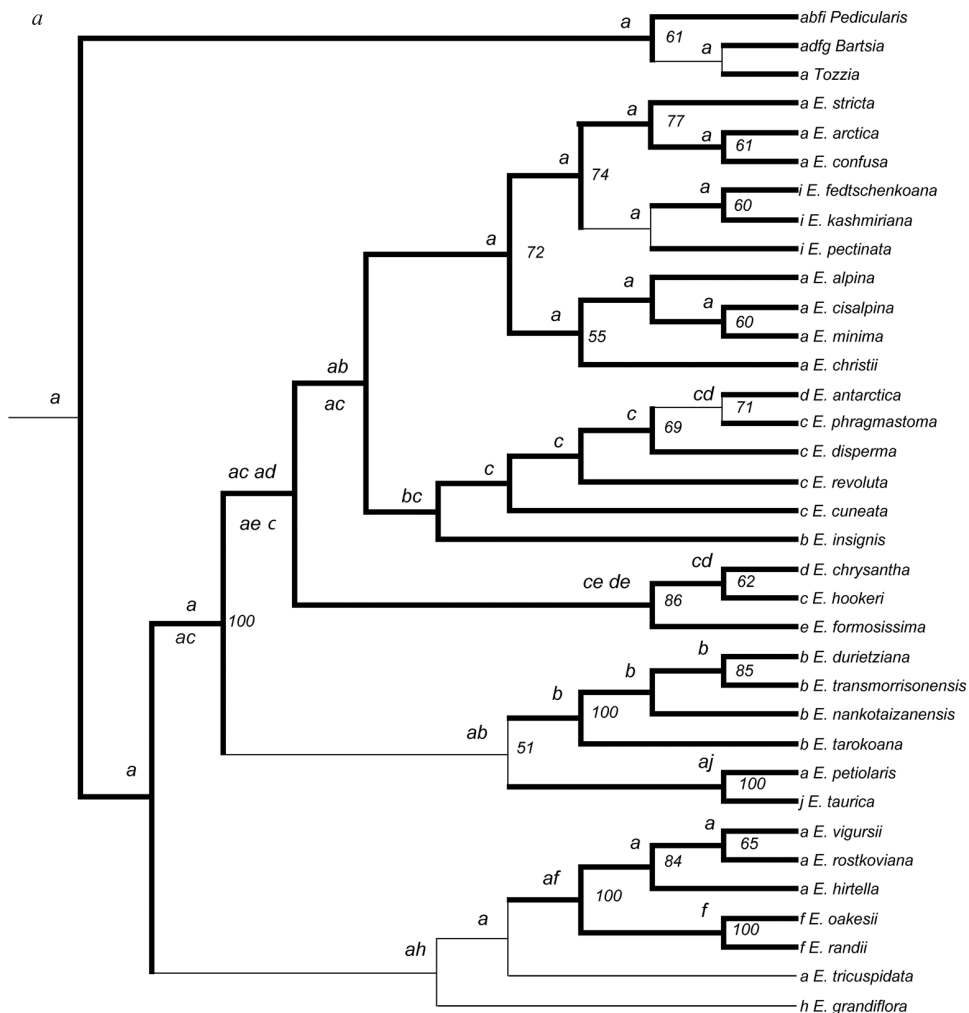


Рис. 5. Дерево максимально надежных ветвей (maximum clade credibility tree), суммирующее набор постериорные деревьев для участка ITS в программе BEAST, для видов *Euphrasia*

Горизонтальные полосы представляют собой 95%-ные интервалы наибольшей плотности вероятности (НПВ) для оценки времени дивергенции. (Цит. по [1]).



- Области
- Циркумбореальная
 - Восточноазиатская
 - Северо-Восточноавстралийская и Новозеландская
 - Чилийско-Патагонская
 - Хуан-Фернандесская
 - Атлантическо-Североамериканская
 - Гвинео-Конголезская
 - Макаронезийская
 - Ирано-Туранская
 - Средиземноморская

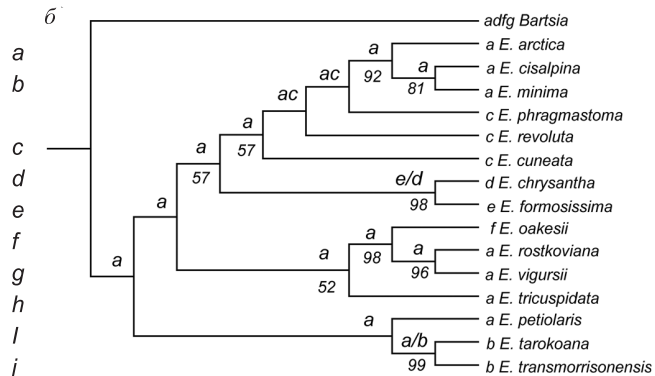


Рис. 6. Упрощенное филогенетическое дерево для видов *Euphrasia* (участок ITS data), использованное для анализа (а) «раселения-замещения» (“dispersal-vicarience” analysis) в программе DIVA, и для анализа (б) с применением параметрического метода максимального правдоподобия, реализованного в программе LAGRANGE.

Буквами a-j обозначены географические области. (Цит. по [1]).

Результаты филогенетического анализа показали монофилетичность рода очанка, включая род *Anagasperma* (= *Siphonidium*), а также нескольких внутривидовых подразделений, отличающихся по морфологии, уровню пloidности и географическому распространению. В результате сравнения неконгруэнтных участков филогений, построенных по ядерным и хлоропластным маркерам, сделан вывод о гибридогенном происхождении некоторых полиплоидных видов. Выявленные филогенетические отношения видов подтверждают систему рода, предложенную Р. Ветшттейном [30], в соответствии с которой австралоазиатские таксоны более близки к северным внутротропическим видам, чем к южноамериканским. Результаты молекулярного датирования с использованием Байесовского метода нестрогих (“relaxed”) молекулярных часов (программа BEAST [31]) показали, что самые ранние эволюционные радиации видов рода происходили как минимум 11–8 млн лет назад, а биполярность была достигнута 7–5 млн лет назад. Таким образом, Гондванское происхождение рода очанка представляется маловероятным. В результате биогеографического анализа сделано заключение о том, что наиболее вероятной предковой областью рода было Северное полушарие (Евразия), откуда виды рода независимо распространились в Южную Америку и Австралию. Короткие внутренние ветви и политомии, выявленные как на более древних, так и более молодых участках филогенетического дерева, позволяют предположить, что быстрые эволюционные радиации видов рода происходили в третичном периоде и в более недавнее время, в плейстоцене. Эти радиации, по-видимому, были обусловлены целым рядом процессов, в частности, распространением на большие расстояния (“long distance dispersal”), полиплоидизацией, географической изоляцией, полупаразитизмом и переходом к самоопылению, которые сыграли важную роль при колонизации бореальных, монтанных и альпийских местообитаний, где в настоящее время обитают виды рода.

Изучение эволюционной истории Юго-восточно-азиатских, голопаразитных, гигантскоцветковых *Rafflesiaceae*: Плиоценовый викариат, морфологическая конвергенция и смещение признаков [32]. Виды семейства *Rafflesiaceae* населяют тропические дождевые леса Юго-Восточной Азии исключительно к западу от линии Уоллеса. Это семейство включает роды *Sapria*, *Rafflesia* и *Rhizanthus* (рис. 7). *Rafflesia* является самым крупным родом семейства и включает более 20 видов, распространенных от гор перешейка Кра до самой южной оконечности Тайланда, через весь регион Сундаланд и до Филиппин [33–35]. Участки суши, соответствующие современной Юго-Восточной Азии и Сундаланду представляли собой непрерывную поверхность с Юрского периода, т. е. 150 млн лет назад [36, с. 38], за исключением Филиппин, которые стали частью Юго-Восточной Азии гораздо позднее [37]. Однако в течение кайнозоя происходили значительные колебания уровня моря, менялась также степень покрытия этой территории тропическими дождевыми лесами [38]. Можно предположить, что данные факторы оказали значительное влияние на филогению и биогеографию *Rafflesiaceae*, населяющих тропические дождевые леса.

Задачей исследования было изучение эволюционной истории энigmatического голопаразитического семейства *Rafflesiaceae*. Это включало, в частности, интерпретацию морфологической эволюции цветка в данной группе в контексте молекулярной филогении и изучение биогеографической истории группы. Методы парсимонии и Байесовского филогенетического анализа были использованы для оценки филогении группы и времени дивергенции видов. Анализ включал как ранее полученные данные [39] по

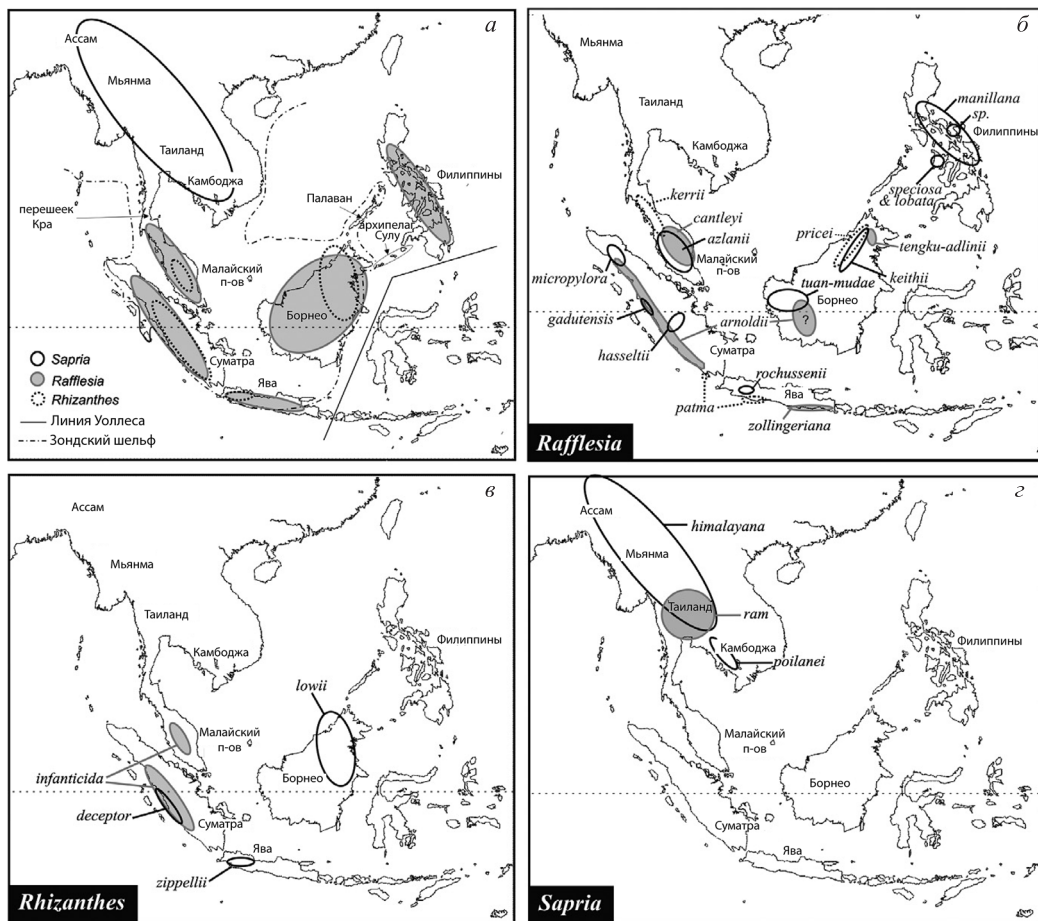


Рис. 7. Карта Юго-Восточной Азии с распространением родов и видов семейства *Rafflesiaceae*:

а — карта распространения трех родов семейства *Rafflesiaceae*: *Rafflesia*, *Rhizanthus* и *Sapria*; б — карта распространения видов рода *Rafflesia*; в — карта распространения видов рода *Rhizanthus*; г — карта распространения видов рода *Sapria*. (Цит. по [32]).

ядерной и митохондриальной ДНК, так и новые, полученные для более расширенного списка таксонов, а также дополнительно секвенированный пластидный маркер 16S. Реконструкция предковых областей распространения проведена с использованием анализа «расселения-замещения» в программе DIVA [26, 27], а также с помощью параметрического метода максимального правдоподобия, реализованного в программе LAGRANGE [28, 29].

Полученная молекулярная филогения позволила выявить высокий уровень гомоплазии морфологических признаков, что особенно характерно для видов рода *Rafflesia* (рис. 8). Это может быть объяснено приспособлением к сходному типу опылителей в разных географических областях и дивергентной эволюцией размеров цветка в соответствии с моделью смещения признаков в областях перекрывания ареалов видов. По результатам молекулярного датирования (рис. 9), ранняя диверсификация *Rafflesiaceae* во время позднего мелового периода сменилась длительным периодом ее

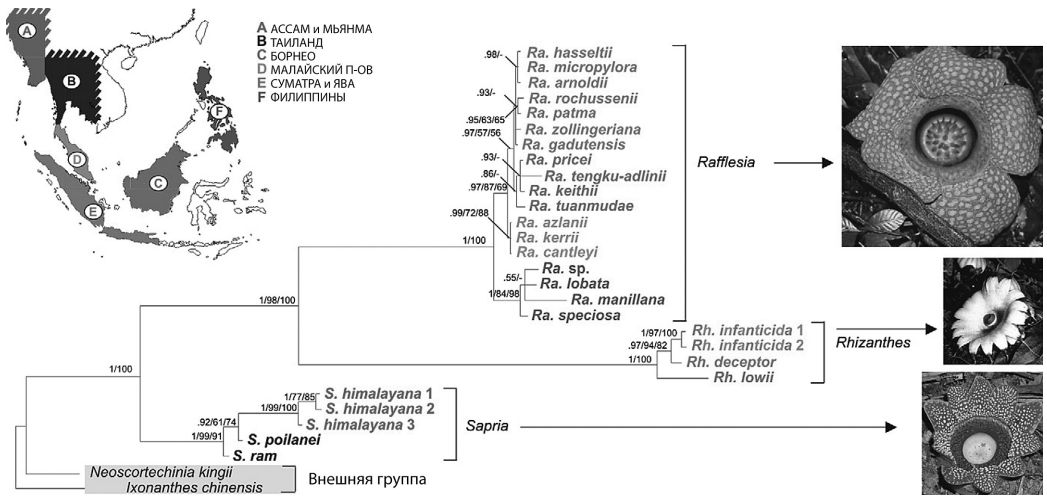


Рис. 8. Дерево согласия (majority rule consensus tree), полученное в результате Байесовского филогенетического анализа для трех родов семейства *Rafflesiaceae*: *Rafflesia*, *Rhizanthus* и *Sapria*
 Числа над узлами показывают величины: постериорной вероятности и поддержки по бутстрепу (для максимальной парсимонии и максимального правдоподобия). (Цит. по [32]).

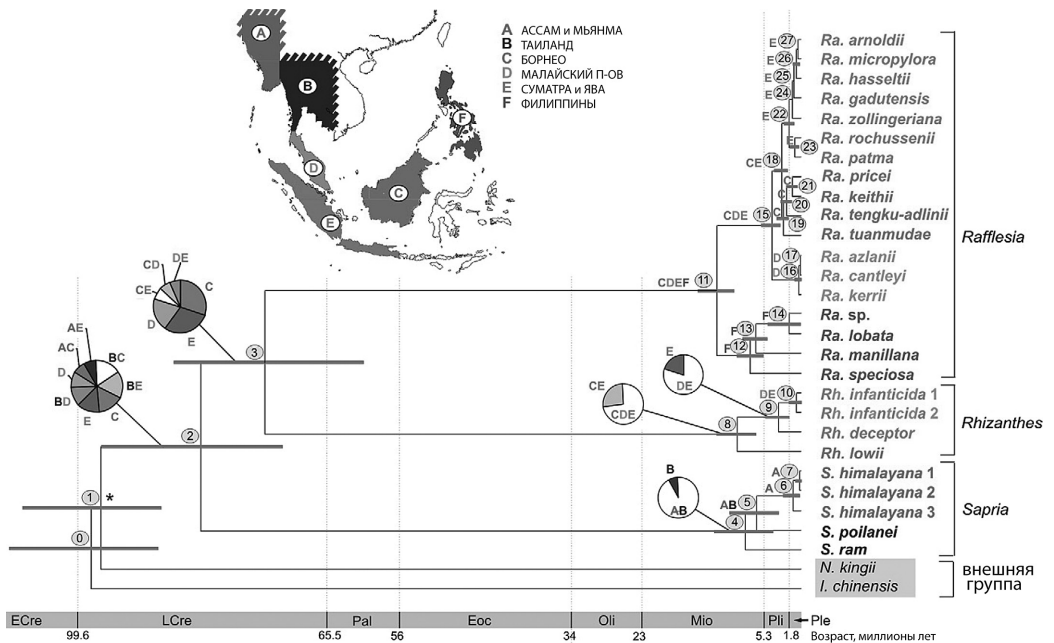


Рис. 9. Дерево максимально надежных ветвей (maximum clade credibility tree), суммирующее набор постериорных деревьев, полученных в программе BEAST для трех родов семейства *Rafflesiaceae*: *Rafflesia*, *Rhizanthus* и *Sapria*
 Горизонтальные полосы представляют собой 95%-ные интервалы наибольшей плотности вероятности (НПВ) для оценки времени дивергенции. Гипотетические предковые области, отмеченные над узлами, получены с использованием программы LAGRANGE. (Цит. по [32]).

отсутствия, что, возможно, связано с вымиранием видов в результате сокращения площадей тропических дождевых лесов в поздних эоцене и миоцене. Поднятие уровня моря, по-видимому, привело к викариантной диверсификации, наблюдаемой в настоящее время между областями эндемизма *Rafflesiaceae*. Этап наиболее позднего видообразования совпадает с изменениями климата и уровня моря в плейстоцене, при этом, по-видимому, миграции между отдельными областями отсутствовали, что подтверждает наличие саванн, а не дождевых лесов, покрывающих соединяющие данные области участки суши. Этап очень активного видообразования, наиболее выраженный в роде *Rafflesia*, может быть объяснен климатическими условиями, благоприятными для распространения тропических дождевых лесов, сложившимися в средних миоцене и плиоцене, а также естественным отбором, который содействовал смещению признаков размера цветков у *Rafflesia*.

Молекулярная филогения и таксономия рода *Lamium* L. (*Lamiaceae*): изучение происхождения предполагаемых аллотетраплоидов [40]. *Lamium* L. является типовым родом семейства *Lamiaceae* и подсемейства *Lamioideae*. Область естественного распространения рода включает умеренные и субтропические зоны Европы, Азии и Северной Америки. Для большинства видов рода характерны короткие и зубчатые доли нижней губы венчика и широкая выемчатая средняя доля. Однако в этот род также включаются виды с другими признаками формы губы. Основное число хромосом $x=9$. По данным из работы [41], *Lamium* включает главным образом диплоидные виды ($2n=18$): *L. album* subsp. *album* и subsp. *barbatum* (Siebold & Zucc.) Menzies, *L. amplexicaule* var. *amplexicaule*, *L. bifidum*, *L. flexuosum*, *L. galeobdolon* subsp. *flavidum* (F. Herm.) Á. Löve & D. Löve и subsp. *galeobdolon*, *L. garganicum* subsp. *corsicum* (Gren. & Godr.) Menzies, subsp. *garganicum* и subsp. *striatum* (Sm.) Hayek, *L. maculatum*, *L. moschatum*, *L. orvala*, *L. purpureum* var. *purpureum* и *L. tomentosum*. Кроме того, имеются четыре вида, которые представляют тетраплоиды ($2n=36$): *L. confertum*, *L. galeobdolon* subsp. *argentatum* (Smejkal) J. Duvign. и subsp. *montanum* (Pers.) Hayek, и *L. hybridum* (*L. purpureum* var. *incisum*). Предполагается, что данные тетраплоиды являются аллополиплоидами. Это подтверждается также морфологическим сходством данных видов и экспериментально полученных гибридов ряда видов *Lamium* [42].

Ядерные гены, представленные в геноме малым числом копий, используются для изучения сетчатых филогений, включающих полиплоидные виды гибридного происхождения, особенно в случаях относительно недавней полиплоидизации, когда оба родительских паралога остаются без изменений и присутствуют в полиплоидном геноме [43–45]. Прошлые события захвата хлоропластов (посредством гибридизации) могут быть выявлены по неконгруэнтности филогенетических деревьев, построенных с использованием ядерных в сравнении с хлоропластными маркерами [46, 47]. Последовательности хлоропластной ДНК обеспечивают информацию только об одном из родительских геномов (материнском, если хлоропласты наследуются по материнской линии, как происходит в большинстве случаев, но не во всех группах цветковых), таким образом можно определить одну из родительских линий, участвующих в аллополиплоидизации.

Целью исследования было изучить филогенетические отношения в роде *Lamium* и выявить происхождение предполагаемых аллотетраплоидов с использованием маркеров ядерной и хлоропластной ДНК, а именно протестировать: 1) сохраняется ли монофилиетичность *Lamium* s. str. при исключении *L. galeobdolon* из рода; 2) действительно

ли два вида, первоначально относимые к роду *Wiedemannia*, группируются внутри рода *Lamium*; 3) действительно ли тетраплоидные виды имеют гибридное происхождение, как предполагают литературные источники; 4) согласуется ли полученная молекулярная филогения с морфологической системой рода, предложенной в работе [41].

В результате исследования впервые получена подробная филогения рода *Lamium*. Для ее построения были использованы ядерные (NRPA2, 5S-NTS) и хлоропластные (*matK*, *psbA-trnH*, *rps16*, *trnL*, *trnL-F*, *trnS-G*) участки ДНК. Деревья, полученные по ядерным и хлоропластным маркерам не были конгруэнтными, при этом результаты, полученные по ядерной ДНК, в большей степени соответствовали морфологии. Применение Байесовского филогенетического анализа и метода максимальной парсимонии показало, что: 1) *Lamium galeobdolon* является сестринской группой по отношению ко всем остальным видам рода; 2) *Wiedemannia* включается в род *Lamium*; 3) *L. amplexicaule* полифилетичен; 4) большинство тетраплоидов действительно имеют гибридное происхождение (рис. 10); 5) *L. amplexicaule* var. *orientale* — аллотетраплоид; 6) система рода [41] не подтверждается молекулярными данными; *L. aleppicum* и *L. paczoskianum* предложено восстановить в ранге видов.

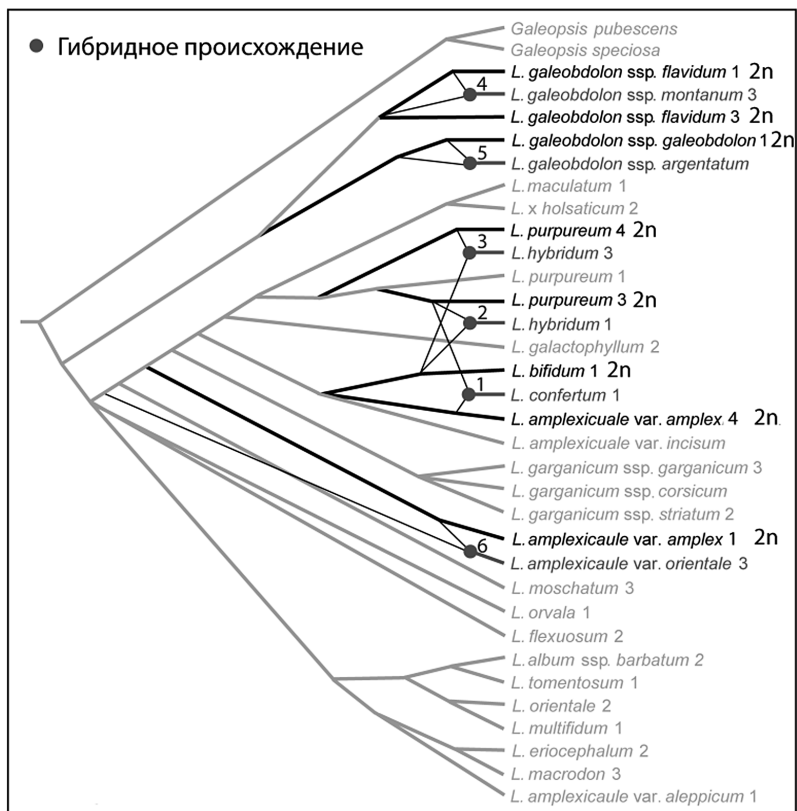


Рис. 10. Реконструкция сегчатой эволюции аллополиплоидных видов рода *Lamium*, основанная на результатах Байесовского филогенетического анализа (участок ядерной ДНК: NRPA2). (Цит. по [40])

*Колонизируют ли Арктику виды однолетних растений? Филогеография и генетическая изменчивость комплекса видов *Euphrasia minima* (Orobanchaceae)* [48]. Сравнительно небольшое число видов однолетних растений произрастает в условиях высокоарктических широт. В настоящее время в Арктике наблюдается потепление, происходящее, по крайней мере, в два раза быстрее по сравнению с глобальным средним [49]. Хотя арктические сообщества представлены главным образом многолетними растениями, и поэтому характеризуются медленным ответом на изменения климата, некоторые изменения, связанные с влиянием повышения температуры уже зарегистрированы (например, панарктическое распространение кустарничковой тундры) [50, 51]. Однако в настоящее время имеется недостаточно данных о влиянии изменений климата как прошлого, так и настоящего на виды однолетних растений, которые по причине короткого жизненного цикла способны быстро реагировать на изменения климата и, возможно, будут в большей степени внедряться в арктические сообщества.

Задачей исследования было изучение филогеографии амфиантлантического комплекса видов *Euphrasia minima*, сложного в систематическом отношении, включающего виды однолетних растений, населяющих альпийские, северные бореальные и арктические сообщества. В таксономическом отношении комплекс соответствует aggr. *Euphrasia minima* Jacq. ex DC. sensu Gussarova [52], и включает два широко распространенных тетраплоидных вида *E. minima* Jacq. ex DC. и *E. wettsteinii* Gussarova (= *E. frigida* auct., non Pugsley) и три узкоэндемичных диплоидных вида, произрастающих в горах Центральной Европы: *E. inopinata* Ehrend. & Vitek и *E. sinuata* Ehrend. & Vitek, известные только в типовых местонахождениях в Австрийских Альпах; а также *E. tatrae* Wettst., произрастающий в Карпатах и Судетах [53]. Оба вида *E. minima* и *E. wettsteinii* являются аллотетраплоидами [1, 54]. Основываясь на морфологии, автор работы [55] предположил, что европейский альпийский вид имеет полиплоидное происхождение, включающее диплоиды *E. inopinata* или *E. sinuate*, а также родительские виды *E. christii* (subsect. Alpinae) или *E. hirtella* (subsect. *Euphrasia*). Политопное возникновение полиплоидов было описано для многих арктических видов, например, рода *Draba* [56, 57]. С политопным происхождением, возможно, связан значительный морфологический полиморфизм вида *E. minima*, симпатричного с предполагаемыми родительскими диплоидными видами. Однако изучение возможности политопного происхождения *E. minima* затрудняется редкостью диплоидов.

В недавнее время один из видов комплекса *Euphrasia wettsteinii* был найден в трех изолированных точках высокоарктического архипелага Свальбард [58–60]. То, что этот однолетник был найден относительно недавно на такой достаточно давно и полно изученной ботаниками территории, может означать недавнюю иммиграцию, связанную с современным потеплением климата. Возможно также, что эти популяции являются результатом антропогенной интродукции. В особенности это относится к популяции, находящейся недалеко от русского поселения в Колесдалене (Colesdalen), куда семена могли быть завезены вместе с привезенным с Большой земли сеном. Если эти предполагаемые сценарии верны, то следует ожидать, что популяции *Euphrasia wettsteinii* Свальбарда будут генетически очень сходны с популяциями-источниками и характеризоваться генетическими признаками недавней популяционной экспансии.

Однако относительно недавняя находка *Euphrasia wettsteinii* может также означать то, что этот вид мог остаться незамеченным из-за своих мелких размеров (3–5 см в высоту). Возможно, что *Euphrasia wettsteinii* колонизовал Свальбард один или несколько раз в эпоху постледникового термального максимума, как это было предложено для других термофильных видов архипелага [61]. В этом случае следует ожидать, что популяции *Euphrasia wettsteinii* Свальбарда будут генетически отличаться от популяции-источника. Более того, генетические данные могут быть использованы для того, чтобы протестировать, являются ли сегодняшние популяции остатками одной большой популяции, происходящей из одного источника, или это результат независимых иммиграций из разных географических регионов.

Мы проанализировали многолокусные маркеры AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, [62]) и три участка хлоропластной ДНК (*rpl32-trnL*, *trnS*^{(GCU)-trnG}^(UCC), *интрон trnG*^(UCC)) у 136 растений из 33 популяций, довольно полно представляющих географическое распространение видов комплекса (рис. 11). Главное разделение, наблюдаемое в обоих наборах данных, датированное около 6 млн лет назад, было между центральной/южно-европейской ветвью *E. minima* s.str. и северной амфиатлантической ветвью *E. wettsteinii*. Ветвь *E. wettsteinii* включала две подгруппы, обе амфиатлантические и частично симпатричные, дивергировавшие 1,7 млн лет назад. Подразделение на две северные подгруппы также присутствовало в результатах по AFLP (см. рис. 11), в достаточной мере совпадающих с результатами по хлоропластной ДНК: одна восточноатлантическая (Северная Россия, Шотландия и Колесдален на Свальбарде), и западноатлантическая (Северо-Восточная Канада, Гренландия, Исландия и Север материковой Норвегии). Третья подгруппа включала две из трех популяций Свальбарда: Бокфьорд и Оссиан Сашфьель (Bockfjorden и Ossian Sarsfjellet). Тест по определению вероятных предковых популяций (программа AFLPop, [63]) для популяций *Euphrasia wettsteinii* Свальбарда показал, что популяция Колесдалена наиболее вероятно имела своим источником популяцию Севера России. В то же время источником для популяции Бокфьорда были популяции Севера материковой Норвегии. Заключение о происхождении популяции Оссиан Сашфьель оказалось статистически недостоверным. Так как популяции *E. wettsteinii* Свальбарда оказались генетически обособленными друг от друга, а также и от других популяций этого вида, представляется маловероятным, чтобы они являлись результатом современного потепления климата в Арктике или антропогенной активности. Их дивергенция, скорее всего, может быть объяснена эффектом основателя и генетическим дрейфом, последовавшими за их независимыми более ранними иммиграциями на Свальбард, возможно, во время постледникового теплого периода 9500–4000 лет назад.

Молекулярная изменчивость и филогеография смолевки бесстебельной (*Silene acaulis* (L.) Jacq., Caryophyllaceae) на севере Европы и архипелаге Свальбард [64]. Климатические изменения плейстоцена оказали значительный эффект на формирование арктической флоры. Сухой и холодный климат во время покровных оледенений сменялся в периоды межледниковий относительно благоприятным.

Зная генетическое разнообразие и структуру видов, можно предположить, как формировались их современные ареалы под влиянием климатических изменений плейстоцена. Области, которые были рефугиумами, должны иметь высокий уровень генетического разнообразия, тогда как территории, заселенные после отступления ледника — более низкий из-за эффекта основателя и дрейфа генов. Исключением

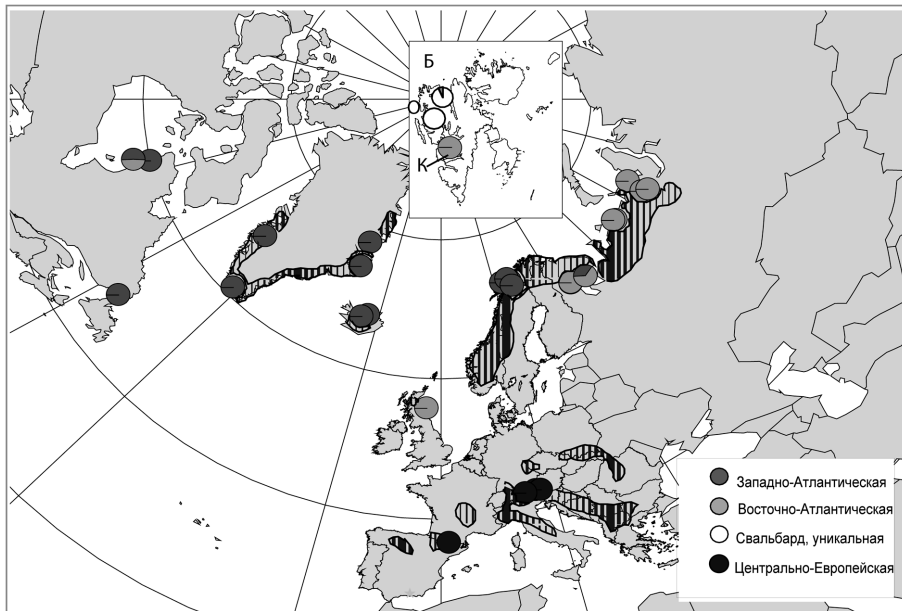


Рис. 11. Географическое распространение видов комплекса *E. minima* complex (штриховка), места сбора материала и генетические группы, установленные в результате анализа генетической структуры в программе STRUCTURE по данным AFLP

Местонахождения трех популяций *Euphrasia wettsteinii* на Свальбарде указаны буквами: Б — Бокфьорд, К — Колсдален, О — Оссиан Сашфель. (Цит. по [48]).

могут быть контактные зоны или зоны «швов» — участки, где мигранты из двух различных рефугиумов встретились во время послеледниковой реколонизации [65]. Так, для голубики, ключевого компонента северных экосистем, с использованием хпДНК, ITS и AFLP показана очень сложная генетическая структура, которая объясняется быстрым распространением из ряда рефугиумов с формированием нескольких контактных зон [66].

Silene acaulis (смолевка бесстебельная) — арктоальпийский вид, довольно обычный в тундровых и высокогорных сообществах Европы [67]. Вид представлен многолетними, подушковидными, насекомоопыляемыми и гинодвудными растениями, причем в северных регионах доля гермафродитных особей меньше [68]. Изучение аллозимной изменчивости смолевки бесстебельной в популяциях территории Свальбарда, материковой Норвегии, Исландии и Шотландии показало, что популяции из высокой Арктики (Свальбард) имеют высокий уровень изменчивости, сходный с таковым, выявленным у более южных популяций [69]. Анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов хпДНК, проведенный в той же работе, выявил, что все изученные популяции имели общий гаплотип. По этим результатам было сделано заключение о возможном послеледниковом заселении смолевкой бесстебельной северных территорий из южных рефугиумов. Выводы, полученные в работе [69], основаны на изучении аллозимной изменчивости лишь семи генных локусов.

Настоящая работа ставит своей целью изучить уровень и структуру генетического разнообразия *Silene acaulis* на европейском Севере с использованием мультило-

кусных маркеров AFLP, а также выявить географические территории, послужившие возможными источниками заселения этим видом архипелага Свальбард. Кроме того, сравнение северо- и южноевропейских популяций послужит материалом для оценки гипотезы [69] о происхождении североевропейских популяций смолевки бесстебельной.

В работе было использовано 250 растений вида *Silene acaulis* из 49 популяций, из основных мест распространения вида в Северной Европе (рис. 12). Для получения более точной информации об истории вида в анализ включено несколько популяций из ряда мест с юга Европы и востока Канады. Число растений в выборках варьировало от 2 до 11. Для характеристики молекулярной изменчивости использовались мультилокусные маркеры AFLP. Получены данные в пользу последлединовой колонизации севера из рефугиумов, расположенных в горных районах юга Европы. Уровень внутрипопуляционного генетического разнообразия у *Silene acaulis* (0,06–0,19) (рис. 12) сходен и даже превышает таковой у ряда арктических растений, например, *Draba fladnizensis* 0,02–0,11, *D. nivalis* 0,01–0,11 [70], *Arabis alpina* 0–0,108 [71] и *Cassiope tetragona* 0,068–0,126 [72]. Оценки генетического разнообразия *Silene acaulis* в Европе, полученные по аллозимным маркерам, выявили полиморфизм по 90% локусов по сравнению с 50% типичными для растений в среднем [69]. Такой высокий уровень генетического разнообразия, скорее всего, связан с высокой степенью аутбридинга в популяциях смолевки бесстебельной. Это подтверждают и результаты AMOVA: значительная часть молекулярной дисперсии, выявленной с помощью AFLP, объясняется внутривнутрипопуляционной изменчивостью (таблица).

Высокая внутривнутрипопуляционная изменчивость наряду с низким уровнем дифференциации между популяциями ожидаемы именно для перекрестно-опыляемых видов. Это согласуется с предположениями о значительном межпопуляционном потоке

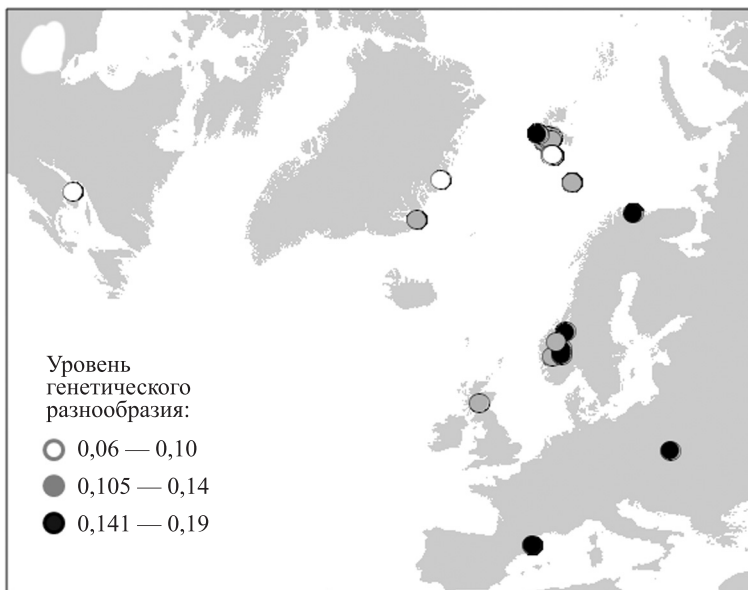


Рис. 12. Внутривнутрипопуляционное разнообразие *Silene acaulis*. (Цит. по [68].)

Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) 250 растений *Silene acaulis* из 49 популяций Северной Европы. (Цит. по данным [65])

| Источник дисперсии | | d.f. | Сумма квадратов | Процент дисперсии |
|---|---|------|-----------------|-------------------|
| Одна группа: популяции амфиатлантики | между популяциями внутри популяций | 48 | 1940,44 | 23,15 |
| | | 170 | 2933,83 | 76,85 |
| Две группы: Европа и восток Канады | между группами между популяциями внутри популяций | 1 | 176,29 | 31,33 |
| | | 47 | 1764,15 | 14,37 |
| | | 170 | 2933,83 | 54,30 |
| Одна группа: популяции Европы | между популяциями внутри популяций | 46 | 1759,60 | 20,38 |
| | | 165 | 2933,92 | 79,62 |
| Две европейские группы: северная и монтанная | между группами между популяциями внутри популяций | 1 | 142,22 | 14,39 |
| | | 45 | 1617,38 | 14,75 |
| | | 165 | 2933,92 | 70,86 |
| Три европейские группы: монтанная и две северные (по BAPS и Structure "admixture") | между группами между популяциями внутри популяций | 2 | 295,61 | 8,72 |
| | | 44 | 1463,99 | 14,88 |
| | | 165 | 2933,92 | 76,4 |
| Четыре европейские группы: Пиренеи, Карпаты с Уралом и две северные (по Structure "no admixture") | между группами между популяциями внутри популяций | 3 | 416,06 | 11,83 |
| | | 43 | 1343,54 | 12,79 |
| | | 65 | 2933,92 | 75,39 |

генов, присутствовавших как в прошлом при заселении смолевкой Европы, так и в настоящем, в результате синхронизации времени созревания семян и сезонных миграций птиц с севера на юг [69, 73, 74].

Североевропейские популяции характеризуются слабовыраженной генетической структурой, что может быть обусловлено значительным потоком генов. Генетическая дифференциация наиболее выражена между канадскими и европейскими популяциями. Колонизация *Silene acaulis* высокоарктического архипелага Свальбард осуществлялась из разных источников, среди которых наиболее значимым была Восточная Гренландия.

Высокое генетическое разнообразие с удивительно слабовыраженной географической структурой: комплексная история широко распространенного вида травянистых растений *Carex nigra* (Cyperaceae) [75]. Для широко распространенных видов травянистых растений умеренной зоны Европы филогеография в полном масштабе ареала вида была изучена только в трех работах (*Melica nutans* и *Carex digitata* [76, 77]; *Carex pilosa* [78]). Среди основных филогеографических особенностей были выделены следующие: высокий уровень генетической изменчивости, наличие приспособлений к распространению на большие расстояния, и в целом отсутствие выраженной географической структуры. Однако для того чтобы установить, действительно ли эти выявленные особенности представляют собой общие закономерности необходимо изучение большего числа видов. На протяжении истории разные части ареала широко распространенных видов могли подвергаться влиянию различных факторов, и в результате могут различаться по своим популяционно-генетическим особенностям. Значительные колебания климата в плиоцене и плейстоцене оказали влияние на распространение видов и экосистем. Ухудшение условий обитания приводило к сокращению

ареалов, способствуя изоляции и викариантной дивергенции [79], в то же время вторичные контакты при колонизации / реколонизации в периоды потепления часто приводили к восстановлению потока генов между популяциями, противодействуя видообразованию [80, 81]. В популяциях рефугиумов изоляция в течение длительного времени приводит к увеличению генетического разнообразия и дифференциации [82]. Для недавно заселенных территорий характерно снижение генетического разнообразия в результате эффекта основателя [65, 83–85]. Однако увеличение генетического разнообразия при колонизации может также происходить при образовании зон контакта, где встречаются разные фронты колонизации [83, 86–89].

Результаты более ранних филогенетических исследований показали, что на территории Западной Азии и юга Европы, в особенности Средиземноморского бассейна, находились основные рефугиумы, где во время оледенения сохранялись виды умеренной и бореальной флор, и откуда они впоследствии реколонизовали Центральную и Северную Европу [80–90]. Однако более поздние исследования указывают на возможность более сложного сценария, в частности, на возможное существование лесных сообществ на территории Центральной Европы [91–92].

Carex nigra (L.) Reichard (осока черная) один из наиболее широко распространенных видов осок на территории Европы (рис. 13). Он встречается практически повсеместно на сфагновых болотах и по берегам озер в Центральной и Северной Европе. На юге вид встречается более рассеяно в горных массивах Средиземноморья. Восточная часть ареала включает Центральную Сибирь, Гималаи и Кавказ [93, 94]. В амфиатлантической части ареала вид известен в Исландии, Гренландии и на северо-востоке Северной Америки. Осока черная — ветроопыляемое растение и, по данным из работы [95], большей частью не способное к самоопылению. Вид относится к секции *Phacocystis* Dumort., очень сложной в отношении систематики, включающей большое число склонных к межвидовой гибридизации видов, характеризующихся клональным ростом с образованием длинных ползучих корневищ [95]. Между *C. nigra* и почти всеми симпатричными видами секции были описаны гибриды [96–98]. У орешков и мешочков (perigynia) *C. nigra* отсутствуют специализированные приспособления для распространения, характерные для других видов осок [99]. Однако способные к прорастанию семена были обнаружены в желудках птиц [100, 101], что предполагает эндозоохорию как основной механизм их распространения. Осока черная имеет варьирующее соматическое число хромосом ($2n = 80–88$; [102]).

Задача данной работы — изучить филогеографию *C. nigra* s. lat., используя материал, собранный из популяций со всего ареала вида. В качестве генетических маркеров были использованы AFLP и участки хлоропластной ДНК (*ycf6-psbM* и *rpl32-trnL^{UAG}*). В связи с тем что осока черная широко распространена на территории Северной и Центральной Европы и встречается очень редко, возможно, реликтивно в Средиземноморье, автором статьи были поставлены задачи протестировать действительно ли существуют генетические различия между недавно заселенными видом северными территориями (передний край “front edge” колонизации) и гипотетически более древними частями ареала на юге, а также прояснить некоторые вопросы систематики этой группы, в частности, является ли, образующая кочки *C. juncella* (Fr.) Th. Fr., генетически обособленным таксоном.

Для анализа были использованы 469 образцов из 83 популяций. Особое внимание при сборе материала для исследования уделялось тому, чтобы включить все морфоло-

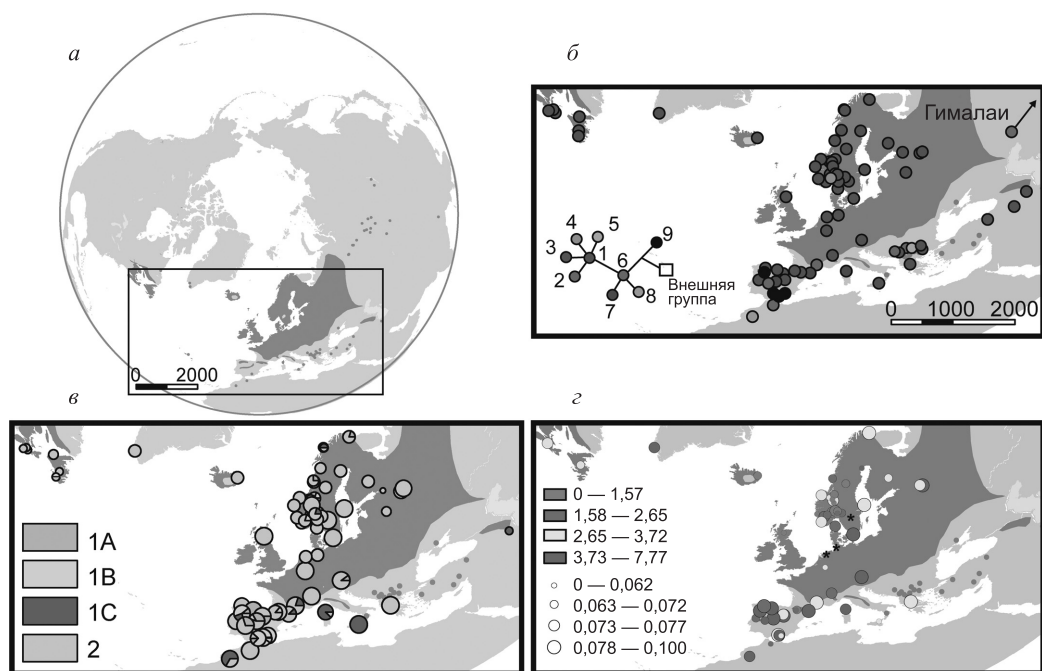


Рис. 13. Распространение вида *Carex nigra* (а); географическое распространение гаплотипов хлоропластной ДНК (б); географическое распространение генетических групп (по AFLP), полученных в программе STRUCTURE (в); внутривидовое генетическое разнообразие *Carex nigra* (по AFLP) (г). (Цит. по [75])

гические типы, известные для *C. nigra* s. lat., особенно описанные как самостоятельные таксоны. В типовых местностях были собраны выборки *C. intricata*, *C. nigra* var. *juncea* и *C. nigra* s.str., кроме того, с территории Болгарии и Греции были собраны растения, относящиеся к *C. nigra* “subsp. *dacica*”, растения из Бутана (Гималаи), относящиеся к *C. nigra* subsp. *drukyuliensis*, а также растения из Армении и Ирана, относящиеся к *C. transcaucasica*. С учетом того что *C. nigra* распространяется вегетативно с помощью корневищ, отдельные растения из популяции собирались на максимальном расстоянии друг от друга, чтобы минимизировать присутствие клонов.

Для анализа данных AFLP были использованы: Байесовская кластеризация в программе STRUCTURE [103, 104], анализ главных координат (Principal Coordinates Analysis, PCoA, программа NTSYS-PC [105]), а также набор оценок генетического разнообразия и дифференцировки (программы Arlequin [106]; AFLPdat [107]). Молекулярные последовательности были проанализированы с помощью методов статистической парсимонии для построения сетей (TCS [108]) и Байесовского филогенетического анализа (MrBayes [25, 109]).

Результаты, полученные по обоим маркерам, выявили высокий общий уровень генетического разнообразия при отсутствии значительной генетической дифференциации между популяциями (см. рис. 13). На основании географического распределения показателей генетического разнообразия сделано предположение о существовании главных ледниковых рефугиумов в Средиземноморском бассейне и на западе России;

кроме того, возможно, существовали менее значительные рефугиумы на территории Северной Атлантики. Низкий уровень генетической дифференциации свидетельствует и о значительном потоке генов между популяциями, и согласуется с ожидаемым для перекрестно- и ветроопыляемых растений [110]. Постгляциальная колонизация территории Европы в северном направлении действительно сопровождалась генетическим обеднением, особенно наблюдаемым в популяциях Голландии, Бельгии, Шотландии и Исландии. В то же время на территории Фенноскандии выявлен высокий уровень генетического разнообразия, что может быть объяснено широким фронтом колонизации одновременно с юга и востока. Североамериканские популяции *C. nigra* генетически очень сходны с европейскими. Паттерн генетического разнообразия, характеризующий североамериканские популяции, согласуется с недавней (постгляциальной) колонизацией, возможно, даже антропогенной интродукцией из Европы. Полученные генетические данные свидетельствуют в пользу того, что кочкообразующие растения, часто относимые к отдельному виду *C. juncella*, представляют собой экотип генетически неотличимый от длиннокорневищных растений *C. nigra*.

Литература

1. Gussarova G., Popp M., Vitek E., Brochmann C. Molecular phylogenetics and biogeography of the bipolar *Euphrasia* (*Orobanchaceae*): recent radiations of an old genus // Mol. Phyl. Evol. 2008. Vol. 48. P. 444–460.
2. Pearce D. A., Cockell C. S., Lindstrom E. S., Tranvik L. J. First evidence for a bipolar distribution of dominant freshwater lake bacterioplankton // Antarctic Science. 2007. Vol. 19. P. 245–252.
3. Linder P., Crisp M. D. *Nothofagus* and Pacific biogeography // Cladistics. 1995. Vol. 11. P. 5–32.
4. Givnish T. J., Renner S. S. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the Boreotropics, and transoceanic dispersal // Int. J. Pl. Sci. 2004. Vol. 165. P. 1–6.
5. Sanmartin I., Ronquist F. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns // Syst. Biol. 2004. Vol. 53. P. 216–243.
6. De Queiroz A. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography // Trends Ecol. Evol. 2005. Vol. 20. P. 68–73.
7. Young N. D., Steiner K. E., dePamphilis C. W. The evolution of parasitism in *Scrophulariaceae*/*Orobanchaceae*: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series // Ann. Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 86. P. 876–893.
8. Fisher E. *Scrophulariaceae* // Flowering Plants. Dicotyledons: Lamiales (except *Acanthaceae* including *Avicenniaceae*) / ed. by J. W. Kadereit. Berlin: Springer, 2004. P. 333–432. (The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 7.)
9. Du Rietz G. E. The long-tubed New Zealand species of *Euphrasia* (= *Siphonidium* Armstr.) // Svensk Bot. Tidskr. 1931. Vol. 25. P. 109–125.
10. Yeo P. A taxonomic revision of *Euphrasia* in Europe // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 77. P. 223–334.
11. Karlsson T. Recurrent ecotypic variation in *Rhinantheae* and *Gentianaceae* in relation to hemiparasitism and mycotrophy // Bot. Not. 1974. Vol. 127. P. 527–539.
12. Croizat L. Manual of Phytogeography, or an account of plant dispersal throughout the World. The Hague: W. Junk, 1952. 696 p.
13. Barker W. R. Taxonomic studies in *Euphrasia* L. (*Scrophulariaceae*). A revised infrageneric classification and a revision of the genus in Australia // J. Adelaide Bot. Gard. 1982. Vol. 5. P. 1–304.
14. Barker W. R. Biogeography and evolution in *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*), particularly relating to Australia // Flora and fauna of alpine Australia, ages and origins / ed. by B. A. Barlow. Melbourne: CSIRO, 1986. P. 489–510.
15. Heads M. J. Biogeographic studies in New Zealand *Scrophulariaceae*: tribes *Rhinantheae*, *Calceolarieae* and *Gratiolleae* // Candollea. 1994. Vol. 49. P. 55–80.
16. Du Rietz G. E. Two new species of *Euphrasia* from the Philippines and their phytogeographical significance // Svensk Bot. Tidskr. 1931. Vol. 25. P. 501–542.
17. Du Rietz G. E. Problems of bipolar plant distribution // Acta Phytogeogr. Suec. 1940. Vol. 13. P. 215–282.

18. Raven P.H., Axelrod D.L. Plate tectonics and Australasian paleobiography // *Science*. 1972. Vol. 176. P. 1379–1386.
19. Raven P.H. Evolution of subalpine and alpine plant groups in New Zealand // *New Zealand J. Bot.* 1973. Vol. 11. P. 177–200.
20. Muller J. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms // *Biol. Rev.* 1970. Vol. 45. P. 417–450.
21. Muller J. Fossil pollen records of extant angiosperms // *Bot. Rev. London*. 1981. Vol. 47. P. 1–142.
22. Bremer K., Friis E.M., Bremer B. Molecular phylogenetic dating of Asterid flowering plants shows early cretaceous diversification // *Syst. Biol.* 2004. Vol. 53. P. 496–505.
23. Wolfe A.D., Randle C.P., Liu L., Steiner K.E. Phylogeny and biogeography of *Orobanchaceae* // *Folia Geobot.* 2005. Vol. 40. P. 115–134.
24. Swofford D.L. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2002.
25. Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny // *Bioinformatics*. 2001. Vol. 17. P. 754–755.
26. Ronquist F. DIVA. Version 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University. 1996. (ftp.uu.se or ftp.systbot.uu.se).
27. Ronquist F. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography // *Syst. Biol.* 1997. Vol. 46. P. 195–203.
28. Ree R.H., Webb C.O., Donoghue M.J. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees // *Evolution*. 2005. Vol. 59. P. 131–139.
29. Ree R.H., Smith S.A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis // *Syst. Biol.* 2008. Vol. 57. P. 4–14.
30. Wettstein R. von. Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1896. 316 p.
31. Drummond A.J., Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // *BMC Evol. Biol.* 2007. Vol. 7. P. 214.
32. Elucidating the evolutionary history of the Southeast Asian, holoparasitic, giant-flowered *Rafflesiaceae*: Pliocene vicariance, morphological convergence and character displacement / Bendiksy M., Schumacher T., Gussarova G., Nais J., Mat-Salleh K., Sofiyanti N., Madulid D., Smith S.A., Barkman T. // *Mol. Phyl. Evol.* 2010. Vol. 57. P. 620–633.
33. Barcelona J.F., Pelsner P.B., Balette D.S., Co L.L. Taxonomy, ecology, and conservation status of Philippine *Rafflesia* (*Rafflesiaceae*) // *Blumea*. 2009. Vol. 54. P. 77–93.
34. Meijer W. *Rafflesiaceae* // *Flora Malesiana: Rafflesiaceae, Boraginaceae, Daphniphyllaceae, Illiciaceae and Schisandraceae, Loranthaceae and Viscaceae* / ed. by van C. G. G. J. Steenis. Bogor, Java and Leiden, The Netherlands: Botanic Gardens of Indonesia and Rijksherbarium. Hortus Botanicus, 1997. P. 1–42.
35. Nais J. *Rafflesia* of the World. Kota Kinabalu: Sabah Parks, in association with Natural History Publications, Malaysia, 2001. 243 p.
36. Metcalfe I. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of SE Asia // *Biogeography and geological evolution of SE Asia* / ed. by R. Hall, J.D. Holloway. Leiden: Blackhuys Publishers, 1998. P. 25–41.
37. Hall R. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea // *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia* / ed. by R. Hall, J.D. Holloway. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 99–124.
38. Morley R.J. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests. Berlin: Springer, 2007. 31 p.
39. Accelerated rates of floral evolution at the upper size limit for flowers / Barkman T.J., Bendiksy M., Lim S.-H., Salleh K.M., Nais J., Madulid D., Schumacher T. // *Current Biology*. 2008. Vol. 18. P. 1508–1513.
40. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Lamium* L. (*Lamiaceae*) disentangling origins of presumed allotetraploids / Bendiksy M., Brysting A.K., Thorbek L., Gussarova G., Ryding O. // *Taxon*. 2011. Vol. 60. P. 986–1000.
41. *Mennema* J. A taxonomic revision of *Lamium* (*Lamiaceae*) // *Leiden Bot. Ser.* 1989. Vol. 11. P. 1–198.
42. Bernström P. Cytogenetic studies on relationships between annual species of *Lamium* // *Hereditas*. 1955. Vol. 41. P. 1–122.
43. Untangling complex histories of genome mergings in high polyploids / Brysting A.K., Oxelman B., Huber K.T., Moulton V., Brochmann C. // *Syst. Biol.* 2007. Vol. 56. P. 467–476.
44. Fortune P.M., Pourtau N., Viron N., Ainouche M.L. Molecular phylogeny and reticulate origins of the polyploid *Bromus* species from the section *Genea* (*Poaceae*) // *Amer. J. Bot.* 2008. Vol. 95. P. 454–464.
45. Mason-Gamer R.J. Allohexaploidy, introgression, and the complex phylogenetic history of *Elymus repens* (*Poaceae*) // *Molec. Phylog. Evol.* 2008. Vol. 47. P. 598–611.

46. Rieseberg L. H., Whitton J., Linder C. R. Molecular marker incongruence in plants hybrid zones and phylogenetic trees // *Acta Bot. Neerl.* 1996. Vol. 45. P. 243–262.
47. Frajman B., Oxelman B. Reticulate phylogenetics and phytogeographical structure of *Heliosperma* (*Sileneae*, *Caryophyllaceae*) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // *Molec. Phylog. Evol.* 2007. Vol. 43. P. 140–155.
48. Gussarova G., Alsos I. G., Brochmann C. Annual plants colonizing the Arctic? Phylogeography and genetic variation in the *Euphrasia minima* complex (*Orobanchaceae*) // *Taxon.* 2012. Vol. 61. P. 146–160.
49. GRID-Arendal. Impacts of a warming Arctic: Arctic climate impact assessment. 2004. URL: <http://www.grida.no/polar/news/2427.aspx> (дата обращения: 20.03.2013).
50. Sturm M., Racine C., Tape K. Increasing shrub abundance in the Arctic // *Nature.* 2001. Vol. 411. P. 546–547.
51. Tape K., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // *Global Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 686–702.
52. Гусарова Г. Л. Конспект рода *Euphrasia* L. (*Scrophulariaceae*) России и сопредельных стран (в пределах бывшего СССР) // *Бот. журн.* 2005. Т. 90, № 7. С. 1087–1115.
53. Mihoková L., Mikoláš V. A contribution to the karyology of *Euphrasia tatrae* Wettst. (*Scrophulariaceae*) // *Thaiszia.* 1994. Vol. 4. P. 77–80.
54. Ehrendorfer F., Vitek E. Evolution alpiner Populationen von *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*): Entdeckung kleinblütiger diploider Sippen // *Pl. Syst. Evol.* 1984. Vol. 144. P. 25–44.
55. Vitek E. Evolution alpiner Populationen von *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*): Die tetraploide *E. minima* // *Pl. Syst. Evol.* 1986. Vol. 151. P. 241–269.
56. Brochmann C., Soltis P. S., Soltis D. E. Recurrent formation and polyphyly of nordic polyploids in *Draba* (*Brassicaceae*) // *Amer. J. Bot.* 1992. Vol. 79. P. 673–688.
57. Polyploidy in arctic plants / Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C., Elven R. // *Biol. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 82. P. 521–536.
58. Rønning O. I. Some new contributions to the flora of Svalbard // *Norsk Polarinst. Skr.* 1961. Vol. 124. P. 1–20.
59. Alsos I. G., Lund L. Fjelløyentrøst *Euphrasia frigida* funnet i Colesdalen, Svalbard // *Blyttia.* 1999. Vol. 57. P. 36.
60. Alsos I. G., Westergaard K., Lund L., Sandbakk B. E. Floraen i Colesdalen, Svalbard // *Blyttia.* 2004. Vol. 62. P. 142–150.
61. Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic / Alsos I. G., Eidesen P. B., Ehrich D., Skrede I., Westergaard K., Jacobsen G. H., Landvik J. Y., Taberlet P., Brochmann C. // *Science.* 2007. Vol. 316. P. 1606–1609.
62. A new technique for DNA fingerprinting / Vos P., Hoges R., Bleeker M., Reijans M., van de Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J., Kuiper M., Zabeau M. // *Nucl. Acids Res.* 1995. Vol. 23. P. 4407–4414.
63. Duchesne P., Bernatchez L. AFLPOP: a computer program for simulated and real population allocation using AFLP markers // *Molec. Ecol. Notes.* 2002. Vol. 2. P. 380–383.
64. Михайлова Ю. В., Гусарова Г. Л., Брохманн К. Молекулярная изменчивость и филогеография смолевки бесстебельной (*Silene acaulis* (L.) Jacq., *Caryophyllaceae*) на севере Европы и архипелаге Свальбард // *Экологическая генетика.* 2010. Т. 8, № 3. С. 52–60.
65. Hewitt G. M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. Vol. 58, P. 247–276.
66. Nuclear vs. plastid data: complex Pleistocene history of a circumpolar key species / Eidessen P. B., Alsos I. G., Popp M., Stensrud Ø., Suda J., Brochmann C. // *Mol. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 3902–3925.
67. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Семейства *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae* / Кожанчиков В. И., Маценко А. Е., Петровский В. В., Ребристая О. В., Толмачев А. И., Юрцев Б. А. / под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1971. Вып. 6. 248 с.
68. Såstad S. J. Gynodioiki en populasjon av fjellsmelle, *Silene acaulis*, ved Ny-Alesund, Svalbard // *Blyttia.* 1991. Vol. 4. P. 161–165.
69. Abbott R. J., Chapman H. M., Crawford R. M., Forbes D. G. Molecular diversity and derivations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and more southerly latitudes // *Mol. Ecol.* 1995. Vol. 4. P. 199–207.
70. Skrede I., Borgen L., Brochmann C. Genetic structuring in three closely related circumpolar plant species: AFLP versus microsatellite markers and high-arctic versus arctic-alpine distributions // *Heredity.* 2009. Vol. 102. P. 293–302.

71. Genetic consequences of Pleistocene range shifts: contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains / Ehrich D., Gaudeul M., Assefa A. T., Koch M. A., Mummenhoff K., Nemomissa S., Brochmann C. // *Mol. Ecol.* 2007. Vol. 16. P.2542–2559.
72. *Eidessen P. B., Carlsen T., Molau U., Brochmann C.* Repeatedly out of Beringia: *Cassiope tetragona* embraces the Arctic // *J. Biogeogr.* 2007. Vol. 34. P. 1559–1574.
73. *Skye E.* Changes to climate and flora of Hopen Island during the last 110 years // *Arctic.* 1989. Vol. 42. P.323–332.
74. *Crawford R. M. M., Abbott R. J.* Pre-adaptation of Arctic plants to climatic change // *Botanica Acta.* 1994. Vol. 107. P.271–278.
75. Genetically diverse but with surprisingly little geographic structure: the complex history of the widespread herb *Carex nigra* (Cyperaceae) / Jiménez-Mejías P., Luceño M., Lye K. A., Brochmann C., Gussarova G. // *J. Biogeogr.* 2012. Vol. 39. P.2279–2291.
76. *Tyler T.* Large-scale geographic patterns of genetic variation in *Melica nutans*, a widespread Eurasian woodlandgrass // *Plant Syst. Evol.* 2002. Vol. 236. P.73–87.
77. *Tyler T.* Geographical distribution of allozyme variation in relation to post-glacial history in *Carex digitata*, a widespread European woodland sedge // *J. Biogeogr.* 2002. Vol. 29. P.919–930.
78. *Rejzková E., Fér T., Vojta J., Marhold K.* Phylogeography of the forest herb *Carex pilosa* (Cyperaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 158. P.115–130.
79. *Kropf M., Comes H. P., Kadereit J. W.* Long-distance dispersal vs vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada // *New Phytologist.* 2006. Vol. 172. P.169–184.
80. *Comes H. P., Kadereit J. W.* The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution // *Trends in Plant Science.* 1998. Vol. 3. P.432–438.
81. *Kadereit J. W., Griebeler E. M., Comes H. P.* Quaternary diversification in European alpine plants: pattern and process // *Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B: Biol. Sc.* 2004. Vol. 359. P.265–274.
82. *Hampe A., Petit R. J.* Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters // *Ecol. Letters.* 2005. Vol. 8. P.461–467.
83. *Hewitt G. M.* Post-glacial re-colonization of European biota // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. Vol. 68. P.87–112.
84. *Schönschwetter P., Paun O., Tribsch A., Niklfeld H.* Out of the Alps: colonization of the Arctic by East Alpine populations of *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) // *Mol. Ecol.* 2003. Vol. 12. P.3371–3381.
85. Postglacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers / Puscas M., Choler P., Tribsch A., Gielly L., Rioux D., Gaudeul M., Taberlet P. // *Mol. Ecol.* 2008. Vol. 17. P.2417–2429.
86. *Konnert M., Bergmann F.* The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history // *Plant Syst. Evol.* 1995. Vol. 196. P.19–30.
87. *Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cosson J. F.* Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // *Mol. Ecol.* 1998. Vol. 7. P.453–464.
88. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity / Petit R. J., Aguinagalde I., de Beaulieu J. L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Starck G., Demesure-Musch B., Palmé A., Martin J. P., Rendell S., Vendramin G. G. // *Science.* 2003. Vol. 300. P.1563–1565.
89. *Bylebyl K., Poschlod P., Reisch C.* Genetic variation of *Eryngium campestre* L. (Apiaceae) in Central Europe // *Mol. Ecol.* 2008. Vol. 17. P.3379–3388.
90. *Comes H. P., Kadereit J. W.* Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine system // *Taxon.* 2003. Vol. 52. P.451–462.
91. *Willis K. J., Rudner E., Simegi P.* The full-glacial forests of central and southeastern Europe // *Quaternary Research.* 2000. Vol. 53. P.203–213.
92. *Willis K. J., van Andel T. H.* Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the last glaciation // *Quaternary Science Reviews.* 2004. Vol. 23. P.2369–2387.
93. *Noltie H. J.* The flora of Bhutan including a record of plants from Sikkim and Darjeeling. Vol. 3. Pt. 1. Edinburgh: Royal Botanical Garden Edinburgh, 1994. vi + 456 p.
94. *Егорова Т. В.* Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Санкт-Петербургская ГХФА; Сент-Луис: Миссурийский ботанический сад, 1999. 772 с.
95. *Faulkner J. S.* Experimental hybridization of north-west European species in *Carex* section *Acutae* (Cyperaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1973. Vol. 67. P.233–253.
96. *Sylvén N.* The carices distigmaticae of the Scandinavian flora district // *Opera Bot.* 1963. Vol. 8, N 2. P.1–161.

97. Chater A. O. *Carex* L. // Flora Europaea / ed. by T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. P. 290–323. (*Alismataceae* to *Orchidaceae* (Monocotyledones). Vol. 5.)
98. Jermy A. C., Simpson D. A., Foley M. J. Y., Porter M. S. Sedges of the British Isles. 3rd ed. London: Botanical Society of the British Isles, 2007. 554 p.
99. Alessio Leck M., Schütz W. Regeneration of *Cyperaceae*, with particular reference to seed ecology and seed banks // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 95–133.
100. Schmid B. Colonizing plants with persistent seeds and persistent seedlings (*Carex flava* group) // Botanica Helvetica. 1986. Vol. 96. P. 19–26.
101. Mueller M. H., van der Valk A. G. The potential role of ducks in wetland seed dispersal // Wetlands. 2002. Vol. 22. P. 170–178.
102. Roalson E. H. A synopsis of chromosome number variation in the *Cyperaceae* // Botanical Review. 2008. Vol. 74. P. 209–393.
103. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945–959.
104. Falush D., Stephens M., Pritchard J. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles // Mol. Ecol. Notes. 2007. Vol. 7. P. 574–578.
105. Rohlf F. NTSYS-PC. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.02. Setauket, New York: Exeter Publishing, 1998.
106. Excoffier L., Laval G., Schneider S. ARLEQUIN, Version 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
107. Ehrlich D. AFLPdat: a collection of R functions for convenient handling of AFLP data // Mol. Ecol. Notes. 2006. Vol. 6. P. 603–604.
108. Clement M., Posada D., Crandall K. A. TCS: A computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.
109. Ronquist F., Huelsenbeck J. P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. Vol. 19. P. 1572–1574.
110. Hamrick J. L., Godt M. J. W. Allozyme diversity in plant species // Plant population genetics, breeding, and genetic resources / ed. by A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler, B. S. Weir. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 1990. P. 43–63.

Статья поступила в редакцию 1 апреля 2013 г.