

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН
ТРУДЫ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ И ФИТОИНТРОДУКЦИИ



ГЛАВНЫЙ
БОТАНИЧЕСКИЙ
САД

С.В. Чекалин, А.С. Пожарский, А.Н. Ишаева

**БАРБАРИСЫ
ЮГО-ВОСТОЧНОГО
И
ЮЖНОГО
КАЗАХСТАНА**

Т. 23 (13)

Рекомендовано для опубликования
Ученым советом РГП «Института ботаники
и фитоинтродукции» КН МОН РК

Алматы
2017

УДК 582.675.34 (574)
ББК 42.358 (5Каз)
Б24

Рецензенты:

Доктор биологических наук, академик НАН РК И.О. Байтулин
Доктор биологических наук З.Г. Айташева

Ответственный редактор:

доктор биологических наук, академик КазНАЕМ
Г.Т. Ситпаева

Б24 Барбарисы Юго-восточного и Южного Казахстана / С.В. Чекалин, А.С. Пожарский, А.Н. Ишаева (при участии Н.А. Исмаиловой, В.А. Масаловой, С.В. Набиевой, Т.И. Речицкой, Г.С. Жунусова, А.И. Елисеевой). – Алматы: ТОО «Luxe media Group», 2017. - 92 с.

Эта книга обобщает результаты исследований барбарисов юго-восточного и южного Казахстана в таксономическом, мофрологическом и ботанико-географическом аспектах. Вместе с тем, на примере барбарисов показана распространенность и роль гибридизации видов в формировании растительного разнообразия. Книга будет интересной и полезной для специалистов ботаников, генетиков, эволюционистов, а также для подрастающего поколения ученых по этим дисциплинам

УДК 582.675.34 (574)
ББК 42.358 (5Каз)

ISBN 978-601-7511-34-0

© Чекалин С.В., А.С. Пожарский, А.Н. Ишаева, 2017
© Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, 2017

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга обобщает результаты исследований барбарисов юго-восточного и южного Казахстана, но ее обобщения важны не только для понимания таксономии, морфологии и ботанической географии барбарисов. Барбарисы выбраны в качестве модели родového комплекса с реализованными процессами гибридизации для изучения распространенности и значимости естественной гибридизации в природных экосистемах. Нашими исследованиями показано, что 60 % генетических специфичностей барбариса в юго-восточном и южном Казахстане составляют гибриды. Причем не только межвидовые, но и комплексные – гибриды гибридов. Показана «протяженность во времени» процесса гибридизации и эволюция гибридных форм. Гибридизация служит ускорению расселения генетического разнообразия рода, обеспечивающему эволюционное сохранение его генетического разнообразия. Также показано, что гибридизация является одним из механизмов управления реализацией эпигенетических гомологических систем морфологической изменчивости растений.

Обобщенные в монографии исследования осуществлялись по научно-технической программе «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации Продовольственной программы» и по гранту «Видовое и внутривидовое разнообразие барбарисов юга и юго-востока Казахстана»

ГЛАВА 1.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По исходным представлениям авторов исследований его объектами были пять видов (*Berberis sibirica* Pall., *Berberis iliensis* M. Pop., *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir., *Berberis oblonga* C. K. Schneid., *Berberis integerrima* Bunge) и один межвидовой гибрид (*B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*). Исследовано 36 природных популяций указанных генетических специфичностей (Таблица 1) юго-востока и юга Казахстана.

Сбор материалов осуществлялся путем экспедиционных обследований природных популяций барбариса со сбором образцов для морфологических и молекулярно-генетических исследований.

Сбор образцов генеративных органов барбарисов для морфологических исследований осуществлялся при созревании плодов с учетом их родовой специфичности и производился по следующей методике:

- на кусте барбариса выбирался один ствол южной экспозиции;
- с этого ствола отбиралось 7 плодовых кистей с созревшими плодами. Каждая кисть паковалась в герметический пакет с указанием популяции, номера растения и характера кисти по заложению на стволе (индекс 1 использовался для базальной, самой нижней плодовой кисти, индекс 7 – для апикальной, самой верхней); параллельно учитывалось число стволов в изучаемом кусте;
- число анализировавшихся в природной популяции барбариса растений соотносилось с численностью популяции, но не превышало 30 растений;
- собранные в поле образцы плодов камерально обрабатывались в лаборатории. Для каждого плода определялись максимальный диаметр, высота, а по этим характеристикам и анализу расположения максимального диаметра, по высоте плода устанавливалась форма плода (см. главу 5). Данные по каждой плодовой кисти заносились в специальную таблицу, где кроме выше указанных параметров указывали порядок заложения плода в кисти от базального до апикального. По каждому растению оформлялось 7 таких таблиц в соответствии с числом анализируемых у растений плодовых кистей. В каждой из таких таблиц указывались вид растения, популяция, индекс кисти по заложению на побеге. В каждом плоде учитывались также число и размеры семян, длина плодоножки, число цветоножек, развивавшихся в плодовой кисти, окраска кожицы плода.

Так как барбарис сибирский не развивает ни плодовых кистей, ни плодоножек, исследования органов плодоношения этого вида ограничивались выше указанными описаниями плодов и семян.

Для проведения молекулярно-генетических исследований в природных популяциях осуществлялся сбор листьев барбарисов, которые упаковывались в герметические пакеты и, после доставки в лабораторию, хранились при температуре – 80° С.

Первоначально для молекулярно-генетических исследований нами использовались ISSR маркеры [1-7].

Таблица 1 – Географические характеристики исследованных популяций барбарисов Юго-Востока и Юга Казахстана. В круглые скобки взята видовая принадлежность популяции в последствии уточненная нашими исследованиями. Обозначения проведенных исследований: МФ – морфологические; МГИ – молекулярно генетические

Вид	Регион произрастания	Популяции	Северная широта	Восточная долгота	Высота над уровнем моря, м.	Характер исследований	
						МФ	МГИ
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Северн. Макро склон Тарбагатай	Акжал	49°19,650	82°55,050	1450	+	+
<i>Berberis iliensis</i> M. Pop	Береговая терраса нижнего течения реки Или	Акжарская	44°56,220	75°48,628	370	+	+
		Акдалинская	44°49,100	76°13,500	385	+	+
		Баканасская	44°46,400	76°19,200	395	+	
	Среднее течение реки Или, правобережье	Даникер Шыган Басши	44°02,800 44°07,100 44°08,200	78°44,900 78°43,400 78°44,300	760 890 905	+	+
<i>Berberis iliensis</i> M. Pop	Среднее течение реки Или, правобережье	Кок – Тума	44°03,300	78°42,400	765	+	
		Нурум-Данкер	44°02,900	78°44,900	755	+	
	Правобережье реки Шелек	Кызыл-Жиде	43°45,200	78°13,200	480	+	
		Чиликская	43°36,600	78°14,400	575	+	
	Верхнее течение реки Или, правобережье	Дарбазакумская	43°19,100	79°37,000	500	+	+
	Горы Кетмень	Темирлик-низ	43°19,100	79°11,300	1000	+	+
Темирлик-верх		43°17,000	79°12,252	1080	+	+	

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Berberis iliensis</i> x <i>Berberis sphaerocarpa</i>	Горы Кетмень	Темир-лик-верх	43°17,000	79°18,300	1030	+	+
	Джунгарский Алатау	Большой Усек Усек	44°27,800	79°49,340	1250		+
44°27,461			79°49,326	1170		+	
<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Джунгарский Алатау	Перевал Алтын-Емель	44°11,429	78°33,711	1300		+
	Горы Улкентау	Талсай Тулкили Коянды	44°18,000	78°43,500	1500	+	
			44°18,000	78°43,200	1500	+	
			44°36,000	78°40,600	1520	+	
Горы Кетмень	Большой Киргизсай Темирлик-верх	43°19,174	78°31,22	1470	+	+	
		43°17,050	78°12,252	1080	+		
Заилийский Алатау	Тургень Правый Талгар	43°21,420	77°37,865	1220		+	
		43°13,762	77°36,848	1570		+	
<i>(Berberis sphaerocarpa Kar. et Kir.)</i>	Киргизский Алатау	Каракыстак Каратал	42°09,671	72°52,915	1400		+
			42°09,692	72°50,044	1510	+	+
<i>(Berberis oblonga (Regel) C. K. Schneid)</i>	Таласский Алатау	Каньон реки Аксу	42°19,727	70°19,727			
	Запад. Тянь-Шань хр. Огем	Сайрамсу – низ Сайрамсу-верх Сарыайгыр-низ Сарыайгыр-верх	42°11,266	70°21,72	1540	+	+
			42°09,692	70°23,475	1785	+	+
			42°11,120	70°19,900	1485	+	+
42°08,777			70°19,109	2100	+	+	
<i>Berberis integerrima Bunge</i>	Запад. Тянь-Шань хр. Огем	Сарыайгыр-низ	42°11,010	70°19,890	1500	+	+

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Berberis integerrima</i> (Bunge)	Запад. Тянь-Шань хр. Огем	Сарыайгыр – верх	42°10,250	70°19,650	1530	+	+
		Сайрамсу – низ	42°11,700	70°19,600	1410	+	+
		Сайрам- су-верх	42°10,990	70°21,940	1600	+	+

ДНК выделяли по методу Dellaportael [8]. Реактивы: буфер для экстракции (10% ДСН, 50 мМтрис-гидрохлорид рН 8.0, 10 мМ ЭДТА, 100 мМ хлорид натрия; перед использованием добавлены 7 мкл/мл 2-меркаптоэтанол, 20 мг/мл ПВП, 0,2% аскорбиновой кислоты), 5 М ацетат калия, изопропанол, 70% этанол, 96% этанол, 10 мг/мл РНКазы А, вода деионизированная.

1. 0,2 г листьев растерто с 2 мл буфера для экстракции. Смесь инкубирована 45 мин при 65°C.

2. Добавлено 500 мкл ацетата калия, перемешано, инкубировано на льду 20 мин.

3. Смесь центрифугирована 10 мин при 14 тыс. об./мин.

4. Супернатант отобран, добавлен равный объем изопропанола. Инкубировано 1 ч при -20°C.

5. Центрифугировано 15 мин при 13,2 тыс. об./мин, осадок отмыт 70% этанолом и высушен.

6. Осадок растворен в 100 мкл воды с добавлением 1 мкл РНК-азы А, инкубировано 30 мин при 37°C.

7. Добавлено 10% объема ацетата натрия и двойной объем 96% этанола. Инкубировано при -20°C в течение ночи.

8. ДНК осаждена центрифугированием, отмыта этанолом, высушена, растворена в 100 мкл воды.

Качество выделенной ДНК оценивалось электрофорезом в 1% агарозном геле при 70 В в течение 1 ч. Точное количество выделенной ДНК определялось спектрофотометрически на приборе NanoDrop2000 (ThermoScientific) при $\lambda=260$. Для оценки чистоты измерялись отношения A260/A280 и A260/A 230.

Для ПЦР использовались 5 одиночных ISSR-праймеров (Таблица 2). Для приготовления реакционной смеси использовались компоненты производства ком. Fermentas (Thermo Scientific, Латвия): полимеразы TaqPol в наборе с 10-кратным буфером и 2,5-молярным раствором хлорида магния, 10-миллимолярные растворы dNTP. ПЦР была предварительно оптимизирована для каждого праймера по концентрациям ДНК и хлорида магния и по температуре отжига. Реакции готовились на 25 мкл; каждая реакция включала: Taq-буфер (10-кратное разведение), 2,5 ммоль хлорида магния, 0,2 ммоль dNTP, 0,4 ммоль раствора праймера (из стока 10 ммоль), 0,5 ед. Taq-полимеразы, 10 нг ДНК. Все

реакции проводились в амплификаторе BioerXPThermal в следующем режиме: 94 °С — 1,5 мин; 45 циклов: 94 °С — 40 с, температура отжига для каждого праймера — 45 с, 72 °С — 1,5 мин; 75 °С — 15 мин.

Таблица 2 — Праймеры, использованные для анализа [9]

Номер праймера	Длина	Последовательность	Температура отжига
201274	14	5' — CACACACACACARY — 3'	40°С
201275	14	5' — CACACACACACARG — 3'	42°С
201276	16	5' — AGAGAGAGAGAGAGYC — 3'	48,2°С
201277	14	5' — GTGTGTGTGTGTYR — 3'	40°С
201278	14	5' — GTGTGTGTGTGTAY — 3'	40°С

По завершении ПЦР в пробирки добавлено 5мкл 6-кратного буфера для загрузки ДНК, содержащего 30% глицерина, 60 мМ ЭДТА, 10 мМтрис-гидрохлорид, 0,25% бромфенолового синего. Электрофорез проводился в 1,8% агарозном геле в SB-буфере (разведено из 20-кратного стокового раствора, содержащего 200 мМ гидроксида натрия, доведенного борной кислотой до рН 7.6) при напряжении 80 Вт течении 3,5 ч. Гель окрашивался слабым раствором бромистого этидия и визуализирован в просвечивающем ультрафиолете в приборе GelDocXR (BioRad).

На основе полученных электрофореграмм построена бинарная матрица, в которой каждому фрагменту на геле соответствует «1», отсутствию фрагмента - «0». Полученная матрица форматировалась в соответствии с форматом входных данных используемых программ. Анализ проводился в программах STRUCTURE 2.3.4. и FAMD 1.2.5. В программе FAMD были рассчитаны матрицы расстояний по коэффициентам Жаккара, Дайса, коэффициенту простого совпадения (SMC), евклидову и квадратному евклидову коэффициентам, построены дендрограммы методами невзвешенного попарного среднего (UPGMA) и объединения ближайших соседей (NJ), проведен анализ главных координат (PcoA) [70]. Дендрограммы визуализированы в программе MEGA 4.0 [10]. В программе STRUCTURE проводился байесовский анализ MCMC для модели со смешением (admixturemodel) [11]. Использовались по 100 000 циклов работы программы для burn-inperiod и MCMC. Анализ проводился для значения Кот 2 до 15 по 20 повторов. Результаты работы программы по 20 повторам выровнены и усреднены в программе CLUMPP [12] и визуализированы в программе DISTRUCT [13]. Точное значение К методом Evannoetal при помощи онлайн-программы STRUCTUREHARVESTER [14].

Для молекулярно-генетического анализа изучаемых популяций барбариса также был использован метод полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (ПДАФ, англ. AFLP). Метод основан на рестрикции полной геномной ДНК с последующим лигированием с олигонуклеотидными адапторами для связывания праймеров для полимеразной цепной реакции (ПЦР) и селективной амплификацией фрагментов [15].

Выделение ДНК из собранных и хранимых при -80°C образцов листьев осуществлялось стандартным протоколом с использованием бромида ацетилтриметиламмония [16]. Качество и количество выделенной ДНК проверялись путем электрофореза в 1% агарозном геле и спектрофотометрически при помощи аппарата NanoDrop 2000 (Thermo Scientific, США).

Олигонуклеотиды для адапторов и праймеров были синтезированы компанией Macrogen (Корея). Для рестрикции, лигирования и амплификации ДНК использовались реактивы (ферменты) компании Thermo Scientific, США. Все смеси и растворы готовились на основе деионизированной дважды дистиллированной воды. Рестрикция проводилась в два этапа. Первый этап включал инкубацию при 37°C 6 ч 20 мкл реакционной смеси, содержащей 4 мкл 10-кратного буфера «Tango», 0,2 мкл рестриктазы EcoR1 (5 ед./мкл) и 2 мкл геномной ДНК (200 нг/мкл). После первого этапа 10 мкл смеси, содержащей 2 мкл 10-кратного буфера «Tango», 0,3 мкл рестриктазы Tru11 (5 ед./мкл), было добавлено и далее инкубировано 6 ч при 65°C .

Адапторы с концентрациями 5 пмоль/мкл (EcoR1) и 50 пмоль/мкл (Tru11) были подготовлены нагреванием раствора до 94°C с последующим постепенным охлаждением до комнатной температуры. Лигирование проводилось в 10 мкл реакционной смеси, содержащей 1 мкл 10-кратного буфера для лигирования, по 1 мкл двух адапторов и 5 мкл рестрикционной смеси после второй инкубации. После 30 мин. при комнатной температуре реакция лигирования останавливалась помещением в температуру 70°C на 10 мин. Далее смесь разбавлялась водой в 10 раз для последующего использования в ПЦР.

Амплификация фрагментов ДНК включала преселективный и селективный этапы. Преселективная реакция использует короткие праймеры для уменьшения выборки фрагментов ДНК и наработки матрицы ДНК для последующего анализа. Проводилась в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 2,5 мкл Taq буфера с хлоридом аммония, 2,5 мкл хлорида магния (2,5 ммоль/л), 1,5 мкл раствора четырех дезоксирибонуклеозидтрифосфатов (каждый 10 ммоль/л), по 1,5 мкл растворов преселективных праймеров (10 пмоль/мкл), 0,05 мкл Taq полимеразы (5 ед./мкл) и 5 мкл разбавленной лигазной смеси. Реакция проводилась в автоматическом термоблоке Eppendorf Mastercycler Pro S (Германия) в следующем режиме: 94°C — 10 мин; 12 циклов: 94°C — 30 с, $60-50^{\circ}\text{C}$ (снижение на $0,7^{\circ}\text{C}$ каждый цикл) — 30 с, 72°C — 1 мин; 30 циклов: 94°C — 30 с, 50°C — 30 с, 72°C — 1 мин; 72°C — 15 мин. После завершения 5 мкл отбиралось для проверки электрофорезом на 1% агарозном геле.

Селективная реакция использует более длинные и специфичные праймеры для получения ограниченного набора фрагментов, доступных для анализа. Реакция проводилась в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 2 мкл Taq буфера с хлоридом аммония, 2 мкл хлорида магния (2,5 ммоль/л), 1,2 мкл раствора четырех дезоксирибонуклеозидтрифосфатов (каждый 10 ммоль/л), по 1,2 мкл растворов преселективных праймеров (10 пмоль/мкл), 0,04 мкл Taq полимеразы (5 ед./мкл) и 5 мкл разбавленных в 10 раз продуктов преселективной реакции. Режим реакции: 94°C — 10 мин; 12 циклов: 94°C — 30 с, $65-55^{\circ}\text{C}$ (снижение на $0,7^{\circ}\text{C}$ каждый цикл) — 30 с, 72°C — 1 мин; 30 циклов: 94°C — 30 с, 55°C — 30

с, 72°C — 1 мин; 72°C — 15 мин. По завершении весь объем использовался для электрофореза в 2% агарозном геле в полукратном трис-боратном буфере при напряжении 8В на сантиметр геля в течение 3 ч. Далее гель окрашивался бромистым этидием и фотографировался в проходящем ультрафиолете.

Для интерпретации результатов вводились обозначения: 1 для наличия фрагментов, 0 для отсутствия. Полученная бинарная таблица вводилась для анализа в программное обеспечение. Байесовский алгоритм, реализованный в программе STRUCTURE 2.3.4, использовался для прогнозирования разделения выборки на разное число групп [17]. Анализ проводился в 10 повторах при следующих настройках: 50000 циклов burn-in, 100000 циклов анализа, модель со смешением аллелей, независимыми частотами аллелей и учетом предварительной популяционной информации. Результаты обобщены и визуализированы программами CLUMPP [18] и DISTRUCT [19].

ГЛАВА 2.

ТРАДИЦИОННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ТАКСОНОМИИ БАРБАРИСОВ И ИХ РАССЕЛЕНИЮ В КАЗАХСТАНЕ

Род *Berberis* впервые описан К. Линнеем в 1763 году. В настоящее время к этому роду относят 497 видов, естественно произрастающих в Азии, Европе, Северной Африке, в Северной и Южной Америке [20]. Барбарисы издавна культивируются как плодовые, декоративные и лекарственные растения. Выведены сорта [21]. Барбарис культивируется фермерскими хозяйствами Центральной Азии [22], что определяет правомерность отнесения всех видов этого рода к диким сородичам культивируемых растений. Плоды дикого барбариса используются местным населением чаще всего в высушенном виде для кондитерских и кулинарных целей. Кроме того, плоды барбариса традиционно используются пищевой промышленностью для получения кулинарных красителей и подкислителей [23].

Таксономические представления о барбарисах юга и юго-востока Казахстана не однозначны. В начале 60-х годов XX века предполагалось, что на анализируемой территории произрастает 8 видов барбарисов [24]. Уже к концу 60-х годов число таких видов было сокращено до 6 [25]. Такое понимание видового состава барбарисов юга и юго-востока Казахстана в общих чертах сохранилось до наших дней. Однако в различных таксономических сводках виды толкуются не однозначно. Единственным видом однозначно трактуемым всеми систематиками является *Berberis sibirica* Pall.. *Berberis heteropoda* Schrenk продолжает рассматриваться как таковой представителями Узбекистанской школы [26, 27], а другими систематиками [28-30] рассматривается как *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir.. *Berberis oblonga* (Regel.) C. K. Schneid рассматривается и как самостоятельный вид [26, 27, 30], и как форма *Berberis integerrima* Bunge [28, 29]. Соответственно меняется и понимание видовой специфики *Berberis integerrima* Bunge. *Berberis iliensis* M. Pop. рассматривается и как самостоятельный вид [28-30], и как форма *B. nummularia* Bunge [26], и как гибрид без видовой самостоятельности [27]. Видовая определенность объектов исследований лежит в основе всех ботанических и экологических исследований, а также природоохранных и природопользовательских мероприятий. Поэтому уточнение видовой специфичности барбарисов является обязательным и неременным условием как дальнейшего развития исследований растений этого рода на юге и юго-востоке Казахстана, так и разработки по ним эффективных природоохранных и природопользовательских мероприятий.

Сложность таксономической классификации барбарисов юга и юго-востока Казахстана в значительной мере обусловлена широко проявляющейся естественной межвидовой гибридизацией. При совместном естественном произрастании в природных популяциях обнаружена гибридизация всех выше указанных видов, кроме *Berberis sibirica* Pall. Такая гибридизация отмечена между *B. nummularia* Bunge и *B. integerrima* Bunge [31, 32], между *B. oblonga* (Regel.) C. K. Schneid и *B. nummularia* Bunge, *B. integerrima* Bunge [26, 31], между

B. sphaerocarpa Kar. et Kir. и *B. iliensis* M. Pop. [33]. Естественная гибридизация широко распространена среди видов и голосеменных, и покрытосеменных растений, в частности древесных [34]. В 20 % семейств арборифлоры бывшего СССР отмечены или предполагаются межвидовые гибриды. В некоторых географических районах (например, в Алтайско-Саянской горной области) более 30 % семейств арборифлоры характеризуются межвидовой гибридизацией [35]. Межвидовая гибридизация широко реализована в роде *Berberis* L. Еще А. Редером [36] в роде отмечалось 25 межвидовых гибридов, каждый из которых рассматривался как самостоятельный вид. Одной из предпосылок межвидовой гибридизации барбарисов является кариотипическая совместимость ($2n = 28$) [37]. Отмеченные сложности таксономии барбарисов послужили основанием для развертывания исследований по молекулярно-генетической систематике рода [38, 39]. С 2011 года ведутся такие же и иные исследования и по барбарисам Казахстана [33, 40-51]. Ими охвачены виды *Berberis* L. юго-востока Казахстана - *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir. и *B. iliensis* M. Pop.

Полные описания видов барбариса юго-востока и юга Казахстана, отношение к реальности этих видов различных систематиков показаны в таблице 3.

Особое значение для таксономистов имеют «индикативные» признаки, по которым формируются «ключи» к определению вида. Используемые в этих целях признаки барбарисов не одинаковы в различных определителях.

«Ключ» для определения видов рода *Berberis* L. «Определителя растений Средней Азии» следующий [26, стр. 233-234]:

«1. Цветы расположены в пазухах листьев по одному или по 4-8 в очень коротких (1-1,5 см) кистях. Листья 1,5-2 см дл. Кустарники до 1 м выс. — 2

+ Цветы в более длинных 2,5-8 (10) см дл. кистях или метельчатых соцветиях. Листья более крупные, 3-8 (10) см дл. Кустарники 2-3 м выс. — 3

2. Ягоды красные или оранжевые, 7-9 мм дл., обычно одиночные, изредка по 2. Листья продолговато-яйцевидные, продолговатые, колюче-зубчатые, длиннее многораздельных, довольно тонких колючек.

1. *Berberis sibirica* Pall.

+ Ягоды темно-синие, черно-сизые, около 5 мм дл., ланцетные, продолговато-ланцетные, удлинненно-лопатчатые с резкими колючими шипиками, короче крупных трехраздельных колючек.

2. *B. kaschgarica* Rupr.

3. Соцветие из 3-8 (14) цветов. Плоды синие, крупные, до 14 мм дл., яйцевидные, шаровидно-овальные, иногда шаровидные или приплюснутые сверху.

3. *B. heteropoda* Schrenk

[по традиционным сегодня представлениям *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir.]

+ Плоды продолговатые, эллиптические или яйцевидные, красные, темно-красные, черно-красные или фиолетово-темно-синие с налетом — 5

5. Соцветие — разветвленная рыхлая кистовидная метелка от 5 до 10 см дл., с длинными цветоножками до 13-14 мм; у основания кисти цветы одиночные или в пучках по 2-3. Плоды фиолетово-темно-синие, удлинненно-овальные, продолговатые, каплевидной формы. Семян обычно 1-3, морщинистых, редко 4 (5)

4. *B. oblonga* (Regel.) Schneid

Таблица 3 — Таксономия и диагностические признаки барбарисов юго-востока и юга Казахстана по различным литературным источникам

Источники		Флора Казахстана [24]	Определитель растений Средней Азии [26]	Черепанов [28, 29]	Абдуллина [30]
Флора СССР [52]	Флора Казахстана [24]	Определитель растений Средней Азии [26]	Черепанов [28, 29]	Абдуллина [30]	
1	2	3	4	5	
<p><i>B. sibirica</i> Pall. — Б. сибирский</p> <p>Выс. до 1 м, редко выше, сильно ветвистый, колочий кустарник, с длинными 3-5-7 раздельными шипами; л. мелкие, обыкновенно не длиннее 20 мм и не шире 8 мм, взрослые — кожистые, продолговато-яйцевидные, по краю шилозаостренные, зубчатые, суженные в короткой черешок; на верхней пластинке есть устьица. Цв. сидят одиночно на цветоносах, которые короче л. и равны по длине самому цветку; чшл. яйцевидные, тупые, лп. равны им, такой же формы, но на верхушке надрезанно-выемчатые; тыч. короче лп., ягода красная, широко-овальная до 9 мм дл.</p>	<p><i>B. sibirica</i> Pall. — Б. сибирский</p> <p>Сильно ветвистый колочий кустарник до 1 м выс.:... листья расположены пучками на укороченных побегах, мелкие 2-4 см дл., до 8 мм шир., продолговато-яйцевидные, суженные в короткой черешок, 1-5 мм дл., по краям шиловидно-зубчатые, при основании листьев сидят 3-5-7-раздельные звездообразные шипы; цветки желтые, одиночные, на цветоножках, равных листьям или короче их; чашелистики яйцевидные, тупые; лепестки — нектарники равны чашелистикам, такой же формы, но на верхушке надрезанно-выемчатые; ягода красная, широко-овальная, до 9 мм дл. и 7 мм шир.</p>	<p><i>B. sibirica</i> Pall.</p> <p>Ягоды красные или оранжевые, 7-9 мм дл., обычно одиночные, изредка по 2. Листья продолговато-яйцевидные, продолговатые, колочие-зубчатые, длинные, много раздельных, довольно тонких колочек.</p>	<p><i>B. sibirica</i> Pall.</p>	<p><i>B. sibirica</i> Pall.</p>	<p><i>B. sibirica</i> Pall.</p>
<p><i>B. heteropoda</i> Schrenk — Б. разноцветноножковый</p> <p>Выс. до 2 м ветви красноватые или буроватые, с шипами простыми или трехраздельными, дл. 1-3 см, сидящими на основании укороченных веточек, несущих пучки листьев; л. голые, гладкие, обратно-яйцевидные, мелко и неясно зубчатые или же цельнокрайние, дл. до 6 см, шир. до 3-4 см, тонко-кожистые или перепончатые, при основании суженные в короткой чрш.; счв. в виде кисти, не длинной (2-5 см дл.) и неправильно</p>	<p><i>B. heteropoda</i> Schrenk — Б. разноцветноножковый</p> <p>Кустарник до 2 м выс.: молодые ветки буровато-коричневато-красные, более старые серые, шипы простые и трехраздельные, до 1-3 см дл., листья серо-зеленые, или сизоватые, крупные, 7,5 см дл., 4 см шир., голые, обратно-яйцевидные, цельнокрайние или мелко и неясно зубчатопиловатые, нередко на верхушке с шипиком., суженные в черешок, до 3 см дл.; соцветие — рыхлая многоцветковая кисть, с 5-9 желтыми цветками, цвето</p>	<p><i>B. heteropoda</i> Schrenk</p>	<p><i>B. sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.</p>	<p><i>B. sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.</p>	<p><i>B. sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.</p>

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<p>разветвленной, почти метельчатой; цв. на цвн. дл. 6-12 мм, в числе 5-9 в каждой кисти, желтые; чшл. и лп. обратно-яйцевидные; тыч. вдвое короче лп. Ягоды почти шаровидные, до 12 мм в диаметре, синевато-пурпурно-черные</p>	<p>ножки 6-20 см дл., чашелистики обратно-яйцевидные, лепестки одинаковой с ними формы, нов 2 раза длиннее; ягода шаровидно-овальная, фиолетово-черная с сизым налетом, до 12 мм в диам.; семяна с морщинистой поверхностью</p>			
	<p><i>V. bukovianus</i> N. Pavl. — Б. Быковский Кустарник до 2 м выс.; ветви борозчатые или угловатые, с темно-бурой корой, шипы простые и 3-раздельные, 0,8-1,5 см дл.; листья кожистые, толые, округлые или почти округлые, цельнокрайные или с редкими, мелкими, хрящеватыми зубчиками, черешки 0,8-1,5 см длиной, пластинка листа 2,5-3,5 см дл. и 2-3,5 см шир.; соцветие — короткая малоцветковая пазушная кисть, 1-2,5 см дл.; прицветники линейно-шиловидные, постепенно заостренные, 4-5 мм дл., в 2-3 раза короче цветоножки; цветки желтые, в числе 2-7 в кисти; цветоножки 8-12 мм дл., чашелистики венчиковидные, одинаковой формы с лепестками; лепестки-нектарники 6 мм дл., 3,5 мм шир., тычинки в два раза короче лепестков; ягоды темно-синие, с сизым налетом, шарообразные, туповатые, пятиугольные, сильно, почти плоско сплюснутые сверху 12-15 мм в диаметре</p>			
<p><i>B. oblonga</i> (Regel) C. K. Schneid. — Б. продолговатый Выс. до 2,5 м; ветвистый кустарник, молодые веточки буроватые, более</p>	<p><i>B. oblonga</i> (Regel) C. K. Schneid. — Б. продолговатый Кустарник до 4 м выс. молодые побеги красно-бурые, более старые — серые,</p>	<p><i>B. oblonga</i> (Regel) C. K. Schneid.</p>	<p><i>B. oblonga</i> (Regel) C. K. Schneid.</p>	<p><i>B. oblonga</i> (Regel) C. K. Schneid.</p>

Глава 2. Традиционные представления о таксономии барбарисов
и их расселению в Казахстане

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<p>старые сереют; шипы простые или трехраздельные, до 15 мм дл.; л. обратно-яйцевидные, продолговатые, до 6 см дл., тупо суженные в чрш., цельнокрайние или немного зубчатые по краю, перепончатые, сверху серовато-зеленые, снизу несколько сизоватые; цв. до 1 см в поперечнике, в разветвленных мезотельчатых кистях, обыкновенно в числе 10-20, редко их больше; пчвн — длинный до 8 мм; ягоды черные с сизым налетом, продолговато-эллиптические, до 1 см дл., шириной не более 6 мм.</p>	<p>шипы простые и 3-раздельные, 6-35 мм дл.; листья крупные до 10 см дл., 4-5 см шир., кожистые, сверху серовато-зеленые, снизу сизоватые, эллиптические, продолговато-обратно-яйцевидные, цельнокрайние или зазубренные, часто с шипиком на верхушке, клиновидно суженные в черешок; соцветие — простая, разветвленная рыхлая кисть, до 15 см дл. с 10-25(50) цветками, цветоножки вверху соцветия 7-10 мм дл., нижние до 15 мм, при плодах поникающие; зрелые плоды фиолетово-черные, с сизым налетом, продолговато-эллиптические, до 10-15 мм дл. и 5-7 мм шир.</p>	<p><i>B. integerrima</i> Bunge</p>	<p><i>B. integerrima</i> Bunge</p>	<p><i>B. integerrima</i> Bunge</p>
<p><i>B. integerrima</i> Bunge — Б. цельнокрайний старник, ветви буроватые или пурпурные, угловатые; шипы на нижних бесплодных веточках трехраздельные или по крайней мере с одним боковым зубцом с каждой стороны; на остальных ветвях шипы простые, крепкие; л. кожистые, обратно-яйцевидные или продолговатые, не длинее 4-5 см, перед верхушкой до 13-18 мм шир. цельнокрайние или почти цельнокрайние; на молодых побегах нередко с крупными, острыми зубцами; к основанию пластинка листа клиновидно сужена в черешок; слв. пазушные, в виде кисти дл. до 5 см и более с 12-20 цв., ко времени созревания пл. обыкновенно повислые; рыльце цветка сравнительно крупное, сохраняющееся на плоде; ягоды обратно яйцевидные или яйцевидные или продолговатые, пурпурно-красные, с налетом, 7-8 мм дл.</p>	<p><i>B. integerrima</i> Bunge — Б. цельнокрайний Кустарник до 4 м..., на верхней стороне листа имеются устьица, на молодых и теневых побегах листья нередко с острыми зубцами по краю; соцветия — многоцветковая кисть, длинная, простая или сложная кисть с 12-25 цветками, кисти вдвое длиннее листьев, отстоящие, а при плодоношении поникающие; цветоножки длинные, до 8-10 мм; чашелистики и лепестки одинаковые, обратно-яйцевидные; ягоды продолговато-яйцевидные, пурпурно-темно-красные, с сизым налетом, до 7-8 мм в диам.</p>	<p><i>B. integerrima</i> Bunge</p>	<p><i>B. integerrima</i> M. Pop.</p>	<p><i>Berberis iliensis</i> M. Pop. — Б. илийский Кустарник 2-3- м выс. сильно ветвистый, колочный; старые ветви покрыты серой корой, голицные красновато-коричневой, шипы простые на плодущих побегах, 3-х раздельные на бесплодных, а годовые ветви покрыты много раздельными, чаще 5-6 раздельными шипами;</p>

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<p><i>V. nummularia</i> Bunge — Б. монетный Высотой до 4 м, сильно-ветвистый, колочий кустарник; веточки буроватые, иногда пурпурные, молодые сизоватые; шипы простые или тройственные; л. кожистые, округло-яйцевидные, дл. 3–4 см, шир. до 3 см, цельно-крайние, реже к верушке с немногими мелкими зубчиками, на верх. обыкновенно с шипиком, пластинка их к основанию клиновидно сужена; на верх. стороне пластинки устьиц нет; сев. пазушные, в виде кисти, дл. 6 см, повислые, с 20 и более цв., чшл. и лп. обратно-яйцевидные; ягоды яйцевидно-шаровидные, красные, 5–6 мм дл</p>	<p>листья кожистые, гладкие продолговато- или ланцетно-лапчатые, цельнокрайние на плодущих и шиловидно-зубчатые на бесплодных побегах; устьиц на верх. стороне листа нет, пластинки листьев 1,5–4,5 см дл., 0,6–2,2 см шир., черешок 4–13–20 мм дл., соцветие — пазушная многоцветковая кисть, 3–5 см дл., с 16–30 цветками, прицветники в числе двух, округло-яйцевидные, до 1 мм дл.; цветоножки в 4–6 раз превышают прицветники, у нижних цветков 4–7 (9) мм дл.; у верхних, в конце кисти, не превышают 3–5 мм; цветки 3–4(5) мм в диам.; чашелистики желтые, яйцевидные, в два раза короче лепестков; лепестки в числе 3, обратно-яйцевидные, округло-волнистые по верхнему краю, 4 мм дл., 3 мм шир., лепестки — нектарники одинаковой с лепестками формой, вдвое уже лепестков, 3–4 мм дл., 2 мм шир.; плоды бледно-красные, продолговато-яйцевидные, около 6–7 мм дл., 3–4 мм шир.</p>		<p><i>V. nummularia</i> Bunge</p>	<p><i>V. nummularia</i> Bunge</p>

+ Соцветие – кисть, обычно 4-5 см дл. Плоды красные или темно-красные. Семена гладкие или тонко морщинистые в количестве 1-3, реже 4-6.

6. Листья ланцетные, продолговато-эллиптические, обычно блестящие, заостренные на вершине, изредка тупые. Плодоножки 7-9 мм дл. Семена тонко морщинистые, темно-коричневые.

5. *B. crataegina* DC.

+ Листья яйцевидные, обратнойцевидные, эллиптические. Семена гладкие, коричневые – 7

7. Плодоножки 4-5 (6) мм дл. Кисти обычно короткие, плотные, 2,5-4 см дл.

8. *B. densiflora* Boiss et Buhse

+ Плодоножки 8-12 мм дл. Кисти более длинные и рыхлые, 3-9 см дл.

6. *B. integerrima* Bunge»

На наш взгляд, выше приведенный «ключ» не совсем удачен уже тем, что в нем большое внимание отводится длине плодовой кисти. Длина плодовой кисти определяется двумя факторами: числом развивающихся в ней метамеров и длиной таких метамеров. Последняя характеристика весьма зависима от экологических условий, включая погодные.

Более однозначным является характеристика плодовой кисти через количество развиваемых в ней цветков. Такой подход использован в «ключе» к барбарисам Иллюстрированного определителя растений Казахстана [25]:

«1. Цветки одиночные. Кустарник до 1 м...

1. Б. сибирский – *B. sibirica* Pall.

- Цветки в кистевидных соцветиях... – 2

2. Соцветия 5-9 цветковые... – 3

- Соцветия 10-30 цветковые... – 4

3. Листья по краю не колючие; плоды фиолетово-черные, с сизоватым налетом... Кустарник до 2 м выс... 2.Б: разноцветоножковый. 2. *B. heteropoda* Schrenk (*B. bykovianus* Pavl.) [по современным представлениям [47], название вида *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir.- Б. круглоплодный].

4. Плоды фиолетово-черные, продолговатые ...

Кустарник до 4 м выс... 4. Б. продолговатый – *B. oblonga* (Regel) C. K. Schneid.

- Плоды бледно-красные или пурпурно-темно-красные, округло- или продолговато-яйцевидные ... – 5

5. Плоды пурпурово-темно-красные, продолговато-яйцевидные, с сизым налетом, 7-9 мм дл.; цветоножки 8-10 мм дл., на верхней стороне листа имеются устьица. Кустарник до 4 м выс... 5. Б. цельнокрайний – *B. integerrima* Bunge.

- Плоды бледно-красные, без налета, 5-7 мм дл.; верхняя сторона листа без устьиц.

6. Плоды округло-яйцевидные; цветоножки короткие, 3-4(5) мм дл... Кустарник до 4 м выс... 6. Б. монетный – *B. nummularia* Bunge.

- Плоды продолговато-яйцевидные; плодоножки 5-7(9) мм дл... Кустарник до 2-3 м выс... 7. Б. илийский – *B. iliensis* M. Pop.»

Как следует из выше приведенного «ключа», для традиционной таксономии барбарисов принципиальное значение имеют характер органов плодоноше-

ния: единичность цветов или реализация соцветия, размеры соцветия; окраска и форма плодов.

Как отмечал В.Л. Комаров, «линнеевский вид есть морфологическая система, помноженная на географическую определенность» [53, стр. 29]. Ареалогические характеристики видов барбариса, естественно произрастающие на юго-востоке и юге Казахстана показаны в таблице 4.

Для оценки фактологической обоснованности данных таблицы 4 и установления времени «находок» барбарисов на территориях Казахстана нами проведен анализ электронной базы данных гербария РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, разработанной М.П. Даниловым (Таблица 5). В эту таблицу включены и «находки» нашей лаборатории за 2013-2016 года.

Обобщения данных таблиц 4 и 5 следующие.

Berberis sibirica Pall. Произрастание вида в Казахстане подтверждается данными с 1841 (А.И.Шренк) по настоящее время. В соответствии с С.Я. Соколовым, О.А. Связовой и В.А. Кубли природный ареал вида охватывает Алтай, Восточный Казахский мелкосопочник, Зайсанскую котловину, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Монголию [54]. Материалы электронной базы данных гербария РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» подтверждают наличие вида в Казахском Алтае в Казахском мелкосопочнике на хребтах Монрак, Саур и Тарбагатай. В данных отсутствуют материалы по Зайсанской котловине. Есть предположение о наличии таких сведений в гербарии РГП «Алтайский ботанический сад» КН МОН РК. Проблемным вопросом является охват природным ареалом вида Джунгарского Алатау. В 1937 году отмечалось, что по Джунгарскому Алатау имеется только одно место нахождения вида [54]. По материалам электронной базы данных гербария это сборы С.Ю. Липшиц 1928 года на горе Урта-Тау на северной оконечности Джунгарского Алатау. Позднее вид в Джунгарском Алатау не обнаружен. Возможно, что в связи с глобальным потеплением самая южная точка произрастания барбариса сибирского сместилась с Джунгарского Алатау на Тарбагатай.

Berberis shaerocarpa Kar.et Kir. Произрастание вида в Казахстане подтверждается данными с 1841 (А.И.Шренк) по 2016 год. С.Я.Соколов, О.А. Связова и В.А. Кубли дают следующие описание природного ареала вида в Казахстане: Юго-Западный Алтай (Нарынский хребет – единичные местонахождения), Зайсанская котловина, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау [54]. В средней Азии: Тянь-Шань, Западный Китай. Гербарием Института ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК подтверждается наличие вида на хребтах Саур, Тарбагатай, Джунгарском Алатау. Кроме того, по этим материалам вид расселен на хребтах Монрак, Кетмень, в Терской, Кунгей, Заилийском и Киргизском Алатау, в Чу-Илийских горах и в горах Каржантау Западного Тянь-Шаня.

Таблица 4 – Виды барбариса юго-востока и юга Казахстана и их природные ареалы по различным литературным источникам.

Литературные источники	
Виды (Черепанов С.К. 1981, 1995 [28, 29])	Ареалы деревьев и кустарников СССР, Т.2 1980 [54]
1	5
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Западная Сибирь-Алтай, юг Восточной Сибири, Казахский мелкосопочник (Восточный), Зайсанская котловина, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Монголия.
<i>Berberis shaerocarpa</i> Kar.et Kir.	В Казахстане: Юго-Западный Алтай (Нарынский хребет единичные местонахождения), Зайсанская котловина, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау; В Средней Азии: Тянь-Шань; Западный Китай.
Флора СССР, Т.7 1937 [52]	Определитель растений средней Азии, Т.3 1972 [25]
2	4
Флора Казахстана, Т.4, 1961 [24]	Зайсанская котловина, Восточный Казахский мелкосопочник, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау.
<i>Berberis oblonga</i> (Regel) С.К. Schneid.	Средняя Азия: Западный Тянь-Шань.
Флора СССР, Т.4, 1961 [24]	Флора Казахстана, Т.4, 1961 [24]
3	3
Алтай, Восточный Казахстанский мелкосопочник, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау Каралинск.	Алтай, Восточный Казахстанский мелкосопочник, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау.
<i>Berberis heteropoda</i> Schrenk) <i>B. bukovianus</i> N. Pavl.) Алтай, Зайсанская котловина, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Зайлиский и Кунгей Алатау, Кетмень и Терской Алатау, Чу-Или, Киргизский Алатау, Фергана, Алай, Монгольский Алтай, Западный Китай.	(<i>B. heteropoda</i> Schrenk) Зайсанская котловина, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань.
<i>Berberis heteropoda</i> Schrenk) Тарбагатай, Тянь-Шань, Монголия (южный Алтай), Западный Китай. описан из гор Джунгарского Алатау.	(<i>B. heteropoda</i> Schrenk) Зайсанская котловина, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань.
Тянь-Шань, Памиро-Алай, Иран, Кашгария. Описан с Чаткала	Тянь-Шань (исключая Зайлиский Алатау и Чу-Илийские горы), Памиро-Алай.

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5
<i>Berberis integerrima</i> Bunge	ДжунгарскийАлатау [?], Тянь-Шань, Па- миро-Алай. Описан с Зеравшана.	Западный Тянь-Шань, Пами- ро-Алай, Иран, Афганистан, Западный Китай.	Тянь-Шань (искло- чая Заилийский Ала- тау и Чу-Илийские горы), Памиро-Алай.	Средняя Азия: за- падный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Копет- даг, Балханы, Бадхыз. Иран, Афганистан, Пакистан, Индия, (Кашмир), Западный Китай.
<i>Berberis pumularia</i> Bunge	Тянь-Шань, Пами- ро-Алай, Иран. Опи- сан с реки Ягноба	Западный Тянь-Шань, Па- миро-Алай, Иран	Тянь-Шань, Пами- ро-Алай (исключая Восточный Памир), Прибалхашские пу- стыни (долины реки Или), Джунгарский Алатау [?]	Западный Тянь-Шань Памиро-Алай, Афга- нистан.
<i>Berberis iliensis</i> M. Pop.		<i>Berberis iliensis</i> M. Pop. Ind. Sem. Hort. Bot. Almatensis Acad. Sa. № 3 (1936) = <i>B. pumularia</i> var <i>Schrenkiana</i> С. К. Schn. (1905) Вид близ- кий к <i>pumularia</i> , отличаю- щийся более узкими листь- ями, широкими соцветиями, длинными цветоножками, короткими прицветниками и формой ягод). Бассейн реки Или, Джунгар- ский Алатау, Кетмень-Гер- ской Алатау. Описан с реки Или.		Долины рек Или, Чу, Хоргос, Усек, Боро- худзир, Заилийский Алатау, Кетмень, Западный Китай.

Таблица 5 – Материалы электронной базы данных гербария РГП «Институт ботаники и фиитоинтродукции» КН МОН РК по роду *Berberis* L., дополненные сборами 2013-2016 годов лабораторией дендрологии Института

Виды	Горные системы и (или) флористические районы	Горные хребты или ма-кропривязки сборов	Места сборов	Годы осуществ-ления сборов
1	2	3	4	5
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Казахстанский Алтай	Ивановский хр.	Окрестности Ридера	1950
			Г. Три брата	1937
			Г. Толуха	1947
			Ущ. Сакмариха	1947
			Шибандыколь	1956
			Перевал Барлыбай	1986
			Аргаты-Урылы	1968
			Маркаколь	1968
			Ущ. Ак-Чоки	1948
			Азутау	1980
С. Сервенюк	1987			
Сайрымсақты	1988			
Казахский мелкосопоч-ник	Восточная часть		Чингиз-Тау	1950
			Улькен-Карасук	1958
			Горы Кули	1984
			Северное Прибалхашье, Кзыл-Рай	1934
Каркаралы	Западная часть		Сандуктае	1841 (Schrenk)
			Бахты	1843 (Schrenk)
Саур-Тарбагагай	Монрак		Южнее поселка Жанааул	1954
			Талдинский р-он, Ур. Сармекты	193
			Чорбак	1966
			Чилисты	1972
			Саганды-Булак	1972
			Кагон-Чилик	1981
			Ур. Кусты	1984

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Саур-Тарбагатай	Саур Тарбагатай	Южнее перевала «Алтай» Ущ. Обалы Северный макросклон, Кызыл-Тас Северный макросклон, ущ. Читасты Северный макросклон ущ. Акжал	1948, 1967 1956, 1972 1950 1955 2015
<i>Berberis shaeerocarpa</i> Kar. et Kir.	Джунгарский Алатау Саур-Тарбагатай	Северная оконечность Монрак Саур Тарбагатай	Урочище, на подъеме горы Урта-Тау Западная оконечность Сарыбулак Майгап Акбулак Теректы Кандырык - Южный макросклон, с. Подгорное Кусак Читпасты Бижэ	1928 1966 1950 1967 1969 1969 1972 1841 (A.J. Schrenk) 1953 1955 1955 1840 (A.J. Schrenk)
	Джунгарский Алатау	Северная часть	Р. Токты Малая Теректы Лепсинск, Бельгерек Между Саркандом и Лепсинском Бельгаин Р. Теректы	1928 1928 1928 1934 1954 1960

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5
<p><i>Berberis shaerosagრა</i> Kar. et Kir.</p>	<p>Джунгарский Алатау</p>	<p>Центральная часть Южная часть</p>	<p>Р. Коксу Кола-Узек Баскан Карайгайлы Кендырсахан Перевал Алтын-Емель Кутурхан Горы Улкентау: Тулкили Талсай Коянды Сред. течение реки Усек</p>	<p>1948, 1960 1930 1959 1960 1960 1967, 2014 1969 1971, 2014 2014 2014 2014</p>
	<p>Хребет Келмень</p>	<p>Северный макросклон</p>	<p>Карасас Кумирчи Пиясдык Темирлик Большой Киргизсай Кзылбулак Кулуктау Большой Мураб Кольжат</p>	<p>1902 1953 1957 1958, 2014 1963, 1968, 2014 1963 1963 1964 1989</p>
	<p>Центральный Тянь-Шань</p>	<p>Терской Алатау</p>	<p>Баянкол Нарынкол Карасай</p>	<p>1962 1969 1982</p>
	<p>Северный Тянь-Шань</p>	<p>Кунгей Алатау</p>	<p>Карабула Кайнды Карабулак Тау-Чилик Курмекты</p>	<p>1937, 1952, 1955 1953 1955, 1964 1967 1964</p>

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5
<p><i>Berberis shaerocarpa</i> Kar. et Kir.</p>	<p>Северный Тянь-Шань</p>	<p>Заилыйский Алатау</p>	<p>Малое Алматинское ущелье Большое Алматинское ущелье Турайгыр Ремизовка Тургенское ущелье Сасусак Кастек Чип-Тургень Боган Сюгаты Талгар Котур-Булак</p>	<p>1934, 1936, 1937, 1945 1935 1966 1957 1986, 1987, 2013 1968 1936 1966 1937 1953 1976, 1984, 2013 1982, 2013</p>
<p><i>Berberis iliensis</i> М. Pop</p>	<p>Западный Тянь-Шань Балхаш-Алакульский флористический район</p>	<p>Чу-Илийские горы Киргизский Алатау Киргизский Алатау</p>	<p>Чокпар Мерке Карабалта Каракыстак Чегенды Мулалы Чепсу Джарлы-Каинды Каратал Каскасу</p>	<p>1948 1964, 1983 1974 1983, 2016 1984 1986, 1990 1983 1986 2016 1964</p>
		<p>Каржантау</p>	<p>Каскасу</p>	
		<p>Нижнее течение реки Или</p>	<p>Пески Сары-Ишик Атрау Карой Дельта Или Пос. Барыбаев (Акжар) Пос. Акдала Пос. Баканас</p>	<p>1843 (A.J. Schrenk) 1931 1930 2013 2013 1949, 2013</p>

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5
<i>Berberis iliensis</i> М. Поп.	Балхаш-Алакульский флористический район	Среднее течение реки Или	Урочище Капчагай Станция Или 20 км выше (по течению р.И- ли) поселка Илийски	1946, 1956, 1962 1930, 1935 1955
	Джунгарский Алатау	Алтын-Эмель	Арал-Тобе Между Большим и Малым Калканами Аяк-Калкан Минбулак Кол-Бастау Нурум-Даникер Даникер Кок-Тума Капсалан Шыган Басши	1956 1971 1971 1977 2014 2014 2014 2014 2014 2014 2014
<i>Berberis iliensis</i> М. Поп.	Джунгарский Алатау	Южные склоны Джунгарского Алатау	Долан-Тау, Кзыл-Жар Долан-Тау, правобережье р. Барахулзар Р. Усек Дарбазакум	1956 1956 1930, 2014, 2014
	Кетмень	Северный макросклон	Темирлик	1937, 2014
	Северный Тянь-Шань	Заилийский Алатау	Пойма реки Чарын Р. Чарын Р. Чарын Актогай Горы Сюгаты Горы Турайтыр Р. Чилик урощ. Бартогай Р. Чилик, пос. Гайрак Р. Чилик, пос. Чилик Р. Чилик, Кызыл-Жар	1948, 1970 1948, 1958 1948, 1982 1953 1966 1956 2014 2014 2014

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5
<i>Berberis oblonga</i> (Rege) С.К. Schneid.	Северный Тянь-Шань	Киргизский Алатау	Чапсу Каинды Согагы	1961 1961, 1963 1963
	Западный Тянь-Шань	Таласский Алатау	Машаг-Даубаба Аксу-Джабагалы Киши-Коянды Талдыбулак	1933, 1934 1934 1948
		Каратау	Боралдай	1970, 1980
<i>Berberis integerrima</i> Bunge		Каржантау	Северный склон Побережье реки Огам	1973, 2000 1983
		Хр. Огам	Сайрамсу Сарыайгыр	2016 2016
	Северный Тянь-Шань	Киргизский Алатау	Мерке Каралексай Долинар. Нельды Аспара Согагы	1969, 1981 1984 1984 1981, 1984, 1985 1984
	Западный Тянь-Шань	Таласский Алатау	Аксу-Джабагалы	1964
		Каржантау	Ущ. Чургун Р. Каскасу	1981 1992
		Хр. Огам	Река Сайрамсу в 7 км выше по течению реки Каскасу Сайрамсу Сарыайгыр	1964 2016 2016
<i>Berberis nummularia</i> Bunge	Западный Тянь-Шань	Таласский Алатау	Аксу-Джабагалы, р. Коксу	1968
		Хр. Огам	Нижнее течение р. Сайрамсу	1963

Berberis oblonga (Regel) C.K. Schneid. Наличие вида на территории Казахстана подтверждается материалами с 1933 по 2016 год. Если зарубежный природный ареал вида изначально трактовался широко (Западный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Центральная Азия), то по более поздним представлениям он ограничивается лишь Западным Тянь-Шанем [24, 54]. В Казахстане вид локализован как в Западном Тянь-Шане (Таласский Алатау, Каратау, Каржантау, хребет Огам), так и в Северном Тянь-Шане (Киргизский Алатау). Все гербарные сборы по Киргизскому Алатау относятся к 60-м годам прошлого столетия. Такая временная однозначность материалов может определяться спецификой таксономических взглядов, согласно которой барбарис круглоплодный определялся как барбарис продолговатый. Ботаники Узбекистана согласны с наличием барбариса продолговатого в Киргизском Алатау [26].

Berberis integerrima Bunge С.Я. Соколов, О.А. Связаева и В.А. Кубли описывают природный ареал этого вида следующим образом: Средняя Азия-Западный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Копетдаг, Балханы, Бадхыз, Иран, Афганистан, Пакистан, Индия (Кашмир), Западный Китай [54]. Из этого перечня территорий к Казахстану относится лишь Западный Тянь-Шань. Наличие вида в Казахстанском Западном Тянь-Шане подтверждается гербарными материалами нашего Института. Вместе с тем согласно этим материалам 1969-1981 годов барбарис цельнокрайний произрастает и в Северном Тянь-Шане (Киргизское Алатау). Дают ли эти материалы повод для расширения природного ареала вида или являются специфической таксономической интерпретацией должны показать специальные исследования. Узбекские ботаники согласны с наличием барбариса цельнокрайнего в Киргизском Алатау [26].

Berberis nummularia Bunge. Природный ареал вида включает следующие территории: Западный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Афганистан [54]. В Казахстане произрастает только в Западном Тянь-Шане (Таласский Алатау, хребет Огам). Обращает на себя внимание как малочисленность (всего два сбора), так и датировка сборов только 60-ми годами XX века. Распространение вида в Казахстане требует более детального исследования.

Berberis iliensis M. Pop. Вид описан М.Г. Поповым в 1936 году по гербарному материалу Дингильштата 1935 года у станции Или Турсибской железной дороги. Этот гербарный сбор был далеко не первым для этого вида. В 1843 году в песках Сары-Ишик-Атрау А.Г. Шренком был собран гербарный образец, который теперь относится к барбарису илийскому. Первоначально этот образец был отнесен к *Berberis nummularia* var. *Schrenkiana* C.K. Schneid (1905), позже к *Berberis integerrima* Bunge [52]. В.С. Корнилова рассматривала *Berberis nummularia* Bunge как наиболее близкий к *Berberis iliensis* M. Pop. вид [24]. Узбекская школа ботаников до настоящего времени рассматривает барбарис илийский как барбарис монетный [21, 26]. Барбарис илийский включён в оба издания Красной книги Казахстана как вид с сокращающимся ареалом [55, 56]. *Berberis iliensis* M. Pop. является самым исследуемым видом рода в Казахстане в начале XXI века [40-51]. Показано, что резкое сокращение природного ареала барбариса илийского к началу 80-х годов XX века было вызвано строительством водохранилищ на реках Или, Чилик, Чу [45]. Эти водохранилища затопили значительное

число природных популяций вида, обусловил тем самым их гибель. И сегодня крайне высока угроза дальнейшего сокращения природного ареала барбариса илийского. Резкое увеличение забора воды из реки Или в Китае уже привело к значительному понижению уровня воды в реке Или и в Капчагайском водохранилище. В этой ситуации самыми уязвимыми являются популяции в нижнем течении реки Или, водоснабжение которых осуществляется только за счет этой реки. Акжарская, Акдалинская, и Баканасская популяции барбариса илийского находятся под острой угрозой исчезновения. В более благоприятных условиях оказались популяции вида, расположенные в верхнем течении реки Или, водообеспечение которых осуществляется притоками реки Или (Чарын, Усек, Темирлик). Также не вызывает серьезных опасений состояние популяций барбариса илийского, расположенных в ГНПП «Алтын-Емель» и на примыкающих к нему территориях (Дарбазакумская). Здесь водообеспечение популяций определяется стоком грунтовых вод с прилегающих нагорий.

Заключая обобщение природных ареалов видов рода *Berberis* L. в Казахстане необходимо отметить, что в Республике барбарисы характеризуются только горными местами обитания. Природный ареал рода можно рассматривать как последовательность горных систем, выстроившихся с северо-востока (Алтай) на юго-запад (Западный Тянь-Шань). Проведенный анализ распространения видов рода позволяет подразделить ареал *Berberis* L. в Казахстане на три составляющие: северо-восточную, юго-восточную и южную.

Северо-восточная часть ареала рода включает Казахстанский Алтай, Казахский мелкосопочник, Зайсанскую котловину, хребты Монрак, Саур и Тарбагатай. Это место «уверенного расселения» барбариса сибирского и отчасти — барбариса круглоплодного.

Юго-восточная часть ареала рода включает Джунгарский Алатау и примыкающие к нему с северо-запада плоскогорья, хребет Кетмень, Терской, Кунгей и Зайсанский Алатау, а также Чу-Илийские горы, здесь расселились барбарис круглоплодный и барбарис илийский.

Южная часть ареала рода в Казахстане включает Киргизский Алатау, Казахстанские территории Западного Тянь-Шаня. На этих территориях расселились барбарис продолговатый, барбарис цельнокрайний и барбарис монетный.

ГЛАВА 3.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ УТОЧНЕНИЕ ТАКСОНОМИИ БАРБАРИСОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО И ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

В настоящее время общепризнано, что филогенетика организмов, в частности растений, неразрывно связана с молекулярной эволюцией генетического аппарата [57]. Геном организма несет в себе «отпечаток» пройденного его предками эволюционного процесса. Такие «отпечатки» на уровне митохондриальных РНК послужили для формирования общей картины эволюции организмов [58]. Для выполнения более локальных систематических задач используются праймерные методы [59-61]. С успехом проведены маркерные молекулярно-генетические исследования и в систематике барбарисов [62, 63].

Молекулярные или ДНК-маркеры — это участки генома, которые могут быть выявлены и идентифицированы как генетические маркеры [9]. Под генетическими маркерами обычно понимают участки ДНК, по которым можно отследить определенный участок генома [64]. Для них характерно определенные ассоциации фрагментов ДНК с выявляемыми признаками. Традиционными генетическими маркерами являются фенотипические и биохимические маркеры (аллельные варианты белков, различающиеся электрофоретической подвижностью) [65, 66]. Молекулярные маркеры могут определяться по прямым (последовательность ДНК или тип нуклеотида в определенном локусе) или косвенным признакам (длина фрагмента ДНК, оцениваемая при помощи электрофореза). В зависимости от того, возможно ли разделить гомо- и гетерозиготные состояния локуса, молекулярные маркеры делятся на доминантные и кодоминантные — по аналогии с фенотипическим полным доминированием и кодоминированием.

Для тестирования методов выделения ДНК нами было использовано по 5 образцов барбариса илийского и барбариса круглоплодного. Протоколом 1 получено малое количество умеренно деградированной ДНК (8,5-143,2 нг/мкл), отношение A260/A280 варьировало от 1,27 до 2,14. Протоколом 2 получено большое количество ДНК (330-1356 нг/мкл), деградация умеренная, отношение A260/A280 от 1,76 до 1,84. Протоколом 3 получено умеренное количество ДНК с высокой степенью деградации (128,3-595,2 нг/мкл), сильно загрязненной полисахаридами и фенолами (вязкий осадок бурого цвета), отношение A260/A280 от 1,08 до 1,79. Протоколом 4 получено умеренное количество ДНК с высокой степенью деградации (171,5-779,1 нг/мкл), отношение A260/A280 от 1,75 до 1,83. Протоколом 5 получено малое количество незначительно деградированной ДНК (43,1-273,7 нг/мкл) с большим количеством «мусорных» соединений (отношение A260/A280 от 1,43 до 1,66). По соотношению количества и качества выделенной ДНК протокол 2 (Dellaportael.) был признан оптимальным и использовался для дальнейшей работы с небольшими изменениями: содержание 2-меркаптоэтанола увеличено до 10 мкл/мл, ПВП — до 40 мг/мл, добавлено 0,2% аскорбиновой кислоты. По результатам выделения было отобрано 65 образцов с наилучшим качеством ДНК для дальнейшего анализа: по 10 образцов из популяций Темирлика и правобережья р. Большой Усек, по 5 образцов из остальных популяций.

В результате анализа получен 101 локус, из них 99 полиморфных (99,9%); в среднем на праймер 20-4-19-8 полиморфных. Пропущенные данные составили 16,36% по всем праймерам и образцам. По данным электрофореза составлена бинарная матрица, содержащая в общем 6565 элементов.

UPGMA дендрограмма по коэффициенту Жаккара показывает структуру из трех кластеров (Рисунок 1). Первый кластер соответствует популяциям барбариса илийского из долины реки Или. Он состоит из двух подкластеров, один из которых соответствует популяции Дарбазакум, а второй смешан из популяций дельты реки Или (Акжар, Баканас). Второй кластер включает популяции барбариса круглоплодного: Алтын-Емель, Большой Киргизсай, Тургень, Правый Талгар, а также популяцию барбариса продолговатого из Аксу-Джабаглинского заповедника. Третий кластер соответствует трем предположительно гибридным популяциям барбариса илийского и круглоплодного: правобережья рек Усек и Большой Усек, ущелье Темирлик.

UPGMA-дендрограмма, построенная по коэффициентам Дайса, имеет аналогичную конфигурацию, в то время как NJ имеет различия: образуется вложенная структура, в которой популяции барбариса илийского связаны через гибридные популяции с популяциями барбариса круглоплодного (Рисунок 2). Популяция из Большого Усека имеет большую близость к популяции из Алтын-Емеля и другим популяций *B. sphaerocarpa*. Популяция *B. oblonga* из Аксу-Джабаглы занимает положение, схожее с положением гибридных популяций. Аналогичная картина получена при использовании коэффициента простого совпадения. Евклидов коэффициент показывает промежуточное положение гибридных популяций в NJ-дендрограмме и их близость к барбарису круглоплодному в UPGMA-дендрограмме (Рисунок 3). При использовании квадратного евклидова коэффициента NJ-дендрограмма показывает выраженное промежуточное положение гибридных популяций между кластерами барбариса илийского и круглоплодного; популяция *B. oblonga* близка к популяциям *B. sphaerocarpa*. В UPGMA-дендрограмме гибридные популяции кластеризуются вместе с барбарисом круглоплодным, в разделение с кластерами барбариса илийского и популяцией барбариса продолговатого. Для всех полученных дендрограмм характерно четкое разграничение отдельных популяций, за исключением близких популяций из дельты реки Или (Акжар, Баканас). Характерно ярко выраженное различие между близкими популяциями с правобережий рек Усек и Большой Усек, несмотря на очень тесное географическое соседство. Популяция барбариса продолговатого из Аксу-Джабаглинского заповедника занимает на дендрограмме положение, близкое к барбарису круглоплодному; часто выделяется в подкластер, схожий по характеру с подкластерами гибридных популяций, а то в самостоятельный «видовой» кластер (Рисунок 3).

Неоднозначность характеристик «родственных связей» барбариса продолговатого при использовании ISSR праймеров определила проведение исследований в 2016-2017 годах с использованием AFLP метода и обобщение результатов исследований в программе STRUCTURE 2,3,4. Результаты таких исследований показаны на рисунках 4 и 5 (цветная вклейка).

При включении в анализируемую группу образцов барбариса сибирского (рисунок 4), при дифференциации образцов на 3 группы идет контрастное разделение генетических специфичностей на *B. sibirica*, нижеилийские (Акжарская, Баканасская) популяции *B. iliensis*, на «нижние» популяции *B. integerrima* и прочие образцы. Описанная картина сохраняется и при дифференцировании образцов на 4-6 групп.

Рисунок 1 — UPGMA-дедрогамма популяций барбариса илийского, круглоплодного и продолговатого, построенная на основе матрицы расстояний коэффициента Жаккара

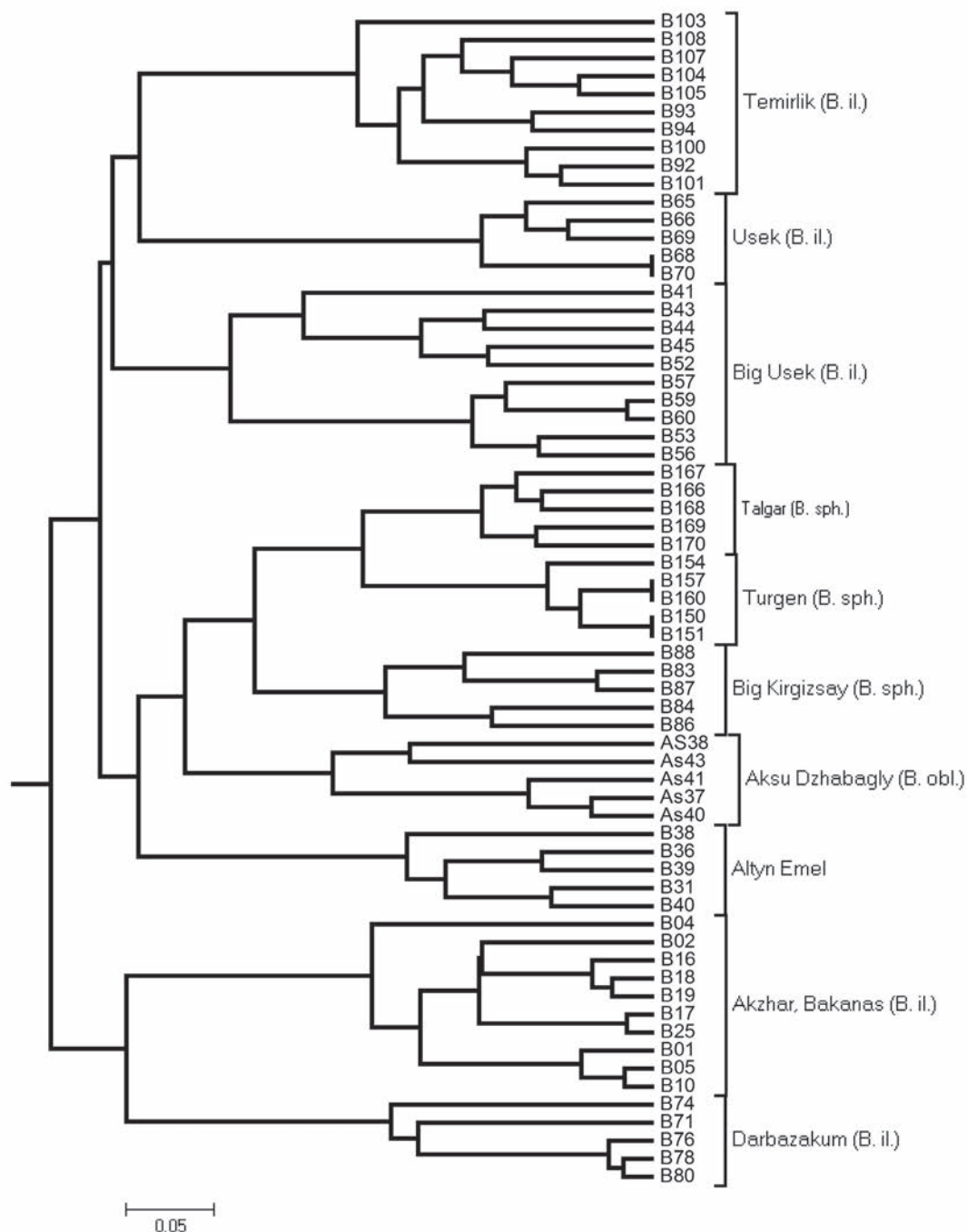


Рисунок 2 — NJ-дедрогамма популяций барбариса илийского, продолговатого, построенная на основе матрицы расстояний коэффициента Дайса

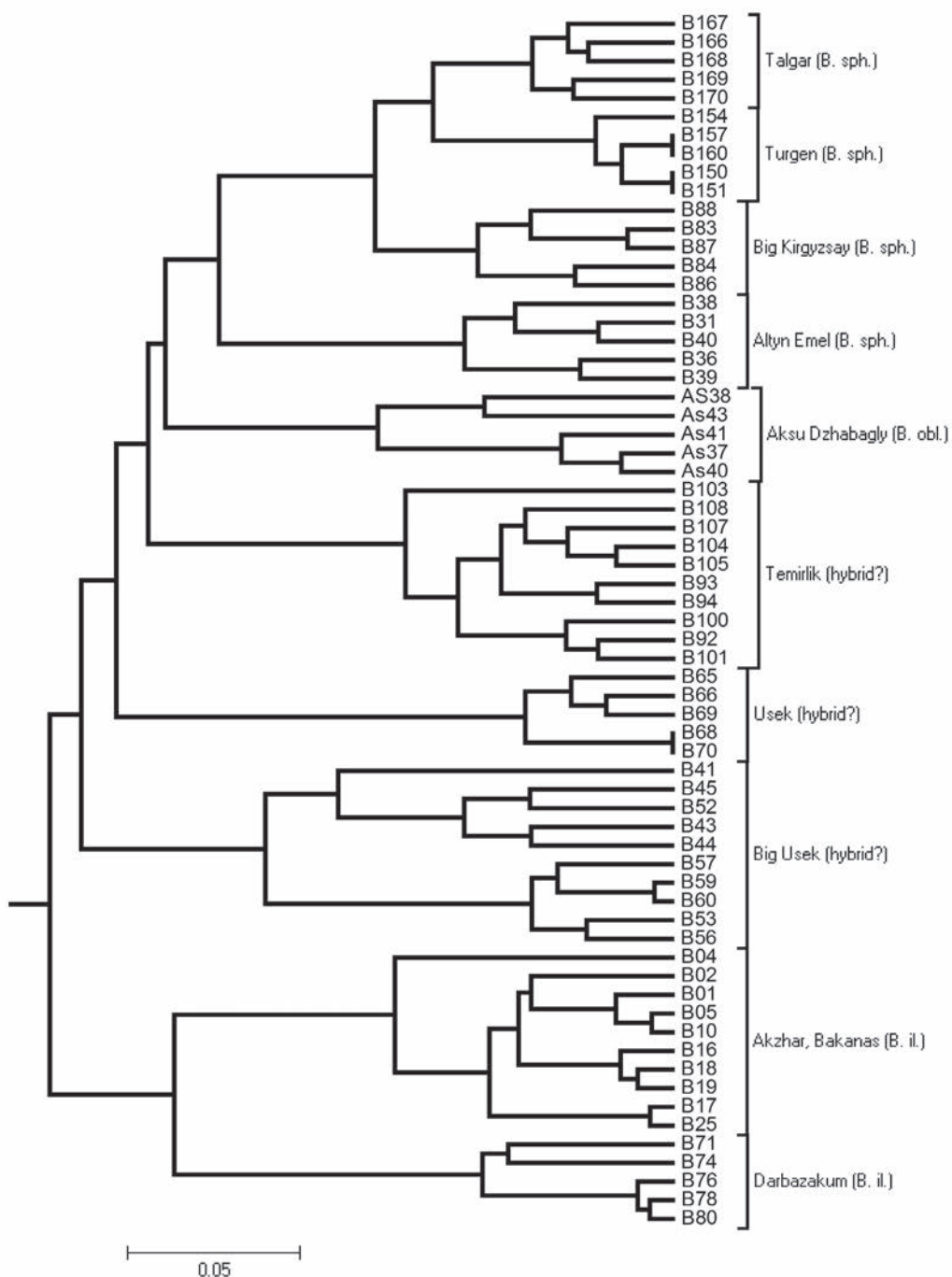
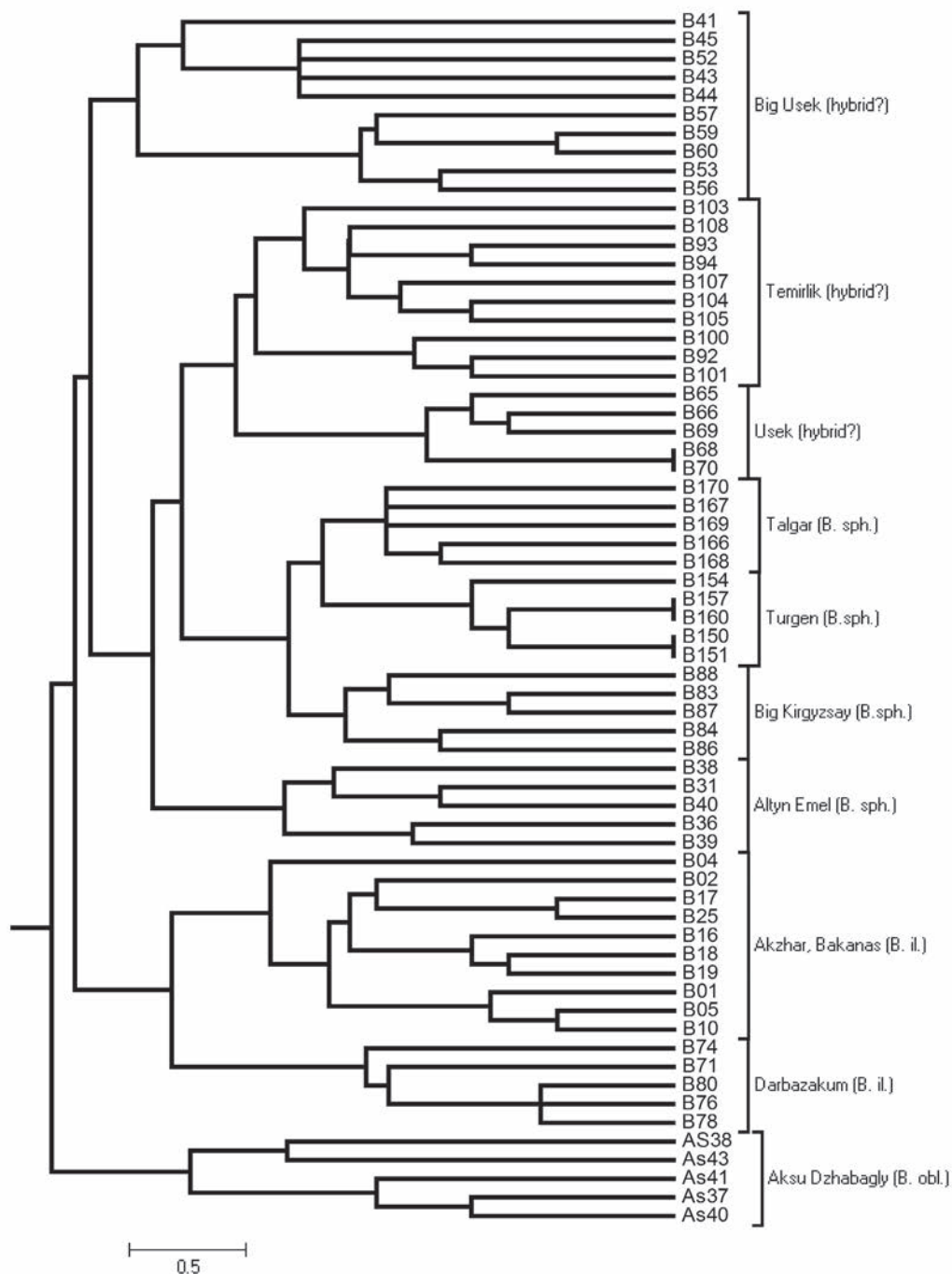


Рисунок 3 — UPGMA-дедрограмма популяций барбариса илийского, круглоплодного и продолговатого, построенная на основе матрицы расстояний коэффициента Евклида



При исключении *B. sibirica* из анализа, как уже показавшего свою «самостоятельность» вида, удается более детализированно отследить другие генетические специфичности (Рисунок 5, цветная вкладка). В этом случае как самостоятельный вид на всех уровнях дифференцировки проявляются ниже илийские популяции *Berberis iliensis*, которые следует рассматривать как «чистый вид». Родственными при дифференциации выборки на две группы оказываются популяции *B. integerrima* Сарыайгыр-низ и Сайрамсу-низ. При дальнейшей дифференциации на 3–4 группы проявляется различная генетическая специфичность обсуждаемых популяций. Сарыайгыр-низ – «чистая» популяция *B. integerrima*, Сайрамсу-низ – гибрид *Berberis integerrima* x *B. iliensis*. «Красный» цвет – цвет *B. sphaerocarpa*. В его популяциях Киргизского Алатау (Каратал, Каракыстак) имеет место гибридизация *B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*. «Желтый цвет» – цвет результатов гибридизации *B. sphaerocarpa* x *B. iliensis*. Такая гибридизация устанавливается визуально при посещении Темирлика, Усека и Большого Усека, а вот гибридный характер Дарбазакумской популяции *B. iliensis* оказался неожиданным после ее визуальных оценок – вроде бы все как у *B. iliensis*. Также неожиданной оказалась генетическая специфичность *B. oblonga*. По результатам дифференциации образцов на четыре группы эта генетическая специфичность – результат комплексной гибридизации: *B. sphaerocarpa*, *B. integerrima*, *B. iliensis*. Такое могло реализоваться при гибридизации уже отслеженных гибридов: *B. integerrima* x *B. iliensis* и *B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*. «Высотные» красноплодные популяции, изначально трактовались как *B. integerrima*, на самом деле оказались самостоятельными гибридными генетическими специфичностями. Популяция Сарыайгыр-верх есть гибрид *B. integerrima* x *B. oblonga*, а популяция Сайрамсу-верх – гибрид гибридов (*B. integerrima* x *B. iliensis*) x *B. oblonga*.

Схема выявленных молекулярно-генетическими исследованиями генетических специфичностей барбариса показана на рисунке 6 (цветная вкладка). Молекулярные исследования позволили установить и общности между этими специфичностями. Это прежде всего гибридизации. Но по данным МГИ можно предположительно утверждать, что *B. iliensis* давний потомок *B. sibirica*, а *B. integerrima*, возможно, потомок *B. iliensis*.

ГЛАВА 4.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ОРГАНОВ ПЛОДОНОШЕНИЯ И СЕМЯН БАРБАРИСОВ ЮГО-ВОСТОКА И ЮГА КАЗАХСТАНА

Нашими молекулярно-генетическими исследованиями выявлено 10 генетических специфичностей барбарисов юго-востока и юга Казахстана. Правомерен вопрос о том, имеют ли эти специфичности морфологические особенности и в какой мере? Для выяснения этого нами проанализированы размеры плодов и число в них семян (Таблица 6). Самым большим максимальным диаметров плодов характеризуются *Berberis sphaerocarpa* и его гибрид с *Berberis integerrima*. Минимальна эта характеристика у *Berberis integerrima*. У остальных генетических специфичностей эта характеристика промежуточная, существенно не отличающаяся. Более дифференцированы генетические специфичности барбариса по размеру высоты плода. И в этом случае максимальные характеристики принадлежат *Berberis sphaerocarpa* и его гибриду с *Berberis integerrima*. За ними следует *B. oblonga* и темноплодные гибриды *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*. «Крови» *B. sphaerocarpa* однозначно определяют увеличенный размер высоты плода. Так же можно объяснить размеры высоты плодов у гибридов *B. integerrima* x *B. oblonga*, *B. oblonga* x (*B. integerrima* x *B. iliensis*). Без влияния *B. sphaerocarpa* самая большая высота плода у *B. sibirica*. Показатель снижается в ряду *B. integerrima*, *B. integerrima* x *B. iliensis*, *B. iliensis*.

По-иному реализуется изменчивость числа семян в плоде. Самое большое число семян в плодах гибрида *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa*, за которым следует *B. sibirica* и только после него - *B. sphaerocarpa*. Средним количеством числа семян в плоде характеризуется *B. iliensis*. У его гибридов с *B. sphaerocarpa*, у *B. integerrima*, у гибридов *B. integerrima* x *B. iliensis*, *B. oblonga* осредненно в плоде развивается 1,5 семени. А вот у гибридов с участием *B. oblonga* – только 1,2.

Также проанализированы и размеры семян (Таблица 7). Самые длинные семена у *B. oblonga*. Их длина сокращается в ряду *B. integerrima* x *B. oblonga* - *B. sphaerocarpa* x *B. integerrima* - *B. oblonga* x (*B. integerrima* x *B. iliensis*) - *B. sibirica* - *B. integerrima* - *B. iliensis* x *B. integerrima* - *B. sphaerocarpa* x *B. iliensis* - *B. iliensis*. Амплитуда изменчивости длины семян составляет 6,0-3,3=2,8 мм.

Ширина семян барбарисов менее изменчива (2,7-1,9=0,8 мм). Она максимальна у *B. oblonga*, *B. sphaerocarpa* и у гибрида *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa*. У остальных генетических специфичностей барбариса ширина семени примерно равна 2,0 мм.

Толщина семян, похоже больше зависит не от генетической, а от популяционной специфичности. При общей амплитуде изменчивости 2,2-1,1=1,0 мм, точно такой же амплитудой характеризуется изменчивость семян в популяциях *B. oblonga*.

Число цветоножек (плодоножек) в плодовых кистях генетических специфичностей барбариса показано в таблице 8. Это очень варьирующая в популя-

ции, но вместе с тем и весьма показательная характеристика. Максимальным средним числом цветоножек (16-21) в кистях характеризуется *Berberis iliensis*. За ним с показателем 20,4 следует гибрид *B. iliensis* x *B. integerrima*. Среднее число плодоножек в кистях *B. integerrima* x *B. oblonga* – 16. У *B. integerrima* – 13. Примерно столько же цветоножек развивается в плодовых кистях *B. oblonga*, гибрида *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*. Минимальное число цветоножек в плодовых кистях *B. sphaerocarpa* (5-6), несколько больше – у гибридов *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa*, *B. oblonga* x (*B. iliensis* x *B. integerrima*). По анализу числа плодоножек в плодовых кистях, так же, как и по анализу других характеристик, мы пришли к заключению, что гибрид *B. iliensis* x *B. integerrima* = *B. nummularia* Bunge.

Столь же характерной для генетической спецификации, как и число цветоножек в кисти, является длина цветоножек (плодоножек) (Таблица 9). Самыми длинными плодоножками характеризуются *B. sphaerocarpa* (10 мм), самыми короткими (5,2 мм) – *B. integerrima*, *B. iliensis* x *B. integerrima*, *B. oblonga* x (*B. iliensis* x *B. integerrima*). В промежутке между ними встает ряд генетических специфичностей *B. oblonga* - *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa* - *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa* - *B. integerrima* x *B. oblonga* - *B. iliensis*, в котором от начала к концу ряда число цветоножек в кистях снижается.

С помощью метода сравнения выборочных средних [67] нами проанализирована статистическая достоверность отличий количественных морфологических характеристик между популяциями *B. sphaerocarpa*, гибрида *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa* и *B. oblonga*, являющегося комплексным гибридом *B. sphaerocarpa*, *B. integerrima* и *B. iliensis*. По максимальному диаметру плодов такой анализ показал, что практически все исследованные популяции, вне зависимости от их принадлежности генетическим специфичностям достоверно отличаются друг от друга (Таблица 10). Тоже можно сказать и о высоте плодов (Таблица 11). По длине плодоножек *B. sphaerocarpa*, исключая популяцию Темирлик, где происходит гибридизация с *B. iliensis*, отличается и от гибрида с *B. integerrima*, и от *B. oblonga* (Таблица 12). По числу семян в плоде практически все исследованные популяции отличаются друг от друга вне зависимости от принадлежности генетическим специфичностям (Таблица 13). Тоже можно сказать и о длине семян (Таблица 14), и об их ширине (Таблице 15), и об их толщине (Таблица 16). При использовавшихся нами больших объемах выборок (см. главу 5) межпопуляционные отличия «затеняют» отличия генетических специфичностей.

Нами проведен детальный анализ влияния гибридизации *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa* на морфологию органов плодоношения растений. Такой анализ был начат еще до окончательного обобщения молекулярно-генетических исследований. Поэтому в нем Дарбазакумская популяция рассматривалась как популяция *B. iliensis*, а не как гибридная *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*. В качестве «гибрида» в Темирликской популяции учитывались только растения с «переходной» морфологией между *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa* [33].

Таблица 6 — Фенотипы плодов у выявленных генетических специфичностей барбариса юга и юго-востока Казахстана. Обозначение окраски кожицы плодов: кр — красная; жел — желтая; фиол — фиолетовая; чер — черная

№	Характер генетической специфичности	Популяции	Пранализировано плодов	Окраска кожицы плода	Макс. диаметр, мм				Высота, мм				Число семян в плоде			
					min	max	Сред.	Лис персия	min	max	Сред.	Лис персия	min	max	Сред.	Лис персия
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Акжол	2000	Кр, кр-жел, жел	3	8	5,1	0,76	4	11	7,0	1,07	0	9	2,9	1,91
2	<i>Berberis iliensis</i> M. Pop.	Акжар Акдала Баканас	1558 1218 1319	Кр Кр Кр	3	6	4,9	0,52	3	7	5,0	0,37	0	5	2,0	0,79
3	<i>Berberis integerrima</i> Bunge.	Сарыайгыр-низ	1271	кр	2	7	4,7	1,14	3	7	5,5	0,73	1	4	1,5	0,40
4	<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Талсай Тулкили Большой Кир-гизай	607 600 492	Фиол-чер	4	15	8,1	1,95	5	18	10,1	4,13	0	6	2,5	1,24
5	<i>B. iliensis</i> x <i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Темирлик	768 198 53	Кр Кр-фиол Фиол-чер	3	6	4,9	0,33	4	6	5,1	0,07	0	4	1,5	0,73
6	<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	Дарбазакум Каратал	1403 318	кр Фиол-чер	2	7	4,9	0,63	3	7	5,1	0,57	0	4	2,2	0,62
7	<i>B. iliensis</i> x <i>B. integerrima</i>	Сайрамсу-низ	1949	кр	2	8	5,2	1,15	3	10	5,9	1,22	1	4	1,6	0,57

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8	Комплексная гибридная специфическая специфическая (<i>B. oblonga</i>)	Сарыайгыр-низ Сарыайгыр-верх Сайрамсу-низ Сайрамсу-верх	166 728 398 168	Фиол.-чер Фиол.-чер Фиол.-чер Фиол.-чер	3 2 1 3	7 7 7 6	5,1 5,1 4,9 4,8	0,66 0,62 1,11 0,31	6 6 4 7	12 12 11 12	8,9 9,4 8,6 9,1	1,25 1,47 1,67 1,14	1 1 1 1	3 3 3 2	1,4 1,5 1,6 1,3	0,27 0,29 0,25 0,22
9	<i>B. integerrima</i> х генетические специфичности	Сарыайгыр-верх	297	кр	1	8	5,5	0,76	4	10	7,6	0,77	1	4	1,2	0,23
10	Комплексная гибридная специфическая специфическая (ностей 7 и 8)	Сайрамсу-верх	85	кр	3	7	5,2	0,54	6	8	6,8	0,32	1	3	1,2	0,25

Таблица 7 – Размеры семян (мм) у выявленных генетических специфических барбариса юга и юго-востока Казахстана. Обозначение окраски кожицы плодов: кр – красная; жел – желтая; фиол – фиолетовая; чер – черная

№	Характер генетической специфичности	Популяции	Пронализировано семян	Окраска кожицы плода	Длина семени, мм			Ширина семени, мм			Толщина семени, мм					
					min	max	Сред.	min	max	Сред.	min	max	Сред.			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	<i>Berberis sibirica</i> Pall.	Акжол	6034	Кр, кр-жел, жел	2	6	4,1	0,36	1	3	1,9	0,07	1	2	1,3	0,15
2	<i>Berberis ilitensis</i> M. Pop.	Акжар Ақдала Баканас	3740 2243	Кр Кр	1	4	3,8	0,44	1	2	2,0	0,05	0,5	2	1,3	0,05
3	<i>Berberis integerrima</i> Bunge.	Сарыайгыр-низ	2272 2015	Кр кр	2	4	3,1	1,04	1	3	2,0	0,20	1	3	1,6	0,10
					2	5	3,8	0,20	1	3	2,0	0,03	1	3	1,9	0,07

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
4	<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Талсай Тулкили Большой Киргизсай	1608 1232 1784	Фиол-чер	3 4 5	7 10 7	5,6 5,5 5,0	0,34 0,53 0,05	1 1 2	3 4 3	2,1 2,6 2,1	0,57 0,29 0,12	1 1 2	2 3 3	1,2 1,9 2,0	0,21 0,24 0,01
5	<i>B. iliensis</i> x <i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Темирлик –верх Темирлик-низ	1140 1110	Кр Кр	2 3	4 4	5,4 3,2	0,89 0,19	1 1	2 3	2,0 2,0	0,06 0,07	1 1	2 2	1,5 1,5	0,07 0,05
6	<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	Дарбазакум Каратал	2861 1172	Кр Фиол-чер	2 4	5 7	3,1 5,5	0,46 0,41	1 1	3 4	1,9 2,7	0,02 0,27	1 1	2 3	1,5 2,0	0,03 0,05
7	<i>B. iliensis</i> x <i>B. integerrima</i>	Сайрамсу-низ	2699	кр	2	7	3,7	0,68	1	3	2,0	0,19	1	2	1,9	0,07
8	Комплексная гибридная генетических специфичностей 6 и 7 (<i>B. oblonga</i>)	Сарыайгыр-низ Сарыайгыр-верх Сайрамсу-низ	232 1072 573	Фиол-чер Фиол-чер Фиол-чер	4 3 4	8 9 7	6,2 6,2 5,8	0,48 0,67 0,36	2 1 1	4 3 4	2,8 2,6 2,5	0,16 0,27 0,30	1 1 1	3 3 3	2,2 1,8 2,0	0,18 0,23 0,12
9	<i>B. integerrima</i> x генетическая специфичность 8	Сайрамсу-верх Сарыайгыр-верх	262 287	Фиол-чер кр	4 4	7 7	5,3 5,6	0,34 0,34	1 1	2 4	2,0 2,2	0,04 0,25	1 1	2 3	1,1 1,3	0,10 0,22
10	Комплексная гибридная генетических специфичностей 7 и 8	Сайрамсу-верх	73	кр	4	6	5,1	0,19	1	3	2,1	0,12	1	3	2,1	0,29

Таблица 8 – Число цветоножек в плодовой кисти у выявленных генетических специфичностей барбариса юго-востока Казахстана. Обозначения окраски кожицы плода: кр – красная, фиол – фиолетовая, чер – черная

№	Характер генетической специфичности	Популяции	Окраска кожицы плода	Проанализировано плодовых кистей	Число цветоножек, шт.			
					min	max	Сред.	Дис пер сия
2	<i>Berberis iliensis</i> M. Pop.	Акжар	Кр	2320	7	40	21,2	32,42
		Акдала	Кр	1638	6	42	21,2	30,05
		Баканас	Кр	1514	5	26	15,8	27,81
3	<i>Berberis integerrima</i> Bunge.	Сарыай-гыр-низ	Кр	105	4	31	13,1	27,51
4	<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Талсай	Фиол-чер	177	1	12	5,8	4,34
		Тулкили	Фиол-чер	159	1	14	6,0	5,13
		Большой Киргизсай	Фиол-чер	123	1	10	4,8	4,88
5	<i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Темирлик – верх	Кр	915	3	18	9,4	45,21
		Темирлик-низ	Кр	968	3	34	12,6	51,25
		Дарбазакум	Кр	1399	5	26	13,5	47,12
6	<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	Каратал	Фиол-чер	77	2	20	7,8	7,25
7	<i>B. iliensis</i> x <i>B. integerrima</i>	Сайрамсу-низ	Кр	105	7	41	20,4	45,75
8	Комплексная гибридизация генетических специфичностей 6 и 7 (<i>B. oblonga</i>)	Сарыай-гыр-низ	Фиол-чер	21	4	27	12,6	35,94
		Сарыай-гыр-верх	Фиол-чер	105	4	31	13,4	92,33
		Сайрамсу-низ	Фиол-чер	62	3	31	11,5	35,04
		Сайрамсу-верх	Фиол-чер	27	6	19	12,4	11,26
9	<i>B. integerrima</i> x генетическая специфичность 8	Сарыай-гыр-верх	кр	48	8	28	16,0	26,63
10	Комплексная гибридизация генетических специфичностей 7 и 8	Сайрамсу-верх	кр	35	2	14	8,9	8,94

Глава 4. Изменчивость количественных характеристик органов плодоношения и семян барбарисов юго-востока и юга Казахстана

Таблица 9 – Длина плодоножек у выявленных генетических специфичностей барбариса юго-востока Казахстана. Обозначения окраски кожицы плода: кр – красная, фиол – фиолетовая, чер – черная

№	Характер генетической специфичности	Популяции	Окраска кожицы плода	Проанализировано плодовых кистей	Число цветоножек, шт.			
					min	max	Сред.	Дисперсия
2	<i>Berberis iliensis</i> M. Pop.	Акжар	Кр	2320	0	11	5,4	1,24
		Акдала	Кр	1638	2	12	5,8	1,10
		Баканас	Кр	1514	2	15	5,7	1,31
3	<i>Berberis integerrima</i> Bunge.	Сарыайгыр-низ	Кр	1340	1	11	5,2	1,38
4	<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Талсай	Фиол-чер	1015	1	28	10,4	13,75
		Тулкили	Фиол-чер	915	0	25	10,7	12,41
		Большой Киргизсай	Фиол-чер	985	2	25	8,5	19,66
5	<i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Темирлик	Кр	919	2	8	5,4	0,80
			Кр-фиол	268	2	18	8,6	5,24
			Фиол-чер	76	2	15	8,6	5,78
		Дарбазакум	Кр	1399	2	10	5,0	0,96
6	<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	Каратал	Фиол-чер	318	0	20	8,5	9,46
7	<i>B. iliensis</i> x <i>B. integerrima</i>	Сайрамсу-низ	Кр	2148	1	11	5,2	1,38
8	Комплексная гибридизация генетических специфичностей 6 и 7 (<i>B. oblonga</i>)	Сарыайгыр-низ	Фиол-чер	313	0	19	8,5	9,72
		Сарыайгыр-верх	Фиол-чер	1404	1	21	8,8	8,28
		Сайрамсу-низ	Фиол-чер	698	1	21	8,4	6,73
		Сайрамсу-верх	Фиол-чер	336	2	24	9,5	5,81
9	<i>B. integerrima</i> x генетическая специфичность 8	Сарыайгыр-верх	кр	67	3	15	7,2	1,27
10	Комплексная гибридизация генетических специфичностей 7 и 8	Сайрамсу-верх	кр	184	1	11	5,2	2,76

Таблица 10 — Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по максимальному диаметру плода. Числитель — значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель — уровень существенности достоверности отличий, %

Виды	Б. продолговатый			Б. круглоплодный х Б. цельно-крайний	Б. круглоплодный				
	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх		Карагал	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды
Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх	Карагал	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды	Талсай
Б. продолговатый	Сайрам-су-верх	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Карагал	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды	Талсай
	4,29/99,9	1,11/-	5,0/99,9	33,64/99,9	43,0/99,9	21,54/99,9	29,09/99,9	30,00/99,9	30,0/99,9
		2,22/95,0	0/-	30,91/99,9	40,0/99,9	16,67/99,9	26,36/99,9	30,00/99,9	27,27/99,9
			3,33/99,0	40,0/99,9	63,75/99,9	16,87/99,9	38,75/99,9	43,75/99,9	40,0/99,9
	Сарыай-гыр-верх			48,57/99,9	66,67/99,9	20,83/99,9	48,33/99,9	55,0/99,9	50,0/99,9
	Карагал				6,67/99,9	4,29/99,9	5,56/99,9	1,11/-	5,0/99,9
	Большой Киргизсай					7,89/99,9	13,75/99,9	8,75/99,9	12,5/99,9
	Темирлик						2,0/95,0	3,81/99,9	2,63/99,0
	Тулкили							5,0/99,9	1,25/-
	Коянды								3,75/99,9

Таблица 11 — Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по высоте плода. Числитель — значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель — уровень существенности достоверности отличий, %

Виды	Б. продолговатый			Б. круглоплодный						
	Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх	Каратал	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды	Талсай
Б. продолговатый	Сайрам-су-верх	1,67/-	4,17/99,9	3,0/99,0	2,5/95,0	4,62/99,9	3,53/99,9	6,92/99,9	7,86/99,9	5,88/99,9
	Сарыай-гыр-низ		2,73/99,0	5,56/99,9	0,83/-	6,67/99,9	2,22/95,0	8,46/99,9	10,0/99,9	75, /99,9
	Сайрам-су-низ			10,0/99,9	2,22/95,0	12,22/99,9	0,53/-	15,56/99,9	17,78/99,9	12,5/99,9
	Сарыай-гыр-верх				2,07/95,0	3,75/99,9	2,14/95,0	7,5/99,9	10,0/99,9	7,78/99,9
	Каратал					9,0/99,9	1,58/-	12,0/99,9	12,73/99,9	10,0/99,9
Б. круглоплодный	Большой Киргизсай						5,45/99,9	3,33/99,0	5,56/99,9	3,64/99,9
	Темирлик							6,52/99,9	7,08/99,9	5,33/99,9
	Тулкили								2,22/95,0	0,91/-
Коянды										1,0/-

Таблица 12 – Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по длине плодоножек. Числитель – значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель – уровень существенности достоверности отличий, %

Генетические специфичности	Б. продолговатый				Б. круглоплодный					
	Виды	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх	Каратал	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды	Талсай
Б. продолговатый	Сайрам-су-верх	31,76/99,9	5,79/99,9	3,68/99,9	6,0/99,9	5,22/99,9	2,9/99,0	5,71/99,0	1,50/-	4,09/99,9
	Сарыай-гыр-низ		0,56/-	1,67/-	0,91/-	8,8/99,9	0,26/-	10,0/99,9	3,33/99,0	9,05/99,9
	Сайрам-су-низ			3,08/99,0	0,62/-	12,78/99,9	0,67/-	14,37/99,9	3,2/99,0	12,5/99,9
	Сарыай-гыр-верх				3,57/99,9	11,87/99,9	0,59/-	19,0/99,9	3,08/99,0	12,31/99,9
Б. круглоплодный	Каратал					12,0/99,9	0,81/-	13,33/99,9	5,29/99,9	11,67/99,9
	Большой Киргизсай						4,77/99,9	0,0/-	8,33/99,9	1,58/-6
	Темирлик							5,12/99,9	1,54/-	4,19/99,9
	Тулкили								13,64/99,9	1,87/-
Коянды										8,0/99,9

Таблица 13 — Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по числу семян в плоде. Числитель — значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель — уровень существенности достоверности отличий, %

Генетические специфичности	Б. продолговатый				Б. круглоплодный					
	Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх	Каратаг	Большой Киргизсай	Темирлик	Тулкили	Коянды	Талсай
Виды	Сайрам-су-верх	2,0/96,0	6,0/99,9	4,0/99,9	16,25/99,9	20,0/99,9	6,36/99,9	10,0/99,9	9,0/99,9	13,33/99,9
	Сарыай-гыр-низ		5,0/99,9	2,5/95,0	16,67/99,9	19,09/99,9	5,45/99,9	10,0/99,9	8,89/99,9	13,75/99,9
	Сайрам-су-низ			3,33/99,0	20,91/99,9	27,14/99,9	4,44/99,9	11,25/99,9	8,57/99,9	15,0/99,9
	Сарыай-гыр-верх				30,0/99,9	33,33/99,9	5,56/99,9	16,67/99,9	14,0/99,9	20,0/99,9
Б. круглоплодные	Каратаг					3,33/99,0	6,13/99,9	12,73/99,9	17,0/99,0	15,56/99,9
	Большой Киргизсай						6,82/99,9	11,11/99,9	16,25/99,9	12,5/99,9
	Темирлик							2,17/95,0	1,05/-	2,94/99,0
	Тулкили								3,75/99,9	0/-
	Коянды									3,75/99,9

Таблица 14 – Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по длине семени. Числитель – значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель – уровень существенности достоверности отличий, %

Виды	Б. продолговатый				Б. круглоплодный			
	Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сайрам-су-низ	Сарыай-гыр-верх				
Б. продолговатый	Сайрам-су-верх	14,75/99,9	10,42/99,9	15,25/99,9	Каратаал	Тулкили	Коянды	Талсай
	Сарыай-гыр-низ		8,16/99,9	0/-	4,35/99,9	3,92/99,9	2,22/95,0	6,98/99,9
	Сайрам-су-низ			10,26/99,9	9,38/99,9	8,57/99,9	12,9/99,9	7,14/99,9
	Сарыай-гыр-верх				23,33/99,9	21,88/99,9	27,59/99,9	22,22/99,9
	Каратаал					0/-	4,0/99,9	4,35/99,9
Б. круглоплодный	Тулкили						3,7/99,9	4,0/99,9
	Коянды							8,94/99,9

Таблица 15 — Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по ширине семени. Числитель — значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель — уровень существенности достоверности отличий, %

Генетические специфичности	Б. продолговатый				Б. круглоплодный				
	Виды	Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сайрамсу-низ		Сарыай-гыр-верх	Каратал	Тулкили	Коянды
Б. продолговатый	Сайрамсу-верх	26,67/99,9	12,5/99,9	15,0/99,9	17,5/99,9	15,0/99,9	12,5/99,9	2,0/95,0	2,0/95,0
	Сарыай-гыр-низ		7,5/99,9	5,0/99,9	2,5/95,0	5,0/99,9	6,0/99,9	7,78/99,9	7,78/99,9
	Сайрамсу-низ			3,33/99,0	6,67/99,9	3,33/99,9	0/-	13,33/99,9	13,33/99,9
	Сарыай-гыр-верх				2,0/95,0	0/-	5,0/99,9	16,67/99,9	16,67/99,9
Б. круглоплодный	Каратал					5,0/99,9	10,0/99,9	20,0/99,9	20,0/99,9
	Тулкили						5,0/99,9	16,67/99,9	16,67/99,9
	Коянды							13,33/99,9	13,33/99,9

Таблица 16 – Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий между популяциями барбариса продолговатого и барбариса круглоплодного по толщине семени. Числитель – значение фактического критерия достоверности отличий; знаменатель – уровень существенности достоверности отличий, %

Виды	Б. продолговатый			Б. круглоплодный					
	Популяции	Сарыай-гыр-низ	Сарыай-гыр-верх						
Б. продолговатый	Сайрамсу-верх	30,56/99,9	33,33/99,9	20,59/99,9	47,37/99,9	Каратаг	Тулкили	Коянды	Талсай
	Сарыайгыр-низ		6,9/99,9	11,76/99,9	10,53/99,9				
	Сайрамсу-низ			8,84/99,9	0/-				
Б. круглоплодный	Сарыайгыр-верх				13,33/99,9	Каратаг	6,67/99,9	26,67/99,9	57,14-99,9
	Тулкили							15,0/99,9	38,89/99,9
	Коянды								30,77/99,9

Результаты таких морфологических исследований сведены в таблице 17, а оценка статистической значимости различий по анализировавшимся характеристикам – в таблицах 18-22. Из этих материалов следует, что размеры плодов и длина плодоножек статистически существенно различаются у популяций одного вида, а потому такие отличия не могут быть приняты в качестве основных критериев дифференциации видовых характеристик и характеристик «промежуточных» растений. Тоже следует сказать и о среднем числе семян в плоде по популяциям. Признаком принципиально различающим видовые и «промежуточные» растения является доля бессемянных плодов от общего числа исследованных. Если в популяциях барбариса илийского доля бессемянных плодов составляет 1,2-9,7 %, а в популяциях барбариса круглоплодного – 0,6-4,5 %, то у «промежуточных» растений доля бессемянных плодов достигает 56,1 %.

Можно предположить, что у «промежуточных» растений барбариса ярко выражена партенокарпия – образование плодов без оплодотворения. Плоды, образующиеся партенокарпически, бессемянны или содержат семена без зародыша [68]. Исследованиями животных показано [69], что отдаленная гибридизация стимулирует партеногенез, при котором женские половые клетки развиваются без оплодотворения. Весьма вероятно, что у растений межвидовая гибридизация стимулирует партенокарпию, сходную по своей сущности с партеногенезом. С таких позиций высокая доля бессемянных плодов у «промежуточных» растений, также, как и у барбариса каркаралинского (*Berberis karkaraliensis* Korn. et Potap.) [55], может определяться гибридным характером таких растений на межвидовом уровне.

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы:

1) в ущелье Темирлик гор Кетмень обнаружены растения – межвидовые гибриды барбариса илийского и барбариса круглоплодного образовавшиеся естественным путем при совместном произрастании этих видов;

2) главной морфологической спецификой гибридных растений является высокая доля бессемянных плодов (более 50%) при уровне этого показателя у родительских видов менее 10 %. Высокая доля бессемянных плодов может быть обусловлена партенокарпией, сходной с партеногенезом, обусловленным отдаленной гибридизацией животных. Уже в этих исследованиях стало очевидно, что при больших выборках статистический анализ показывает разнообразие популяций, а генетические специфичности «затеняются».

Когда молекулярно-генетические исследования показали, что популяции фенотипически воспринимаемые как *Berberis iliensis*, могут быть гибридными (Дарбазакумская), мы попробовали другой подход к разграничению популяций «чистого вида» и гибридных растений. Он заключался в оценке варьирования средних характеристик растений. Такой анализ среднего размера плодоножек (Таблица 23), среднего размера междоузлий в плодовых кистях (Таблица 24) не дал однозначных результатов, а вот анализ среднего числа цветоножек в плодовой кисти (Таблица 25) позволил дифференцировать «чистый вид», «фенотипы чистого вида», «промежуточные фенотипы между «чистым» видом и гибридом», «фенотипы гибрида» и «гибриды». У «чистого вида» и сходных с ним фенотипов отсутствуют плодовые кисти с малым (2-6) средним числом цветков и имеются

Таблица 17 – Характеристики признаков органов плодоношения барбариса илийского, барбариса круглоплодного и гибрида между ними. Обозначения характеристик: n - объем выборки, шт.; Min - минимальное значение; Max - максимальное значение; M - среднее значение; D - дисперсия; Q - долевые показатели

Виды		Б. илийский			Гибрид	Б. круглоплодный	
Популяции		Дарбаза кумская	Темирликская, низ	Темирликская, верх			Большой Киргиз сай
Индексы вариантов		A	B	C	D	E	F
Окраска кожицы плодов		Бледно-красная			Красно-фиолетовая	Фиолетово-черная	
Характер соцветия		Простая кисть в которой от осевого ствола ответвляются только цветоножки			Простая и сложная кисти. У последней от осевого ствола в базальной части ответвляются вторичные субкисти	Простая кисть	
Высота (длина) плода, мм	n	1498	734	768	198	53	538
	Min	3	3	4	5	6	6
	Max	8	7	6	10	11	14
	M	5,2	5,0	5,1	8,1	8,5	9,7
	D	0,303	0,222	0,068	1,655	1,447	2,394
Максимальный диаметр плода, мм	n	1498	734	768	198	53	538
	Min	2	2	3	5	5	6
	Max	7	7	6	10	10	15
	M	4,9	4,7	4,9	7,7	7,6	9,1
	D	0,371	0,485	0,332	1,160	1,748	1,705
Длина цветоножки (плодоножки), мм	n	1741	950	919	268	76	592
	Min	1	1	2	2	2	1
	Max	10	13	8	18	15	25
	M	4,9	5,3	5,4	8,6	8,6	10,7
	D	0,850	1,069	0,797	5,243	5,782	14,347
Число семян в плоде, шт.	n	1478	710	755	189	44	506
	Min	0	0	0	0	0	0
	Max	4	4	4	4	4	8
	M	2,3	1,6	1,5	0,7	2,0	3,5
	D	0,615	0,578	0,730	0,773	1,023	2,088
Доля бессемянных плодов (n-1) от общего числа исследованных (n-2), %	n-1	17	32	73	106	2	3
	n-2	1478	710	755	189	44	506
	Q	1,2	4,5	9,7	56,1	4,5	0,6

Глава 4. Изменчивость количественных характеристик органов плодоношения и семян барбарисов юго-востока и юга Казахстана

Таблица 18 – Анализ статистической значимости отличий исследуемых вариантов по высоте плода методом сравнения выборочных средних. Числитель – значение фактического критерия значимости отличий; знаменатель – значимость отличий, %. Индексация вариантов как в таблице 17.

Индексы вариантов	B	C	D	E	F
A	$\frac{3,29}{99,9}$	$\frac{4,76}{99,9}$	$\frac{56,86}{99,9}$	$\frac{40,24}{99,9}$	$\frac{96,77}{99,9}$
B		$\frac{5,00}{99,9}$	$\frac{53,45}{99,9}$	$\frac{44,53}{99,9}$	$\frac{77,05}{99,9}$
C			$\frac{60,00}{99,9}$	$\frac{60,71}{99,9}$	$\frac{80,70}{99,9}$
D				$\frac{2,04}{95,0}$	$\frac{13,01}{99,9}$
E					$\frac{5,48}{99,9}$

Таблица 19 – Анализ статистической значимости отличий исследуемых вариантов по максимальному диаметру плода методом сравнения выборочных средних. Числитель – значение фактического критерия значимости отличий; знаменатель – значимость отличий, %. Индексация вариантов как в таблице 17.

Индексы вариантов	B	C	D	E	F
A	$\frac{6,90}{99,9}$	$\frac{0,00}{-}$	$\frac{54,90}{99,9}$	$\frac{30,34}{99,9}$	$\frac{97,67}{99,9}$
B		$\frac{6,06}{99,9}$	$\frac{47,6}{99,9}$	$\frac{27,1}{99,9}$	$\frac{77,19}{99,9}$
C			$\frac{49,65}{99,9}$	$\frac{15,00}{99,9}$	$\frac{79,25}{99,9}$
D				$\frac{0,57}{-}$	$\frac{13,46}{99,9}$
E					$\frac{7,98}{99,9}$

очень «многочленные» (28-33) плодовые кисти. У гибрида и «его фенотипов» плодоножки с малым числом цветков имеются обязательно, а «многочленные» плодоножки отсутствуют. У «промежуточных» фенотипов отсутствуют как «самые малочленные», так и «самые многочленные» плодовые кисти. Представляется, что «промежуточные» популяции заселены стародавними (в эволюционном смысле) гибридами, которые уже отошли от «свежих гибридов», а к чистому виду так и не пришли.

Таблица 20 – Анализ статистической значимости отличий исследуемых вариантов по длине цветоножек (плодоножек) методом сравнения выборочных средних.

Числитель – значение фактического критерия значимости отличий; знаменатель – значимость отличий, %. Индексация вариантов как в таблице 17.

Индексы вариантов	B	C	D	E	F
A	<u>10,26</u> 99,9	<u>13,51</u> 99,9	<u>46,84</u> 99,9	<u>30,83</u> 99,9	<u>56,12</u> 99,9
B		<u>2,24</u> 95,0	<u>34,02</u> 99,9	<u>23,24</u> 99,9	<u>41,54</u> 99,9
C			<u>56,14</u> 99,9	<u>24,81</u> 99,9	<u>30,64</u> 99,9
D				<u>0,00</u> -	<u>8,33</u> 99,9
E					<u>4,71</u> 99,9

Таблица 21 – Анализ статистической значимости отличий исследуемых вариантов по среднему числу семян в плодах методом сравнения выборочных средних.

Числитель – значение фактического критерия значимости отличий; знаменатель – значимость отличий, %. Индексация вариантов как в таблице 17.

Индексы вариантов	B	C	D	E	F
A	<u>19,77</u> 99,9	<u>22,10</u> 99,9	<u>26,02</u> 99,9	<u>11,54</u> 99,9	<u>34,29</u> 99,9
B		<u>2,36</u> 95,0	<u>14,06</u> 99,9	<u>3,31</u> 99,0	<u>50,00</u> 99,9
C			<u>10,43</u> 99,9	<u>3,73</u> 99,9	<u>30,77</u> 99,9
D				<u>8,55</u> 99,9	<u>25,00</u> 99,9
E					<u>6,73</u> 99,9

Таблица 22 – Анализ статистической значимости отличий исследуемых вариантов по долевному участию бессемянных плодов методом сравнения выборочных долей.

Числитель – значение фактического критерия значимости отличий; знаменатель – значимость отличий, %. Индексация вариантов как в таблице 17.

Индексы вариантов	B	C	D	E	F
A	<u>4,85</u> 99,9	<u>9,66</u> 99,9	<u>27,45</u> 99,9	<u>1,94</u> -	<u>1,20</u> -
B		<u>3,82</u> 99,0	<u>17,49</u> 99,9	<u>0,00</u> -	<u>4,02</u> 99,9
C			<u>16,37</u> 99,9	<u>1,15</u> -	<u>6,50</u> 99,9
D				<u>6,14</u> 99,0	<u>17,90</u> 99,0
E					<u>2,60</u> 95,0

Таблица 23 – Доли (%) растений, в плодовых кистях которых реализован различный средний размер плодоножек, в природных популяциях барбариса илийского и его гибрида с барбарисом круглоплодным

Средняя для растения длина цветоножки (плодоножки), мм	Популяции														Гибрид по данным МГИ		
	Акжар	Актага	Баканас	Данкер	Башпи	Шытан	Кок-Тума	Кзыл-Жиде	Нурм-Данкер	Шилик	Кол-Бастау	Капсаган	Дарбазакум	Темпрлик-низ		Темпрлик-верх	
3,6 – 4,1	6,7				6,2	4,3	7,2			7,1							
4,2 – 4,5				5,0		9,2	7,9	9,1	14,3			12,0	20,0	9,1			
4,6 – 5,1	53,3	9,1	50,3	30,0	37,2	17,2	56,1	27,2	14,3	28,6	44,0	60,0	46,7	45,4	28,4		
5,2 – 5,7	20,0	45,5	21,3	30,0	25,6	17,2	14,4	36,4	57,1	57,2	33,4	12,0	26,6	27,3	54,4		
5,8 – 7,0	20,0	36,3	14,2	35,0	24,8	47,8	14,4	27,3	14,3	7,1	14,8	16,0	6,7	18,2	14,2		
7,1 – 8,0		9,1	14,2		6,2	4,3					3,7						
Характер популяций	«Чистый вид» по данным МГИ			Промежуточные фенотипы между «чистым видом» и гибридом											Гибрид по данным МГИ		

Таблица 24 – Доли (%) растений, в плодовых кистях которых реализован различный средний размер междоузлий, в природных популяциях барбариса илийского и его гибрида с барбарисом круглоплодным

Средняя для расте- ния длина цветонож- ки (плодоножки), мм	Популяции														
	Акжар	Ақгала	Баканас	Даникер	Басши	Шыган	Кок-Тума	Кы- зыл-Жиде	Нурым- Даникер	Шилик	Кол- Бастау	Капсаган	Дарбаза- Кум	Темп- лик-низ	Темп- лик-верх
0,9 – 1,2	40,1			25,0	18,6	29,6	17,9					8,0			
1,3 – 1,6	33,3	36,4	14,2	45,0	24,8	30,1	21,5	9,1	28,6	21,3	7,4	24,0	13,4	9,0	
1,7 – 2,4	26,6	63,6	37,1	30,0	49,8	30,7	39,0	36,3	71,4	78,7	33,4	36,0	59,7	27,3	14,2
2,5 – 2,8			14,2		6,8	9,6	10,8	18,2			37,0	8,0	13,4	9,1	7,1
2,9 – 4,0			14,2				7,2	36,4			11,1	20,0	13,4	27,3	50,2
4,1 – 10,0			7,1				3,6				11,1	4,0		27,3	28,5
Характер популяций	«Чистый вид» по данным МГИ			Промежуточные фенотипы между «чистым видом» и гибридом							Гибрид по данным МГИ				

Таблица 25 – Доли (%) растений, в плодовых кистях которых реализовано различное среднее число цветоножек, в природных популяциях барбариса илийского и его гибриды с барбарисом круглоплодным

Средняя для расте- ния длина цветонож- ки (плодоножки), мм	Популяции														
	Акжар	Ақгала	Баканас	Даникер	Басши	Шыган	Кок-Ту- ма	Кызыл- Жиде	Нурым- Даникер	Шилик	Кол- Бастау	Капсаган	Дарбаза- акум	Темп- лик-низ	Темп- лик-верх
2 – 6															
7 – 11		9,1	7,1	5,0	12,4	12,9	25,1		14,3			24,0	26,6	18,2	21,3
12 – 17	26,6	9,1	64,4	10,0	25,6	35,5	46,8	36,4	42,8	71,5	37,1	36,0	46,7	27,3	7,1
18 – 22	53,3	36,4	21,4	75,0	18,6	25,8	17,5	63,6	42,9	28,5	22,2	32,0	20,0	18,2	
23 – 27	6,7	36,4	7,1	5,0	24,8	21,5	10,8				7,4			9,0	
28 – 33	13,4	9,1		5,0	18,6	4,3									
Характер популяций	«Чистый вид» по данным МГИ			Фенотипы «чистого вида»			Промежуточные фенотипы между «чистым видом» и гибридом				Фенотипы гибрида		Гибрид по данным МГИ		

ГЛАВА 5.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК БАРБАРИСОВ ЮГО-ВОСТОКА И ЮГА КАЗАХСТАНА – СИСТЕМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ПЛОДОВ

На основании изучения нескольких сот видов Н.И. Вавиловым была обнаружена закономерность, названная «Законом гомологических рядов» [70]. Его содержанием является сходственность формообразовательных процессов у близких видов и даже родов. По представлениям Н. И. Вавилова «линнеевский вид... - обособленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом» [71, с. 176]. Согласно таким представлениям степень эволюционного родства и специфичность видов могут быть оценены через общность и различия гомологической изменчивости признаков.

Н. И. Вавилов изучал фенотипическую изменчивость, пытаясь связать ее с генотипической изменчивостью. Во времена Н. И. Вавилова главной причиной генотипической изменчивости признавались мутации. Поэтому он связывал результаты своих фенотипических исследований с мутагенезом [70, 71].

Сегодня известно [72], что высшие растения характеризуются очень обширной изменчивостью (85-90 %), причем на долю генетической изменчивости приходится лишь 10-15 %, остальное варьирование связано с эпигенетической изменчивостью. Обратимые изменения активности генов в процессе индивидуального развития организма не связанные с нарушением нуклеотидной последовательности ДНК, но приводящие к сохранению неактивного или активного состояния генов в ряду клеточных поколений, называют эпигенетическими [73, 74]. Представления об эпигенезе были впервые сформулированы К. Х. Уоддингтоном [75, 76], согласно которому процесс развития организма является «канализированным», устойчивым к возмущениям со стороны внешней и внутренней среды. Однако эта устойчивость относительна. «Возмущения сред» способны приводить к отклонению процесса развития от его основной траектории («креода») к другим дискретным путям («субкреодам»). Субкреоды вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития. Начало XXI века можно охарактеризовать как прорыв эпигенетики [77-79]. Показано, что «эпигенетическая изменчивость представляет собой... закономерную дискретную изменчивость развития: осуществления набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий... Эпигенетическая изменчивость реализуется в фенах» [77, с. 570]. «...Поскольку эпигенетическая система воспроизводится при видообразовании новым таксоном, хотя и с определенными «деформациями», то и большая часть особенностей и возможностей гомологичных морфологических структур и их составляющих – фенов, характерных для анцестрального вида, наследуется от него рецентным видом» [77, с. 566].

Эпигенетика имеет и молекулярно-генетическое толкование. Главным механизмом эпигенетических преобразований являются процессы метилирования – деметилирования ДНК. Системы эпигенетической наследственности отличаются от генетических. Эпигенетические системы могут иметь сходные

изменения в более, чем одной клетке организма и более, чем у одного организма. Эпигенетические системы наследственности (СЭН) могут продуцировать быстрые, обратимые, скоординированные и наследуемые изменения. СЭН могут лежать в основе неиндуцированных изменений, индуцированных, но не адаптивных изменений, а также изменений, которые очень стабильны. Частота таких изменений может широко варьировать — от 0 до 100 % [80].

В английском издании «Закона гомологических рядов» [70], а также в его изданиях 1935 года [81] Н.И. Вавилов отмечал, что изменчивость органов растений по форме может быть сведена к геометрическим схемам. Тем самым Н.И. Вавилов указал на возможность обусловленности изменчивости форм органов геометрической системностью их разнообразия.

По представлениям Н.И. Вавилова, параллельная изменчивость в отдаленных семействах, может иметь как общий (карликовость, гигантизм, альбинизм и фасциация), так и филогенетически более узкий характер. Такой не «всеобщей» является изменчивость формы плодов. Широкой филогенетической распространенностью (*Rosaceae*, *Cucurbitaceae*, *Solanaceae*, и, как будет показано в этой главе, *Berberidaceae*) является схема изменчивости формы плодов, которую мы предлагаем называть «Модификации воздушного шарика». Речь идет о сферических плодах, симметричных относительно своей высоты. Они, на наш взгляд, в качестве наглядного прототипа формы, могут быть представлены как надутый воздушный шарик, у которого основание — завязанная ниткой перетяжка, не выпускающая воздух, а вершина — противоположная ей оконечность сферы. Через основание и вершину проходит «высота» шарика.

Н.И. Вавилов описывал такие плоды у яблони, груши, тыкв, дынь, арбузов, томатов и перцев [81]. Им выделялось следующее разнообразие форм: 1) круглые; 2) удлиненные; 3) уплощенные; 4) сферические; 5) грушевидные; 6) цилиндрические. Им отмечались также сегментированные и не сегментированные формы. Однако, как сегментированными, так и не сегментированными могут быть и круглые, и грушевидные, и цилиндрические плоды. Если собственно изменчивость формы плодов (6 типов Н.И. Вавилова) относятся к «Модификациям воздушного шарика», то сегментированность плодов является «вторым слоем» их изменчивости, реализуемым на фоне «первого слоя».

1 — 3 и 4 — 6 формы плодов Н.И. Вавилова имеют принципиально различное геометрическое «содержание». Круглая, удлиненная и уплощенная формы определяются соотношением высоты плода и его максимального диаметра, лежащего в плоскости, перпендикулярной высоте плода. Если плод круглый, то его высота и максимальный диаметр равны. У удлиненных плодов высота больше максимального диаметра, а у уплощенных («приплюснутых») — максимальный диаметр плода больше его высоты.

Сферическая, грушевидная и цилиндрическая формы плодов определяются не соотношением высоты и максимального диаметра плода, а расположением максимального диаметра по высоте плода. При сферической форме максимальный диаметр располагается в средней трети его высоты, примерно одинаково удален и от основания, и от верхушки. При грушевидной форме максимальный диаметр плода располагается в нижней трети высоты плода (на противоположном конце от его основания в которое входит плодоножка). При цилиндрической форме плода его максимальный диаметр располагается от

верхней до нижней трети плода, образуя центральную «трубку». Н.И. Вавилов не «усмотрел» еще один вариант формы плода, определяемый расположением максимального диаметра по высоте плода – конический. При конической форме плода максимальный диаметр располагается в верхней трети высоты плода, прилегая к его основанию. Плоды конической формы имеются у яблони.

Давайте определим разнообразие форм «воздушного шарика», происходящее от соотношения размеров его высоты и максимального диаметра, как «классы» формы, а разнообразие форм, определяемое расположением максимального диаметра по высоте плода – как «типы» формы. Тип и класс формы плода не являются однозначной характеристикой его особенностей.

Реальная форма плода определяется соотношением «типовой» и «классовой» характеристик. Например, цилиндрические плоды могут быть и приплюснутыми, и изоморфными, и удлинёнными. Соответственно, удлинённые плоды могут быть и коническими, и овальными, и грушевидными, и цилиндрическими. Система разнообразия форм плодов по указанным «типам» и «классам» приведена в таблице 26. В этой таблице содержится 12 форм, для каждой из которых предложен двухбуквенный индекс. Первая буква кодирует класс, а вторая – тип формы плодов. Например, ПК – приплюснuto-коническая или УГ – удлинённо-грушевидная. Только для одной формы плодов – изоовальной или шаровидной – применен однобуквенный индекс «Ш». Описанные буквенные индексы форм плодов удобны как при камеральной обработке материалов, так и при их табличном обобщении [47].

Таблица 26 – Геометрическая система разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика» (В круглых скобках приведены буквенные индексы типов, классов и форм плодов)

Классы формы плодов	Соотношение между высотой и максимальным диаметром плода	Типы формы плодов			
		Конический – макс. диаметр реализован в верхней трети высоты плода (К)	Овальный – макс. диаметр реализован в средней трети высоты плода (О)	Грушевидный – макс. диаметр реализован в нижней трети высоты плода (Г)	Цилиндрический – макс. диаметр реализован от верхней до нижней трети высоты плода (Ц)
Приплюснутые (П)	Высота плода меньше его макс. диаметра	Приплюснuto-коническая форма (ПК)	Приплюснuto-овальная форма (ПО)	Приплюснuto-грушевидная форма (ПГ)	Приплюснuto-цилиндрическая форма (ПЦ)
Изоморфные (И)	Высота и макс. диаметр плода равны	Изоконическая форма (ИК)	Изоовальная или шаровидная форма (Ш)	Изогрушевидная форма (ИГ)	Изоцилиндрическая форма (ИЦ)
Удлиненные (У)	Высота плода больше его макс. диаметра	Удлинённо-коническая форма (УК)	Удлинённо-овальная форма (УО)	Удлинённо-грушевидная форма (УГ)	Удлинённо-цилиндрическая форма (УЦ)

Таблица 26 отражает геометрическую систему разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика», представляющую собой комбинаторику классов и типов формы. У этой системы в ее основе только геометрическое содержание, в том смысле, что она отражает только геометрическую комбинаторику разнообразия форм, симметричных относительно высоты «шарика».

Предложенная система разнообразия форм плодов имеет «чисто геометрическое» содержание и в том контексте, что ни одна из составляющих ее 12 форм задано не имеет специфического биологического содержания. Речь идет о том, что все эти формы не могут рассматриваться как, то, или иное адаптивное явление. От формы плода практически не зависит ни его привлекательность для животных-разносчиков семян, ни возможности распространения плодов с помощью «не живых» факторов (ветер, водные потоки), ни тем более устойчивость растения к тем или иным факторам среды. Единственная обоснованная биологическая интерпретация форм системы — соответствие онтогенеза плодов в своем конечном результате одной из 12 геометрически возможных форм: геометрическая заданность результата онтогенеза плода.

С таких позиций мы исследовали форму плодов барбарисов юго-востока и юга Казахстана. Данные о реализации в популяциях барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным форм плодов сведены в таблице 27. Из нее следует, что у барбариса илийского реализовано все 12 форм плодов системы «Модификации воздушного шарика». Отдельная популяция вида реализует 5-12 форм плодов. Также все 12 форм плодов реализуют и выраженные гибриды. В их популяциях реализуется 6-12 форм плодов. При характеристике популяции как промежуточной между видовой и гибридной по фенотипам растений в ней реализуется 3-11 форм плодов. В таких популяциях не реализуются плоды приплюснуто-конической формы.

В таблицу 28 сведены данные о реализации растением барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным числа форм плодов. Если у растения барбариса илийского не преобладают плоды цилиндрической формы, то оно может реализовывать только одну форму плодов. У выраженных гибридов «одноформенные» растения редки. Только растение барбариса илийского может реализовывать 11-12 форм плодов. «Выраженные» гибридные растения реализуют не более 9 форм плодов, а «промежуточные» не более 10. Из приведенных выше данных следует, что гибридизация сокращает разнообразие форм плодов у одного растения.

Исследование барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов показывают, что и этот вид реализует все 12 форм плодов, предусматриваемых геометрической системой «Модификации воздушного шарика». В одной популяции этих растений реализуется 9-11 форм плодов (Таблица 29). Одно растение этого вида реализует 1-10 форм плодов. В плодовой кисти барбариса круглоплодного реализуется 1-5 форм плодов (Таблица 30).

У гибрида барбариса круглоплодного и барбариса цельнокрайнего в популяции реализовано 8 форм плодов. Одним растением реализовано 2-6 форм плодов. Очевидно сокращение у обсуждаемого гибрида числа форм, реализуемых растением, в сопоставлении с барбарисом круглоплодным.

Еще более выражена редукция формового разнообразия плодов у барбариса продолговатого – комплексного гибрида, получаемого в результате гибридизации двух гибридов. У этой генетической специфичности реализуется только одна треть из форм,

Таблица 27 – Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным

Характер популяций	Популяции	Иссле довано расте ний	Иссле довано плово	Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции											Число реализованных форм
				ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПГ	ИГ	УГ	ПЦ	ИЦ	
«Чистый вид» по данным МПИ	Акжарская	14	1558	0,1	0,2		7,0	0,7	0,4	4,1	2,6	0,1	67,0	17,8	10
	Акдалинская	11	1218			40,4	50,1	8,7		0,3	0,4			0,1	6
	Баканасская	14	1319	17,3	0,6	0,6	79,9	1,6							5
Фенотип «чистого вида»	Даникер	20	2021	1,1	2,5	0,9	10,3	46,1	8,5	5,8	9,8	2,2	0,4	4,2	12
	Шыган	23	2180	0,2	0,9	0,8	0,7	45,5	5,9	1,2	15,2	9,1	1,4	8,1	12
	Басши	16	1889	0,1	0,4	0,6	12,3	73,4	6,7	0,4	3,5	1,2		0,7	11
Промежуточное	Кок-Тума	28	2453		0,2	0,4	1,8	62,0	12,9	2,5	6,1	7,1		0,2	10
	Кызыл-Жиле	11	862				11,4	84,0	4,6						3
	Чиликская	14	1154	0,1	0,3		10,1	67,0	17,0	2,1	2,1	1,1	0,1		10
Фенотип гибрида	Нурум-Даникер	7	416	1,7	0,2	0,2	45,8	2,4	0,2	19,9	5,4	0,3	12,9	11,1	11
	Кол-Бастау	27	1758	0,5	10,4	4,2	2,4	53,2	11,4	0,9	3,5	6,8	0,3	1,2	12
	Капсалан	25	1544	0,1	0,1		19,1	64,1	9,2	1,2	3,3	1,6		1,1	9
Гибриды по данным МПИ	Дарбазакумская	18	1403		0,1		2,4	68,4	19,8	0,6	2,6	5,6		0,5	8
	Темирлик-низ	11	722				3,9	60,8	26,2		0,4	3,9		4,8	6
	Темирлик-верх	14	753				3,7	78,9	8,5		0,1	0,1		4,8	7
Всего		253	21250											12	

Таблица 28 — Число (числитель) и доля (%) знаменатель) растений барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным, реализующих различное число форм плодов по исследованному популяциям

Характер популяций	Популяции	Число форм плодов, реализованных растениями												Исследованные растения		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
«Чистый вид» по данным МГИ	Акжарская		6/42,9	2/14,3	2/14,3	1/7,1	2/14,3									14/100,0
	Аққалин-сая	2/18,2	2/18,2	6/54,5			1/9,1									11/100,0
	Бақанасая	7/50,0	5/35,7	2/14,3												14/100,0
Фенотип «чистого вида»	Даникер	2/10,0	1/5,0	2/10,0	1/5,0	2/10,0	3/15,0	2/10,0	4/20,0					1/5,0	2/10,0	20/100,0
	Шыған	3/13,0	2/8,7		2/8,7	5/21,8	6/26,1	2/8,7	1/4,3					2/8,7		23/100,0
	Басши	4/25,0	4/25,0	2/12,5	1/6,2	1/6,2	2/12,6							1/6,2	1/6,2	16/100,0
Промежуточное	Кок-Тума	5/17,8	8/28,6		6/21,4	4/14,3	4/14,3	1/3,6								28/100,0
	Қызыл-Жиде		6/54,5	5/45,5												11/100,0
	Чиликская		4/28,6	8/57,2			1/7,1		1/7,1							14/100,0
Фенотип гибрида	Нурум-Даникер	1/14,3		1/14,3	1/14,3	1/14,3	2/28,5							1/14,3		7/100,0
	Кол-Бастау		4/14,8	8/29,7	4/14,8	1/3,7	3/11,1	2/7,4	4/14,8	1/3,7						27/100,0
	Капсалан	1/4,0	9/36,0	3/12,0	3/12,0	5/20,0	2/8,0	1/4,0	1/40,0							24/100,0
Гибриды по данным МГИ	Дарбазақум-сая	2/11,1	5/27,9	2/11,1	4/22,2	3/16,7	1/5,5	1/5,5								18/100,0
	Темирлик-низ		3/27,3	7/63,5	1/9,1											11/100,0
	Темирлик-верх		5/35,8	7/50,0	1/7,1			1/7,1								14/100,0
Всего / Доля, %	27/10,7	64/25,1	55/21,7	26/10,3	23/9,1	27/10,7	10/4,0	6/2,4	6/2,4	3/1,2	4/1,6	2/0,8	253/100,0			

Таблица 29 – Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов

Характер популяции	Популяции	Иссле довано расте ний	Иссле довано плодов	Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции										Число реализо-ванных форм	
				ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПГ	ИГ	УГ	ПЦ		ИЦ
«Чистый вид» и его фенотипы	Большой Киргизсай	18	492	0,6	10,8	6,5	35,7	29,5		1,8	4,5		0,2	10,4	9
	Коянды	30	679	0,6	16,9	2,5	7,4	27,1	5,6	4,4	23,9			10,0	10
	Талсай	23	607	0,1	10,5	0,4	9,9	11,0	3,7	4,5	31,9		1,1	26,9	10
	Тулкили	23	600	0,8	3,7	0,5	11,8	32,7	1,0	7,0	34,3	0,3	0,2	7,7	11
Гибрид с <i>B. integerrima</i>	Каратаг	11	318	0,9	2,8	2,8	11,6	52,7		0,3	4,4			8	
<i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	15	728		17,2			42,9			2,9			37,0	4
	Сарый-гыр-низ	4	187		12,3			63,1			21,7			2,7	4
	Сайрам-су-верх	4	168		39,3			59,5			1,2				3
	Сайрам-су-низ	9	371		12,1			31,6			26,4			29,9	4
Всего		137	4150											12	

Таблица 30 – Число (числитель) и доля (%) знаменатель) растений, реализующих различное число форм плодов по исследованым популяциям барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов

Характер популяций	Популяции	Число форм плодов, реализованных растениями										Иссле- вано рас- тений			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
«Чистый вид» и его фенотипы	Большой Киргиз-сай		5/27,8	9/50,0	2/11,1	2/11,1	2/11,1								18/100,0
	Коянды	1/3,3	2/6,6	12/40,2	6/20,0	3/10,0	4/13,3				1/3,3	1/3,3			30/100,0
	Талсай	3/13,0	2/8,7	6/26,2	3/13,0	3/13,0	2/8,7	4/17,4							23/100,0
	Тулкили	1/4,4		5/21,7	5/21,7	5/21,7	5/21,7	1/4,4						1/4,4	23/100,0
	Карагал		3/27,3	4/36,3			3/27,3	1/9,1							11/100,0
<i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх		2/50,0	2/50,0											4/100,0
	Сарыайгыр-низ			3/75,0	1/25,0										4/100,0
	Сайрамсу-верх		1/11,1	6/66,7	2/22,2										9/100,0
	Сайрамсу-низ	1/6,6	4/26,7	6/40,0	4/26,7										15/100,0
Всего / Доля, %	6	19	53	23	16	12	5	1	1	1	1	1	1	1	137
	4,4	13,9	38,7	16,8	11,7	8,8	3,6	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	100,0

предусмотренных геометрической системой. Здесь реализации подлежат все типы формы плодов, но только в удлинённых формах. В популяции реализуется 3-4 формы плодов, на одном растении одновременно развиваются 1-4 формы плодов.

Нами проанализированы плоды одной популяции барбариса цельнокрайнего, одной популяции барбариса монетного, который является гибридом барбарисов цельнокрайнего и илийского, а также одна популяция гибрида барбариса цельнокрайнего и барбариса продолговатого (комплексный гибрид) и одна популяция гибридов барбариса монетного и продолговатого (поликомплексный гибрид).

Реализованность форм плодов у этих генетических специфичностей показана в таблице 31. В исследованной популяции барбариса цельнокрайнего реализовано 11 форм плодов. Преобладают плоды удлинённо-овальной формы.

В популяции барбариса монетного реализовано все 12 форм плодов, предусмотренных геометрической системой их изменчивости. Преобладают шаровидные плоды.

В гибридной популяции барбариса цельнокрайнего и барбариса продолговатого реализовано 6 форм плодов, это в 1,5 раза больше, чем у комплексного гибрида барбариса продолговатого и почти в 2 раза меньше, чем у барбариса цельнокрайнего. В данном случае гибридизация вида с комплексным гибридом снижает разнообразие плодов вида, но превышает такое разнообразие комплексного гибрида. Преобладают удлинённо-конические и удлинённо-овальные плоды, но имеются и шаровидные, и изоконические плоды, которых не обнаружил у барбариса продолговатого.

В гибридной популяции барбарисов монетного и продолговатого реализовано только 4 формы плодов, три из которых удлинённые, как у барбариса продолговатого. Преобладают удлинённо-овальные плоды.

Число форм плодов, реализованных одним растением показано в таблице 32. У всех рассматриваемых в данной группе генетических специфичностей отсутствуют растения, реализующие только одну форму плода. У барбариса цельнокрайнего растение минимально реализует 3 формы плодов, а максимально – 9. Растения барбариса монетного реализуют 4 формы плодов, а максимально – 10. У гибрида барбариса цельнокрайнего и барбариса продолговатого растения реализуют 2-6 форм плодов, а у гибрида барбарисов монетного и продолговатого – 2-4 формы плодов.

Материалы, собранные по барбарису сибирскому (Таблица 33), из-за отсутствия у этого вида плодовых кистей, не позволяют напрямую установить характер изменчивости формы его плодов. Однако, очевидно, что и этот вид реализует геометрическую систему изменчивости плодов «Модификация воздушного шарика», реализуя в одной популяции 9 ее форм.

Результаты исследований изменчивости формы плодов барбарисов юга и юго-востока Казахстана сведены в таблицу 34. Из нее следует, что все выявленные здесь генетические специфичности барбариса реализуют формы плодов, предсказанные геометрической системой их изменчивости. Иные формы плодов барбарисами не реализуются. Это позволяет утверждать, что система

Таблица 31 – Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса цельнокрайнего и его красноплодных гибридов

Характер популяций	Популяции	Исследовано растений	Исследовано плодов	Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции													Число репродуктивных форм
				ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПГ	ИГ	УГ	ПЦ	ИЦ	УЦ		
<i>B. integerrima</i> Bunge	Сарыай-гыр-низ	15	1948	0,4	5,6	22,7	0,8	19,6	36,9	0,5	1,6	5,7		1,1	5,1	11	
<i>B. nummularia</i> Bunge	Сайрамсу-низ	15	1262	3,1	1,3	17,0	15,0	20,2	9,1	0,1	0,9	3,2	1,3	2,7	26,1	12	
<i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	6	295		0,3	40,0		0,7	42,3			3,1			13,6	6	
<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	5	72			8,3		6,9	75,1						9,7	4	

Таблица 32 – Число (числитель) и доля (% , знаменатель) растений, реализующих различное число форм плодов по исследованному популяциям барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов

Характер популяций	Популяции	Число форм плодов, реализованных растениями										Исследовано растений				
		2	3	4	5	6	7	8	9	10						
<i>B. integerrima</i> Bunge	Сарыайгыр-низ		1/6,7	4/26,7	1/6,7			2/13,3						3/19,9		15/100,0
<i>B. nummularia</i> Bunge	Сайрамсу-низ			2/13,3	3/19,9	3/19,9	4/26,8	4/26,7	1/6,7	1/6,7						15/100,0
<i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	1/16,7	2/33,3	2/33,3		1/16,7		1/6,7							6/100,0	
<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	3/60,0	1/20,0	1/20,0											5/100,0	

Таблица 33 – Число (числитель) и доля (% знаменатель) плодов различной формы в миксированной выборке популяции барбариса сибирского Ажжал

Классы формы плодов	Типы формы плодов				Всего
	Грушевидный (Г)	Овальный (О)	Конический (К)	Цилиндрический (Ц)	
Приплюснутые (П)	ПГ 28/1,4	ПО 8/0,4	ПК -	ПЦ -	36/1,8
Изоморфные (И)	ИГ 112/5,6	ИО=ИШ 38/1,9	ИК 4/0,2	ИЦ -	154/7,7
Удлиненные (У)	УГ 619/30,95	УО 1015/50,75	УК 79/3,95	УЦ 97/4,85	1810/90,5
Всего	759/37,95	1061/53,05	83/4,15	97/4,85	

разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика» является системой гомологической изменчивости формы плодов барбариса.

Генетическая специфичность барбариса может реализовывать треть или все разнообразие плодов, предусмотренное геометрической системой. На причинах такой вариабельности мы остановимся несколько позже. Здесь же хотим подчеркнуть, что популяция, относимая к данной генетической специфичности, может реализовывать меньшее разнообразие формы плодов чем специфичность в целом. Например, если барбарис илийский реализует все 12 форм геометрической системы, то в отдельной его популяции может быть реализовано лишь 5 форм плодов. Хотя есть и такие популяции этого вида, где реализованы все 12 форм плодов. Разнообразие формы плодов вида может не проявляться в отдельной популяции, а реализовываться только в их совокупности. Так в популяциях барбариса круглоплодного реализуется 9-11 форм плодов, а разнообразие вида составляет 12 форм.

Изменчивость формы плодов у барбариса не может быть отнесена к формовой изменчивости. Речь идет не только о том, что разнообразие форм плодов или его части может одновременно реализовываться одним растением, но и о том, что разнообразие форм плодов данного растения может изменяться во времени.

Интервалы частот переходов в плодовой кисти от одной формы плода к другой (0-100 %) у всех исследованных генетических специфичностей, образующих плодовые кисти, позволяют однозначно охарактеризовать изменчивость формы плодов как эпигенетическую. 12 форм плодов являются 12 эпигенетическими программами, которые могут быть реализованы геномом одного растения. Если растение реализует все 12 форм плодов, то его различными метамерами выполняются 12 эпигенетических программ. Число эпигенетических программ, реализуемых метамерами растения, может быть сокращенным вплоть до одной эпигенетической программы, выполняемой всеми метамерами растения.

Таблица 34 – Реализованность геометрической системы изменчивости формы плодов у исследованных генетических специфичностей барбариса и характеристики этой изменчивости

Генетические специфичности	Реализованность геометрической системы изменчивости				Число форм плодов одновременно реализуемых растением	Частота переходов от плода к плоду в плодовой кисти с изменением формы плода, %
	Генетической специфичностью		Популяцией			
	Число форм плодов	Доля (%) от их числа в системе	Число форм плодов	Доля (%) от их числа в системе		
<i>Berberis sibirica</i>	(9)	(75,0)	9	75	1-3	-
<i>Berberis iliensis</i>						
«Чистый вид»	12	100,0	5-12	42-100	1-12	0-100
Гибриды с <i>Berberis sphaerocarpa</i>	12	100,0	6-12	50-100	1-9	0-62,5
Промежуточные фенотипы между видом и гибридами	11	91,7	3-11	25-92	1-10	0-100
<i>Berberis sphaerocarpa</i>	12	100,0	9-11	75-92	1-10	0-100
<i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	(8)	(66,7)	8	66,7	2-6	0-75
<i>Berberis oblonga</i>	4	33,3	3-4	25-33	1-4	0-82
<i>Berberis integerrima</i>	(11)	(91,7)	11	92	3-9	31-90
<i>Berberis nummularia</i>	12	100,0	12	100	4-10	78-91
<i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i>	(6)	(50,0)	6	50	2-6	25-80
<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	(4)	(33,3)	4	33,3	2-4	0-100

Показанная нами гомологическая системность изменчивости формы плодов барбариса позволяет утверждать, что у всех исследованных генетических специфичностей этого рода имеется, безусловно связанный с генетическими системами «блок эпигенетической изменчивости формы плодов», который обязательно имеется и реализуется в каждой особи. Индивидуальная и популяционная реализация такого блока различны. Как показывают наши исследования, в популяции может реализовываться 3-12 эпигенетических программ блока, а у индивидуума – 1-12 таких программ. Очевиден вывод о популяционной и индивидуальной специфичности реализации барбарисом «блока эпигенетической изменчивости формы плодов», причем такая специфичность связана не только с генетической специфичностью популяции и индивидуума, но и с условиями их обитания, которые изменчивы во времени. Поэтому потенциально

изменчивы и популяционная, и индивидуальная специфичности разнообразия форм плода, изменяемая с модификацией условий произрастания.

Гибридизация генетических специфичностей барбариса влияет на реализацию разнообразия форм плодов, на работу «блока эпигенетической изменчивости формы плодов». Межвидовая гибридизация (*B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*; *B. iliensis* x *B. integerrima*) может не изменять разнообразия форм плодов, оставляя его равным системному разнообразию. Однако в этом случае происходят изменения числа эпигенетических программ, реализуемых одним растением. Оно либо становится меньшим, чем у родительских видов (*B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*), либо «промежуточным» между родительскими видами (*B. iliensis*, *B. integerrima*). В последнем случае у гибрида индивидульные растения минимально реализуют количество эпигенетических программ, чем растения их прародителей. При межвидовой гибридизации может происходить и снижение разнообразия форм плодов в сравнении с родительскими видами (*B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*). В этом варианте гибридизации происходит и снижение максимального числа форм плодов, реализуемых гибридными растениями, снижение числа реализуемых генетических программ.

При гибридизации вида с гибридным комплексом (*B. integerrima* x *B. oblonga*) потомство характеризуется промежуточными характеристиками между родителями: реализуемое число форм плодов оказывается промежуточным между полной характеристикой вида и сокращенной в 3 раза характеристикой комплекса. Под гибридным комплексом мы понимаем наличие у генетической специфичности «кровей» не менее чем трех видов.

При гибридизации гибридных комплексов происходит либо резкое сокращение разнообразия форм плодов и у новой генетической специфичности, и у ее индивидуумов (*B. oblonga*), либо такое разнообразие сохраняется на уровне минимального «родительского» (*B. nummularia* x *B. oblonga*).

Обобщая выше изложенное можно описать влияние гибридизации растений на разнообразие форм плодов следующим образом. Межвидовая гибридизация либо сохраняет число возможных эпигенетических программ, либо сокращает их разнообразие на треть. Формирование гибридного комплекса из двух гибридов сокращает реализацию разнообразия форм плодов на две трети в сравнении с предусмотренным геометрической системой. При возвратных скрещиваниях гибридного комплекса с одним из составляющих его видов формируются промежуточные характеристики разнообразия форм плодов между видом и комплексом. При возвратном скрещивании гибридного комплекса с одним из составивших его межвидовых гибридов эпигенетические программы реализуются также, как у гибридного комплекса. Наиболее существенным влиянием гибридизации является сокращение числа программ «блока эпигенетической изменчивости форм плодов». Оно минимально при межвидовом скрещивании и максимально при формировании комплекса трех видов.

ГЛАВА 6.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ТАКСОНОМИИ И ГИБРИДИЗАЦИИ БАРБАРИСОВ ЮГО-ВОСТОКА И ЮГА КАЗАХСТАНА

Проведенные молекулярно-генетические исследования барбарисов юго-востока и юга Казахстана выявили 10 генетических специфичностей. Шесть из них соответствуют традиционным «таксономическим» видам, однако характеризуются различными генетическими статусами. *B. sibirica*, *B. sphaerocarpa*, *B. iliensis* и *B. integerrima* показаны молекулярно-генетическими исследованиями как самостоятельные виды. *B. nummularia*, как показали молекулярно-генетические исследования, атрибутированные морфологическими исследованиями – межвидовой гибрид *B. integerrima* x *B. iliensis*. *B. oblonga* – комплексный гибрид, полученный от гибридизации межвидовых гибридов [*B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*] x [*B. integerrima* x *B. iliensis*]. Кроме двух выше показанных межвидовых гибридов, молекулярно-генетические исследования выявили межвидовой гибрид *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*. Кроме *B. oblonga* установлены еще два комплексных гибрида *B. oblonga* x *B. integerrima* и *B. oblonga* x *B. nummularia*.

Все произрастающие в юго-восточном и южном Казахстане виды барбариса, кроме *B. sibirica*, образуют межвидовые гибриды и комплексные гибриды. Из 10 выявленных молекулярно-генетическими исследованиями генетических специфичностей барбариса 60 % гибридные.

Межвидовая гибридизация - это не случайные «разовые» явления, а событие широко распространенное. Это в полной мере проявилось в наших исследованиях *B. iliensis*. Из 17 исследованных популяций предположительно этого вида, только 6 оказались «чистым видом», а в остальных в различной степени прослеживается влияние гибридизации с *B. sphaerocarpa*. Разная степень выраженности процессов гибридизации зависит от временного фактора ее реализации. У барбариса илийского и барбариса круглоплодного в популяциях Темирлик-верх и Усек, Большой Усек, где эти виды и произрастают совместно, мы наблюдали продукты «непосредственной гибридизации» - растения с переходными морфологическими характеристиками между родительскими видами. Такое гибридизационное событие не частое из-за фенологической репродукционной изолированности видов. Как показали наблюдения при интродукции, фенофазы *B. sphaerocarpa* на 1-1,5 недели опережают ритмику развития *B. iliensis*. Непосредственная гибридизация при совместном произрастании растений реализуется лишь при погодных условиях, когда феноритмика обоих видов вынужденно совпадает. В нормальные годы гибрид, следующий феноритмике *B. iliensis* скрещивается с растениями этого вида. Облик такого потомства «почти» такой же как у *B. iliensis*, но отличается от «чистого вида» наличием «малочленных» и отсутствием «многочленных» плодовых кистей (см. главу 4). По молекулярно-генетическим характеристикам это гибриды, которые можно определить, как «выраженные». Выраженные гибриды произрастают в популяциях где непосредственная гибридизация отсутствует как минимум многие-многое годы. Достаточно вспомнить о гибриде *B. integerrima* x

B. iliensis в Западном Тянь-Шане, чтобы представить себе, как эволюционно долго может сохраняться выраженная гибридизация при отсутствии в природных популяциях одного из родителей. И тем не менее популяция «выраженных гибридов», генетически замкнутые сами на себя, постепенно вырождаются в «стародавние гибриды», утратив свойства гибридов, но и не обретая свойства «чистого вида». Таковые популяции с промежуточными фенотипами барбариса илийского (глава 4).

Исследованные нами юго-восточный и южный регионы Казахстана контрастно различаются по наличию в них видов и гибридов барбариса (Таблица 35). В юго-восточном регионе преобладают виды и имеется лишь один обсуждаемый нами межвидовой гибрид. Мы показали в таблице 35 *B. sibirica* в скобках, так как брали для исследований растения с Тарбагатая. Как было показано в главе 2, имея всего один сбор *B. sibirica* из Джунгарского Алатау, весьма возможно, что под воздействием глобального потепления вид «ушел» из юго-восточного Казахстана.

В южном регионе выявлен лишь один вид, но зато межвидовых гибридов 2 и имеются 3 комплексных гибрида. Если юго-восточный Казахстан (даже при исключении *B. sibirica*) – «край видов», то южный Казахстан – «край гибридов» барбариса. Что определяет такую дифференцировку?

Южный Казахстан теплее юго-восточного. В условиях потепления климата Земли это становится еще заметнее. Еще Ч. Дарвин заметил, что от избыточного тепла растения «убегают в горы» [82]. Так происходит и с барбарисами южного Казахстана, причем гибридизация становится для них гарантией успешности и ускорения такого бегства. Как показывают данные таблиц 36-39, один из родителей будущего гибрида уже адаптировался к горной жизни и ведет за собой, расселяет потомство второго родителя. В каждой паре реализованных скрещиваний генетических совокупностей один родитель «расселяющий», «проводник», а другой «расселяемый», ранее не поднимающийся в горы так высоко. С генами «расселяющего» гибридное потомство надежно осваивает более высокие места обитания. Можно сказать, что в данном случае гибридизация – путь ускоренной адаптации к новым условиям за счет приспособленности к ним одного из родителей. Межвидовые и межгибридные гибридизации – в принципе один механизм ускоренного поднятия в горы ранее к ним не приспособленных геномов, за счет их «связи» с геномами приспособленными.

Однако, ни что не достается просто так, за преимущества гибридизации гибридам приходится «платить», сокращение разнообразия эпигенетических программ развития плодов (Таблица 40). К этому ведет и межвидовая, но главным образом комплексная гибридизация. Возвратное скрещивание комплексного гибрида несколько расширяет возможности потомства по реализации эпигенетических программ. А вот возвратное скрещивание гибридного комплекса с межвидовым гибридом, бывшим одним из его родителей такого эффекта не дает.

Очевидно, что гибридизация барбарисов, не смотря на создаваемые ею эпигенетические ограничения, объективный и эффективный путь их ускоренной адаптации к потеплению климата.

В. Грант выделил древесные растения в особую группу растений «со свободным не родственным скрещиванием и более или менее не специализированными цветками. Разные виды совместимы друг с другом, плодovиты при скрещиваниях, и их хромосомы гомологичны в широких пределах. В природе виды изолированы или полу изолированы посредством экологических или других внешних факторов» [83]. В этой группе снятие обычно существующих барьеров задано ведет к формированию «гибридных видов». Для организмов такой группы межвидовая гибридизация будет естественным и важнейшим механизмом эволюционного процесса [84].

Таблица 35 – Произрастание различных генетических специфичностей барбариса по регионам юго-востока и юга Казахстана

Генетические специфичности	Регионы	
	Юго-восточный Казахстан: Джунгарский Алатау, Кетмень, Кунгей и Терской Алатау, Заилийский Алатау	Южный Казахстан, Киргизский Алатау, Западный Тянь-Шань
Виды	<i>B. sibirica</i> <i>B. sphaerocarpa</i> <i>B. iliensis</i>	<i>B. integerrima</i>
Межвидовые гибриды	<i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> <i>B. integerrima</i> x <i>B. iliensis</i> = <i>B. nummularia</i>
Комплексные гибриды с участием видов		[<i>B. integerrima</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>] x [<i>B. integerrima</i> x <i>B. iliensis</i>] = <i>Berberis oblonga</i> <i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i> <i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>

Таблица 36 – «Расселяющий» и «расселяемый» предки межвидового гибрида *Berberis iliensis* - *Berberis sphaerocarpa* (Джунгарский Алатау)

Генетические специфичности		
Расселяющая	Расселяемая	Межвидовой гибрид
<i>B. sphaerocarpa</i>	<i>B. iliensis</i>	<i>B. nummularia</i>
1220-1570	370-905	1170-1250
Высотные характеристики мест произрастания, м над уровнем моря		

Таблица 37 – «Расселяющий» и «расселяемый» предки межвидового гибрида *V. nummularia*, хребет Огем, Западный Тянь-Шань

Генетические специфичности		
расселяющая	расселяемая	Межвидовой гибрид
<i>V. integerrima</i>	<i>V. iliensis</i>	<i>V. nummularia</i>
1440-1525	370-905	1410-1415
Высотные характеристики мест произрастания, м над уровнем моря		

Таблица 38 – «Расселяющий» и «расселяемый» предки межвидового гибрида *V. sphaerocarpa* x *V. integerrima* (Киргизский Алатау)

Генетические специфичности		
расселяющая	расселяемая	Межвидовой гибрид
<i>V. sphaerocarpa</i>	<i>V. integerrima</i>	<i>V. sphaerocarpa</i> x <i>V. integerrima</i>
1220-1570	1440-1525	1510-1550
Высотные характеристики мест произрастания, м над уровнем моря		

Таблица 39 – «Расселяющий» и «расселяемый» предки генетического комплекса *V. oblonga* x *V. integerrima* на хребте Огем, Западный Тянь-Шань

Генетические специфичности		
расселяющая	расселяемая	Межвидовой гибрид
<i>V. oblonga</i>	<i>V. integerrima</i>	<i>V. oblonga</i> x <i>V. integerrima</i>
1490-2015	1440-1525	1500-1560
Высотные характеристики мест произрастания, м над уровнем моря		

Таблица 40 – Гибридизация и системная изменчивость формы плодов барбарисов юго-восточного и южного Казахстана

Характер генетической специфичности	Свойства системной изменчивости формы плодов
1	2
«Чистый вид»	Специфичность способна реализовывать все 12 форм плодов геометрической системы «Модификации Воздушного шарика». Такое же разнообразие форм плодов, может быть реализовано популяцией и даже одним растением; но популяционные характеристики могут снижаться до 5 форм, индивидуальные - до одной

Продолжение таблицы 40

1	2
«Межвидовой гибрид»	Специфичность способна реализовывать либо все 12 форм, либо только 8. В популяции может реализовываться 3-10 форм, индивидуально – 1-8 форм
Комплексные гибриды (участие в генетической специфичности генетического материала не менее трех видов)	Специфичность реализует 4 формы плодов, популяции реализуют 3-4 формы, растение 1-4 формы
Возвратное скрещивание комплексного гибрида с одним из участвующих в его генетической структуре видов	Промежуточные характеристики по разнообразию форм как у генетической специфичности, так и у ее популяций и индивидумов
Возвратное скрещивание с межвидовым гибридом, участвовавшим в создании комплекса гибрида	Разнообразие форм плодов как и у комплексного гибрида

Межвидовая гибридизация растений традиционно огорчает ученых-систематиков. Еще в 1940 году В. Л. Комаров [53] выделил три типа видов покрытосеменных растений: чистые, криптогибриды и феногибриды. Под «чистыми» он понимал виды без влияния гибридизационных процессов. «Криптогибриды» - скрытые гибриды, считаемые обычными видами, но с недоразвитой в следствии гибридизации пылью. «Феногибриды» или «признанные гибриды», характеризующиеся сильной плодовитостью, способностью поддерживать свое единство, независимо от новых скрещиваний жить своей жизнью, независимой от видов-родителей. Феногибриды предлагалось рассматривать как самостоятельные виды. В настоящее время имеются разночтения в таксономических статусах гибридных видов растений [34]. Межвидовая гибридизация является одной из важных причин несводимости вида к однозначному морфологическому «прототипу». На это очень убедительно указал М. Г. Попов, который писал: «Всякий вид в различных местах своего ареала подвергается различным гибридизационным влияниям со стороны других, в первую очередь близких видов, в следствие чего его структура (подвидовая, расовая и т.д.) усложняется, его отношения с другими видами запутываются, чистота признаков стирается, и в результате получается та необычайно сложная картина взаимоотношений между видами, которая хорошо известна каждому систематику, особенно монографу, и которая препятствует установить строгие границы между видами рода, между разновидностями вида и т.д.» [85].

Очевидно, что в описанной М. Г. Поповым ситуации, однозначность видового признака теряет смысл. Вид может характеризоваться определенным спектром изменчивости того или иного признака. Такая изменчивость может быть случайной, но может быть и закономерной, систематической, как мы показали, эпигенетической. Вид заданно изменчив и подвижен во времени. Вспомним трансформацию «выраженных гибридов» в «стародавнии». Это одни из граней такой подвижности. Вид однозначно не охарактеризуешь не только «эталоном» признака, но и детальной

статистической «обработкой» популяций. Вспомним главу 4 нашей книги, где было показано, что межпопуляционные различия в пределах вида, не позволяют статистическим методам разграничивать видовые и прочие генетические специфичности. Вид - это генетическая специфичность, которую следует устанавливать методом молекулярной генетики. Так сейчас и стараются поступать. При таком подходе гибрид, даже комплексный, столь же объективен и правомерен, как вид. Он, как и вид, представляет собой различимую генетическую специфичность. Главное, что гибриды объективны и более глубоко понимаемы в том смысле, что у них прослеживаются «родительские истоки». Все хорошо, но как определить вид, а тем более гибрид «на глаз», без генетических исследований. «Непосредственные» гибриды на глаз различны, а вот «выраженные» без молекулярно-генетической подсказки просто так не одолеешь. Не обойтись без молекулярно биологических анализов, ни для однозначной идентификации вида, ни для такой же идентификации гибрида. Вывод не новый, но объективный. Что касается общих классификационных принципов, то здесь, на наш взгляд, следует быть прагматиками. Для межвидовых гибридов, еще не получивших «собственного имени» более информативно гибридное имя с упоминанием обоих родителей. Если межвидовой гибрид уже имеет свое имя, ну, например, *Berberis nummularia*, то за ним в скобочках в таксономической сводке должно стоять (= *B. integerrima* x *B. iliensis*). Тоже можно сказать и о комплексных гибридах с установленным именем. Если комплексный гибрид, по выражению В.Л. Комарова, является феногибридом, таким как *B. oblonga*, «имя собственное» для него весьма полезно, чтобы вне таксономических сводок «обзывать» его можно было коротко. Для комплексных гибридов с пока еще непонятным статусом, лучше применить хоть длинное, но объективное название со всеми его родителями. Иначе наплодим новых названий, в которых сами запутаемся.

В таблице 41 сведены результаты наших исследований, которые требуют тех или иных практических «следствий». Важнейший из них – пересмотр представлений о *B. iliensis* с признанием сокращения его природного ареала, лежащего только в границах Казахстана. Этот вид эндем нашей Республики, «краснокнижный» вид, который необходимо сохранить *ex-situ* прежде всего в нижеилийских популяциях, которые из-за колебаний уровня воды в реке Или сейчас под угрозой исчезновения.

Таблица 41 – Результаты исследований, предполагающие практические следствия

Результаты	Практические следствия
1	2
1. Установлена гибридизация <i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> ; установлены виды и гибриды	- <i>B. iliensis</i> произрастает в нижнем и среднем течении р. Или – эндем Казахстана -Краснокнижный вид сохраняется <i>in-situ</i> только ГНПП «Алтын-Емель». Необходимо принять меры по сохранению <i>in-situ</i> и <i>ex-situ</i> нижеилийских популяций -Гибрид произрастает в среднем и верхнем течении реки Или и по ее притокам. Эндем Казахстана и Западного Китая

Продолжение таблицы 41

1	2
1. Установлена гибридизация <i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> ; установлены виды и гибриды	-Как производное «краснокнижного» вида, гибрид должен получить охранный статус. Сохраняется in-situ в ГНПП «Алтын-Емель» и на Чарынском массиве
2. Установлено, что в казахстанском Киргизском Алатау <i>B. sphaerocarpa</i> не произрастает, а присутствует гибрид <i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	-Уточнить ареалогическую характеристику вида, исключая из него Киргизский Алатау -Внести изменения в гербарии и семенные фонды, исправив принадлежность образцов на <i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>
3. Установлено, что <i>B. nummularia</i> является межвидовым гибридом <i>B. integerrima</i> x <i>B. iliensis</i>	-Внести данные уточнения в таксономическую характеристику вида
4. Установлено, что <i>B. oblonga</i> является комплексным гибридом <i>B. nummularia</i> x <i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	-Внести данные уточнения в таксономическую характеристику вида
5. Установлено формирование комплексных гибридов при возвратных скрещиваниях	-Внести данную характеристику в описание видов <i>B. oblonga</i> , <i>B. integerrima</i> , <i>B. nummularia</i>

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые с помощью молекулярно-генетических исследований, «верифицированных» морфологическими исследованиями, уточнен видовой состав барбарисов юго-востока и юга Казахстана с учетом процессов межвидовой и комплексной гибридизации. Показано, что *Berberis nummularia* Bunge является межвидовым гибридом *B. integerrima* Bunge x *B. iliensis* M. Pop., а *Berberis oblonga* (Regel) C. K. Schneid., является комплексным гибридом *B. nummularia* Bunge x (*B. sphaerocarpa* Kar. et Kir. x *B. integerrima* Bunge). Выявлены еще две подобные гибридные комплексные генетические специфичности.

Уточнен природный ареал *Berberis iliensis* M. Pop., который является эндемом Казахстана, обитая в нижнем и в среднем (ГНПП «Алтын-Емель») течении реки Или, где этот «краснокнижный» вид Казахстана подлежит охране *in situ*. Популяции, приписываемые ранее *B. iliensis*, располагаются по притокам р. Или (Шелек, Чарын, Темирлик, Усек), а также популяции, расселенные по реке Или от впадения в нее р. Чарын и выше по течению являются популяциями межвидового гибрида *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*. Гибридные популяции произрастают также ГНПП «Алтын Емель», где они чередуются с *B. iliensis*. Межвидовой гибридом *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*, входивший ранее в состав *B. iliensis*, должен рассматриваться как самостоятельный подохраненный объект как «Красной книги Казахстана», так и для специальных охранных мероприятий.

Впервые установлено, что в Казахском Киргизском Алатау *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir. не произрастает, замещаясь межвидовым гибридом *B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*. На примере *B. sphaerocarpa* и его гибридов показано, что статистическая обработка данных морфологических исследований не ведет к пониманию генетических специфичностей вида, так как статистической достоверностью характеризуются отличия между популяциями одной и той же генетической специфичности. Для разграничения генетических специфичностей (*B. iliensis* и его гибриды) больше подходит анализ встречаемости в популяциях среднего для растения числа цветоножек в плодовых кистях.

На примере *B. iliensis* и его гибридов с *B. sphaerocarpa* показано, что межвидовая гибридизация может иметь три стадии: «непосредственная гибридизация» (при совместном произрастании гибридизирующих видов); «выраженная гибридизация» (оба родителя в таких ситуациях могут не присутствовать, но молекулярно-генетические и морфологические характеристики растений определяют их как гибридные); «промежуточная» и «остаточная гибридизация» (растения в популяции утратили внешние признаки гибридов, но и не «вернулись» к полным характеристикам «чистого вида»).

Н.И. Вавилов отмечал, что изменчивость формы органов растений по форме может быть сведена к геометрическим схемам, причем возможна обусловленность такой изменчивости форм органов геометрической системностью их разнообразия.

На основании представлений Н.И. Вавилова об изменчивости формы плодов яблонь, дынь, томатов, перцев, тыкв, арбузов и их дополнении нами разработана геометрическая система разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика».

Во времена после Н.И. Вавилова биология не только установила сущность, носителей генетической информации, механизмы ее сохранения и изменения, но и раскрыла новые причины изменчивости организмов. В основе морфологических изменений могут лежать эпигенетические процессы. Предложенная К.Х. Уоддингтоном эпигенетика, изучающая взаимодействия между генами и фенотипом, имеет одним из своих направлений раскрытие закономерностей морфогенеза организма и его органов. В молекулярно-генетическом аспекте эпигенетика – это те процессы, которые происходят «рядом с генами», не нарушая и не изменяя структуру генома организма. Спецификой эпигенетики являются не гены сами по себе, а скоординированность, согласованность их «работы». Системы эпигенетической наследственности отличия от генетических. Эпигенетические системы могут иметь сходные изменения в более чем одной клетке организма и даже более чем у одного организма. Они могут продуцировать быстрые обратимые скоординированные и наследуемые изменения. В то же время системы эпигенетической наследственности могут лежать в основе неиндуцированных изменений, индуцированных, но не адаптивных изменений, а также изменений, которые очень стабильны. Частота таких изменений может широко варьировать – от 0 до 100 %.

Наши исследования барбарисов юга и юго-востока Казахстана показали, что все выделенные в регионе генетические специфичности барбариса реализуют формы плодов, «предсказанные» геометрической системой их изменчивости. Иные формы плодов барбарисом не реализуются. Система разнообразия форм плодов «Модификация воздушного шарика» является системой гомологической эпигенетической изменчивости формы плодов барбариса.

Популяция, относимая к генетической специфичности, реализующей геометрическую систему изменчивости плодов, может реализовывать меньшее разнообразие форм плодов, чем специфичность в целом. Например, если барбарис илийский реализует все 12 форм геометрической системы, то в отдельной его популяции может быть реализовано лишь 5 форм плодов. Хотя есть и такие популяции этого вида, где реализованы все 12 форм плодов. Разнообразие формы плодов вида может не проявляться в целом в его популяции, и реализовываться только в их совокупности. Так в популяциях барбариса круглоплодного реализуется 9-11 форм плодов, а разнообразие вида составляет 12 форм.

Изменчивость формы плодов у барбариса не может быть отнесена к формовой изменчивости. Речь идет не только о том, что все разнообразие форм или его часть могут одновременно реализовываться одним растением, но и о том, что разнообразие форм плодов данного растения может изменяться во времени. Изменчивость форм плодов не является неизменной, «заданной» характеристикой растения или популяции, а является потенциально изменяемой во времени.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ:

1. Ruas P. M., Ruas C. F., Rampim L., Carvalho V. P., Ruas E. A., Sera T. Genetic relationship in *Coffea* species and parentage determination of interspecific hybrids using ISSR (Inter- Simple Sequence Repeat) markers // *Genetics and Molecular Biology*. – 2003. – Vol. 26, №3. – P. 319-327.
2. Gupta K., Prem D., Negi M. S., Agnihotri A. ISSRs: An efficient tool to characterize interspecific F1 hybrids of Brassica species // *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress*. Brisbane, Australia. –2004: [информационный ресурс] - http://www.regional.org.au/au/asa/2004/poster/3/4/4/1974_agnihotria.htm.
3. Xiao L.- Q., Ge X. - J., Gong X., Hao G., Zheng S.- X. ISSR variation in the endemic and endangered plant *Cycas guizhouensis* (Cycadaceae) // *Annals of Botany*. – 2004. – №94. – P. 133-138.
4. Sica M., Gamba G., Montieri S., Gaudio L., Aceto S. ISSR markers show differentiation among Italian populations of *Asparagus acutifolius* L. // *BMC Genetics*. – 2005. – Vol.6, №17: [информационный ресурс] - <http://www.biomedcentral.com/1471-2156/6/17>.
5. Dong Y. H., Chen J. M., Gituru R. W., Wang Q. F. Gene flow in populations of the endangered aquatic fern *Ceratopteris pteridoides* in China as revealed by ISSR markers // *Aquatic Botany*. – 2007. – Vol.87, №1. – P. 69-74.
6. Song Z., Guan Y., Rong J., Xu X., Lu B.-R. Inter-simple sequence repeat (ISSR) variation in populations of the cutgrass *Leersia hexandra* // *Aquatic Botany*. – 2006. – Vol. 84. – P. 359-362.
7. Kimball R. T., Crawford D. J., Page J. R., Harmon P. J. Inter-simple sequence repeat (ISSR) diversity within *Monarda fistulosa* var. *brevis* (Lamiaceae) and divergence between var. *brevis* and var. *fistulosa* in West Virginia // *Brittonia*. – 2001. – №53(4). – P. 511-518.
8. Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J. B. A plant DNA miniprep: version II // *Plant molecular biology reporter*. – 1983. – Vol.1, №4. – P. 19-21.
9. Semagn K., Bjørnstad Å, Ndjiondjop M. N. An overview of molecular marker methods for plants // *African Journal of Biotechnology*. – 2006. – № 5 (25). – P. 2540-2568.
10. Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Molecular Biology and Evolution*. – 2007 – № 24. – P. 1596-1599.
11. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. –2000. – №155. – P. 945-959.
12. Jakobsson M. & Rosenberg N. A. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure // *Bioinformatics*. – 2007. – Vol.23. – P. 1801-1806.

13. Rosenberg N. A. Distruct: a program for the graphical display of population structure// Mol.Ecol. Notes. – 2004. – Vol.4. –P. 137-138.
14. Earl Dent A. and von Holdt, Bridgett M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method// Conservation Genetics Resources. – 2012. – Vol. 4 (2). – P. 359-361.
15. Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting / Nucleic Acids Res. 1995 Nov 11;23(21):4407-14.
16. Doyle, J.J.; Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue / Focus v.12, p.13-15, 1990.
17. Pritchard JK1, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data / Genetics. 2000 Jun;155(2):945-59
18. Jakobsson M, Rosenberg NA. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure / Bioinformatics. 2007. Jul 15;23(14):1801-6. Epub 2007 May 7.
19. Rosenberg NA. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure /Molecular Ecology Notes (2004) 4, 137 – 138.
20. Тахтаджан А.Л., Каценко Б.Н. Семейство барбарисовые / Жизнь растений. Т. 5.1 – М., 1980. С. 205-209.
21. Бердиев Э.Т., Чоршанбаев Ф. Биоразнообразиие рода *Berberis L.* в Центральной Азии. // В сб.: Сохранение и устойчивое использование биоразнообразия плодовых культур и их диких сородичей. Материалы международной научно-практической конференции, 23-26 августа 2011 г. – Ташкент, 2012. – С. 66-71.
22. Байменов К.И. Разнообразие, распространение и сохранение целевых плодовых культур и их диких сородичей в республиках Центральной Азии // В сб.: Сохранение и устойчивое использование биоразнообразия плодовых культур и их диких сородичей. Материалы международной научно-практической конференции, 23-26 августа 2011 г. – Ташкент, 2012. – С. 52-55.
23. Чекалин С.В., Нурмуратулы Т.Н., Есболаева Б.М. Количество и распространение диких сородичей плодовых культур в Казахстане. // В сб.: сохранение и устойчивое использование биоразнообразия плодовых культур и их диких сородичей. Материалы международной научно-практической конференции, 23-26 августа 2011 г. – Ташкент, 2012. – С. 123-126.
24. Флора Казахстана. Том IV. – Алма-Ата, 1961. – 548 с.
25. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Том 1. – Алма-Ата, 1969. – 644 с.
26. Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Том III. – Ташкент, 1972. – 268 с.
27. Бердиев Э. Т., Чоршанбиев Ф. Биоразнообразиие рода *Berberis L.* в Центральной Азии. – В сб.: Сохранение и устойчивое использование биоразно-

- образия плодовых культур и их диких сородичей. – Bioersivity International – Ташкент, 2012. С. 66-71.
28. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. – Ленинград, 1981. -510 с.
29. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб, 1995. – 992 с.
30. Абдуллина С. А. Список сосудистых растений Казахстана. – Алматы, 1999. – 187 с.
31. Слизык Л. Н. О некоторых критических видах барбариса из Средней Азии. – Новости систематики растений – М., - Л., 1964. С. 79-89.
32. Флора Таджикской ССР. Том IV. – Л., 1975. – 575 с.
33. Чекалин С. В., Мухитдинов А. С., Зайченко О. П., Набиева С, В., Масалова В. А., Пожарский А. С. Естественная гибридизация *Berberis iliensis* M. Pop., и *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. – В сб.: Сохранение и рациональное использование генофонда диких плодовых лесов Казахстана. – Алматы, 2013. С. 140-145.
34. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. – Новосибирск, 2006. – 223 с.
35. Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области - Новосибирск, 1975. – 290 с.
36. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America – New York, 1949. – 996 p.
37. Хромосомные числа цветковых растений – Л., 1980. – 344 с.
38. Rezaei M., Ebadi A., Reim S., Fatahi R., Balandary A., Farrokhi N., Hanke M.-V. Molecular analysis of Iranian seedless barberries via SSR // Scientia Horticulturae. – 2011. – №129. – P. 702-709.
39. Allen J. M., Obae S. G., Brand M. H., Silander J. A., Jones K. L., Nunziata S. O., Lance S. L. Development and characterization of microsatellite markers for *Berberis thunbergii* (Berberidaceae) //American Journal of Botany. – 2012. – P. 220-222.
40. Чекалин С.В., Мухитдинов А. С., Зайченко О. П., Масалова В. А. Оценка возрастного состава и состояния природных популяций барбариса илийского – В сб.: Актуальные проблемы геоботаники – Алматы, 2011. С. 235-241.
41. Мухитдинов Н.М., Нестерова С.Г., Аметов А.А., Абидкулова К.Т. Возрастная структура популяций и изменчивость эндемика *Berberis iliensis* M. Pop – в сб.: В сб.: Актуальные проблемы геоботаники – Алматы, 2011. С. 210-215.
42. Смикенов И.Т., Акишев Ж.Д., Алтыбаева Н. А., Мухитдинов Н. М., Бисенбаев А.К. Оценка генетического полиморфизма популяции *Berberis iliensis* Или-Балхашского региона на основе ISSR-маркеров //Доклады Национальной Академии наук Республики Казахстан. – 2012. – №4. – С. 49-57.

43. Джолдыбаева Б., Алтыбаева Н.А., Аимбетов Р.С., Смаилов Б., Мухитдинов Н.М., Бисенбаев А.К. Оценка генетического полиморфизма популяции *Berberis iliensis* на Или-Балхашском регионе Казахстана // Доклады Национальной Академии Наук РК. – 2012. – Т 1. – С. 59-64.
44. Пожарский А. С., Галиакпаров Н.Н. Использование техники ISSR-PCR для доказательства межвидовой гибридизации *Berberis iliensis* М. Поп. И *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. // Сборник материалов Международной конференции студентов и молодых ученых «Мир науки». – Алматы, 2013. – С. 228-229.
45. Чекалин С.В., Мухитдинов А. С., Зайченко О. П., Масалова В. А., Бабай И. В., Ишаева А. Н., Исабаев С. О., Исмаиловой Н. А. Современное состояние природного ареала барбариса илийского – В сб.: Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана (Байтеновские чтения – 3) – Алматы, 2014. С. 131-136.
46. Pozharsky A.S., Chekalin S.V. Molecular study of *Berberis iliensis* M. Pop. and *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. Wild populations in South-East Kazakhstan using ISSR markers / International Journal of Biology and Chemistry. V.8, № 1. 2015. P. 15-20.
47. Chekalin S.V. The system of homological epigenetical variability of fruit's forms of *Berberis iliensis* M. Pop. and *Berberis sphaerocarpa* Kar. Et Kir. / “Conservation and sustainable use of gene fund of plant world in Eurasia at the present stage” International scientific conference within “Day of Kazakhstan” (September 3, 2016, EXPO -2016 Antalya, Turkey)- Antalya, 2016. P. 76-77
48. Sitpayeva G.T., Chekalin S.V., Massalova V.A., Isabaev S.A., Ismailova N.A., Ishaeva A.N. The resistance of natural populations *Berberis iliensis* M. Pop. and the way to it's protection / “Conservation and sustainable use of gene fund of plant world in Eurasia at the present stage” International scientific conference within “Day of Kazakhstan” (September 3, 2016, EXPO -2016 Antalya, Turkey)- Antalya, 2016. P. 120-121
49. Чекалин С.В., Пожарский А.С., Масалова В.А., Ишаева А.Н., Исмаилова Н.А., Набиева С.В., Жунусов Г.С., Елисеева А.И. Географическая изменчивость барбариса круглоплодного / Изучение, сохранение и рациональное использование растительного мира Евразии – Алматы, 2017. С. 448-452.
50. Чекалин С.В., Масалова В.А., Ишаева А.Н., Исмаилова Н.А., Набиева С.В. Популяционная и индивидуальная изменчивость формы плодов барбариса илийского // Изучение, сохранение и рациональное использование растительного мира Евразии – Алматы, 2017. С.452-457.
51. Чекалин С.В. Эпигенетическая гомологическая изменчивость формы плодов растений - Алматы, 2017. - 92 с.
52. Флора СССР. – Т. 7. – М. – Л., 1937. – 792 с.
53. Комаров В.Л. Учение о виде у растений (страницы из истории биологии) – М. – Л., 1940. – 212 с.

54. Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 2. – Л., 1980. – 144 с.
55. Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Часть 2. – Растения. – Алма-Ата, 1981. – 263 с.
56. Красная книга Казахстана. Т. 2. – Растения. – Астана, 2014. – 452 с.
57. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Пер. с англ. // КВИЦ, 2004. – 418 с.
58. Жимулев И. Ф. Общая и молекулярная генетика. Глава 4: Изменчивость наследственного материала. –1998: [информационный ресурс] - <http://www.nsu.ru/education/biology/genetics/glava4.pdf>
59. Paplauskienė V., Dabkevičienė G., Pašakinskienė I. Molecular characterization of interspecific clover hybrids using ISSR markers // Agriculture. – 2007. – Vol. 94, № 4. – P. 111-119.
60. Narendrula R., Nkongolo K. K. Genetic variation in *Picea mariana* × *P. rubens* hybrid populations assessed with ISSR and RAPD markers // American Journal of Plant Sciences. – 2012. – Vol. 3. – P. 731-737.
61. Modareskia M., Darvishzadeh R., Hassani A., Kholghi M. Molecular diversity within and between Ajowan (*Carum copticum* L.) populations based on inter simple sequence repeat (ISSR) markers // Journal of Plant Molecular Breeding. – 2012. – Vol.1, №1. – P. 51-62.
62. Rezaei M., Ebadi A., Reim S., Fatahi R., Balandary A., Farrokhi N., Hanke M.-V. Molecular analysis of Iranian seedless barberries via SSR // Scientia Horticulturae. – 2011. – №129. – P. 702-709.
63. Allen J. M., Obae S. G., Brand M. H., Silander J. A., Jones K. L., Nunziata S. O., Lance S. L. Development and characterization of microsatellite markers for *Berberis thunbergii* (Berberidaceae) // American Journal of Botany. – 2012. – P. 220-222.
64. Kumar P., Gupta V.K., Misra A.K., Modi D. R., Pandey B. K. Potential of Molecular Markers in Plant Biotechnology // Plant Omics Journal. – 2009. – № 2(4). – P. 141-162.
65. Sharma A., Namdeo A. G., Mahadik K.R. Molecular markers: new prospects in plant genome analysis // Phcog rev. – 2008. – Vol 2, № 3. – P. 23-34.
66. Айала Ф, Кайгер Дж. Современная генетика: в 3 т. – Т. 3. – Пер. с англ. – М: Мир, 1988. – 335 с.
67. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1980. – 293 с.
68. Биологический энциклопедический словарь – М., 1986. -831 с.
69. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. – М., 1974. -360 с.
70. Vavilov N. I. The Law of homologous series in variation – J. Genet., V. 12, N1, 1922. P. 49-89.
71. Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система – В кн.: Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Л., 1987. С. 160-180.

72. Драгавцев В. А. Уроки эволюции генетики растений – Биосфера, Т. 4, № 2, 2012. С. 251-262.
73. Гвоздев В. В. Регуляция активности генов, обусловленная химической модификацией (метилованием) ДНК – Соросовский образовательный журнал, № 10, 1999. С. 11-17.
74. Киринович С. С., Левитес Е. В. Факторы, влияющие на эпигенетическую изменчивость у растений – В сб.: Эпигенетика растений – Новосибирск, 2005. С. 144-161.
75. Waddington C. H. The strategy of gone – London, 1957. – 340 p.
76. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции – В кн.: На пути к теоретической биологии – М., 1970. С. 108-115.
77. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к эволюционной мерономии – Екатеринбург, 2005. – 640 с.
78. Эпигенетика растений – Новосибирск, 2005. – 374 с.
79. Plant Epigenetics – University of Leeds, UK, 2005. – 320 p.
80. Яблонка Е., Лэмб М.Дж. Эпигенетическая наследственность и эволюция // Цитология. Т. 45. № 11. 2003. С. 1057-1072.
81. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Л., 1987. – 256 с.
82. Чекалин С.В., Ситпаева Г.Т., Масалова В.А. Расселение и холодоустойчивость древесных растений Евразии. Т. 1 – Алматы, 2012. – 184 с.
83. Грант В. Видообразование у растений. – М., 1984. / 528 с.
84. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – Т.1. – М., 1990. – 348 с.
85. Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Т. 17, № 1. – 1927. – С. 221-290.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. Объекты и методы исследований	4
ГЛАВА 2. Традиционные представления о таксономии барбарисов и их расселению в Казахстане	11
ГЛАВА 3. Молекулярно-генетическое уточнение таксономии барбарисов юго-восточного и южного Казахстана	29
ГЛАВА 4. Изменчивость количественных характеристик органов плодоношения и семян барбарисов юго-востока и юга Казахстана	35
ГЛАВА 5. Изменчивость качественных характеристик барбарисов юго-востока и юга Казахстана – системная изменчивость формы плодов	55
ГЛАВА 6. Новые представления о таксономии и гибридизации барбарисов юго-востока и юга Казахстана	68
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	75
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ	77

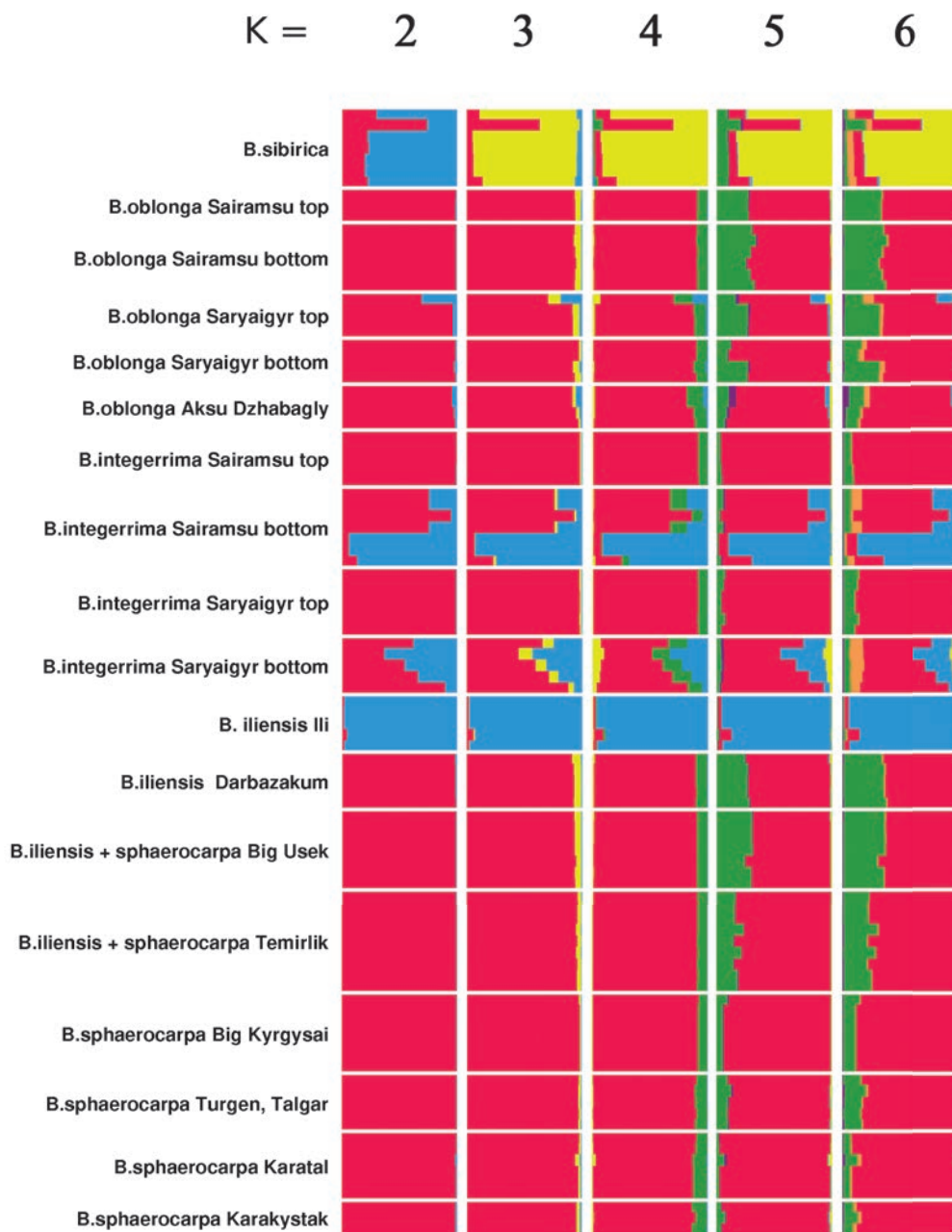


Рисунок 4 – Результаты работы программы STRUCTURE 2.3.4 с набором данных, включающим популяцию барбариса сибирского. Показаны варианты с разделением на количество групп от 2 до 6

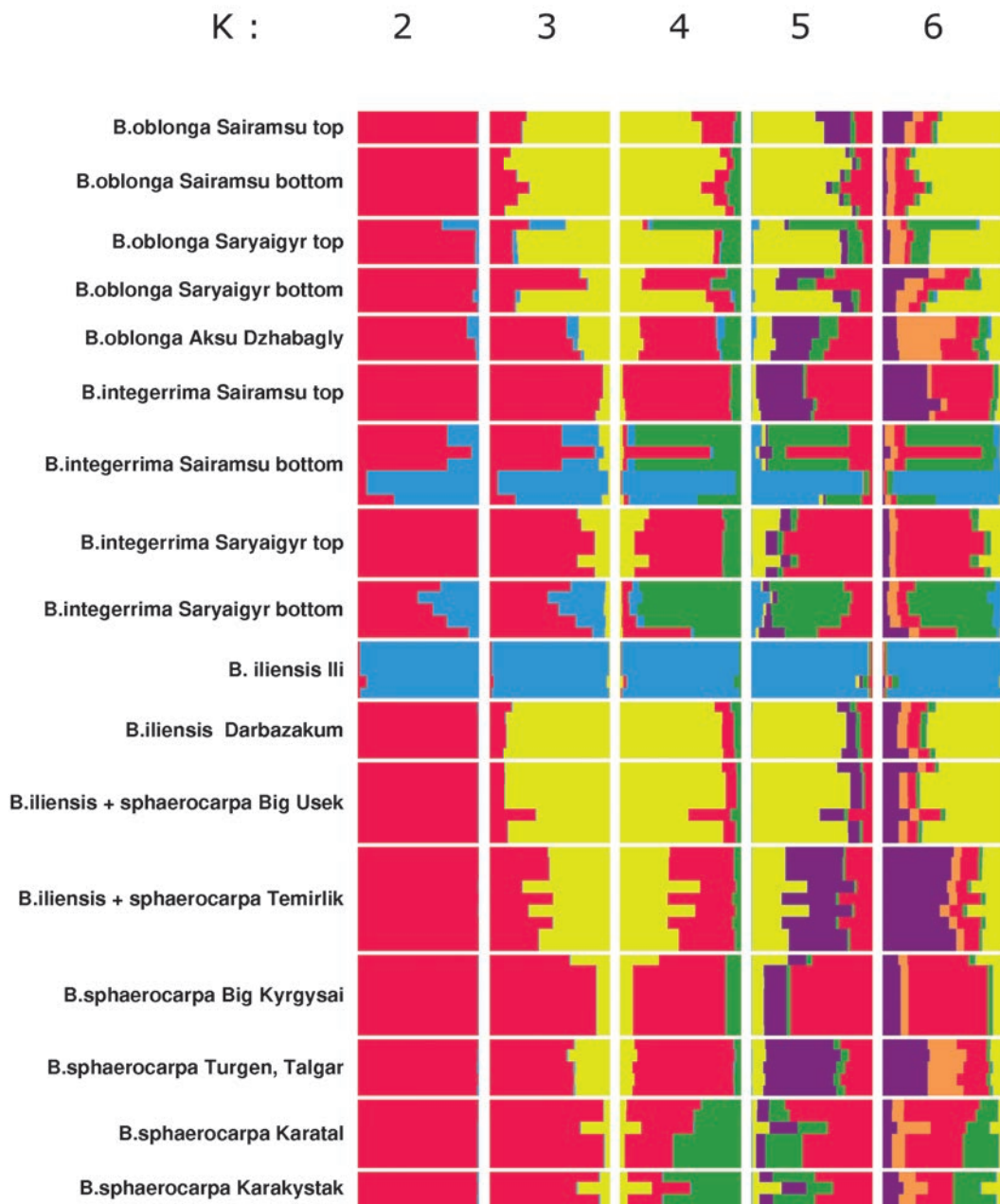


Рисунок 5 – Результаты работы программы STRUCTURE 2.3.4. Популяция барбариса сибирского исключена из набора данных. Показаны варианты с разделением на количество групп от 2 до 6

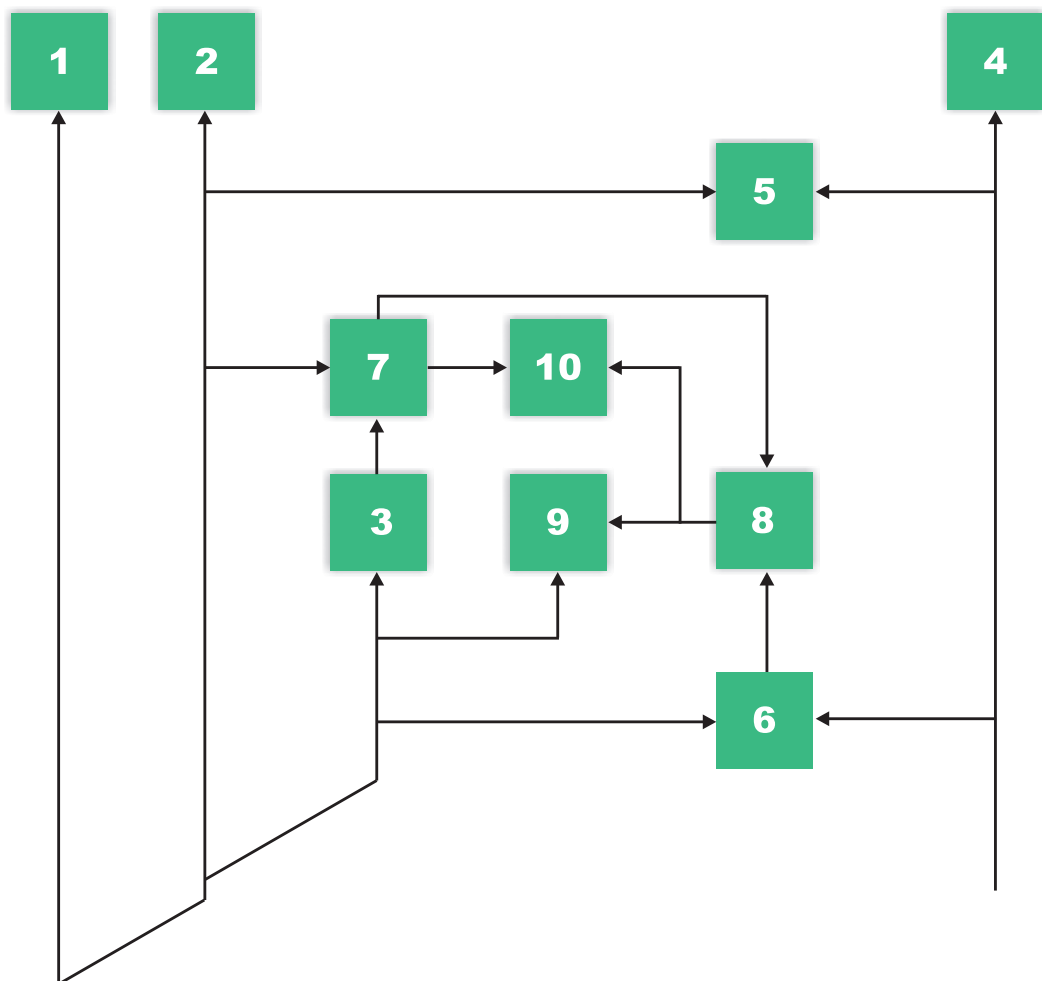


Рисунок 6 – Схема генетических специфичностей барбарисов юго-восточного и южного Казахстана и общностей между ними

1. *Berberis sibirica* Pall.
2. *Berberis iliensis* M. Pop.
3. *Berberis integerrima* Bunge
4. *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir.
5. *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*
6. *B. integerrima* x *B. sphaerocarpa*
7. *B. integerrima* x *B. iliensis*
8. (*B. integerrima* x *B. iliensis*) x (*B. integerrima* x *B. sphaerocarpa*) = *Berberis oblonga* (Regel) C.K. Schneid
9. *B. integerrima* x *Berberis oblonga*
10. (*B. integerrima* x *B. iliensis*) x *B. oblonga*



Рисунок 7 - Барбарис илийский - *Berberis iliensis* M. Pop.



Рисунок 8 - Гибрид барбариса илийского и круглоплодного — *B. iliensis* x *B. sphaerocarpa*



Рисунок 9 - Барбарис круглоплодный - *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir.



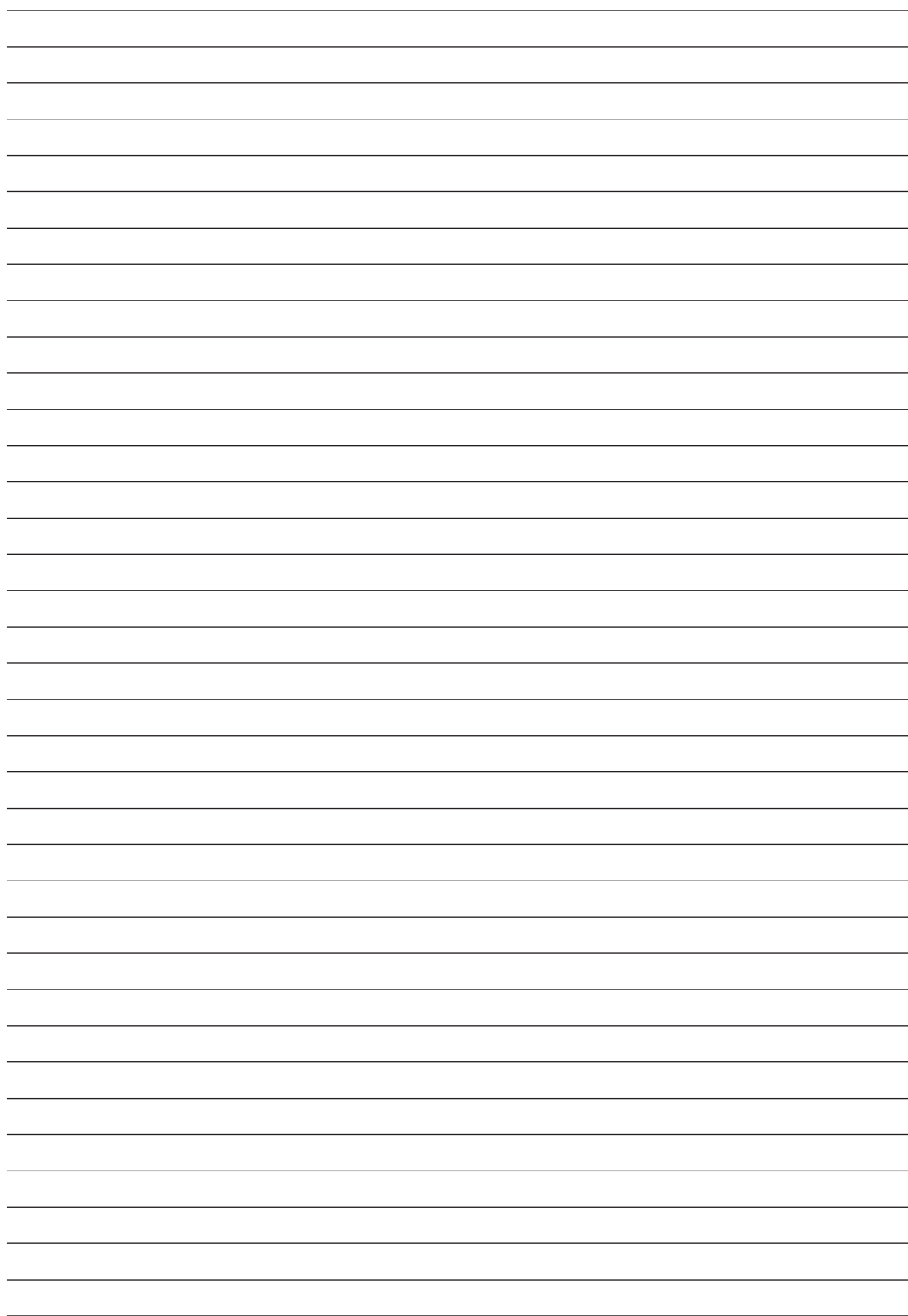
Рисунок 10 - Барбарис продолговатый - *Berberis oblonga* (Regel.) C. K. Schneid



Рисунок 11 - Барбарис цельнокрайний - *Berberis integerrima* Bunge



Рисунок 12 - Гибрид барбариса круглоплодного и барбариса цельнокрайнего— *B. sphaerocarpa* x *B. integerrima*



С.В. Чекалин, А.С. Пожарский, А.Н. Ишаева

БАРБАРИСЫ
ЮГО-ВОСТОЧНОГО
И
ЮЖНОГО
КАЗАХСТАНА

botanyphyto@mail.ru

Отпечатано в типографии ТОО «LuxMediaPublishing»
Республика Казахстан, г. Алматы,
ул. Станиславского, 43.
Тел.: +7 (727) 3177363
Факс: +7 (727) 3821479
www.luxmedia.kz