

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН  
ТРУДЫ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ И ФИТОИНТРОДУКЦИИ



**С.В. Чекалин**

**ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ  
ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ  
*ИЗМЕНЧИВОСТЬ*  
ФОРМЫ ПЛОДОВ РАСТЕНИЙ**

Т. 23 (12)

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

Алматы  
2017

УДК 581  
ББК 28.5  
Ч-37

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

Ч-37 С.В. Чекалин. Эпигенетическая гомологическая изменчивость формы плодов растений. – Алматы: ТОО «Luxe media Group», Алматы, 2017 г, 92 с.

Почти 100 лет тому назад академик Н.И. Вавилов впервые опубликовал «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Этот Закон обоснован огромной экспериментальной базой и утверждает системность и повторяемость изменчивости растений как близкородственных, так и эволюционно отдаленных видов. Н.И. Вавилов предполагал мутационный характер такой изменчивости. Но это оказалось не так, и работа академика стала уходить из сферы интересов биологов. Автор данной монографии на материалах исследований яблони и барбариса показывает, что системная изменчивость формы плодов растений объективна и имеет эпигенетическую обусловленность, раскрывает некоторые закономерности такой изменчивости. Книга адресована ученым-биологам, специалистам сельского хозяйства и студентам этих специальностей

УДК 581  
ББК 28.5

ISBN 978-601-7511-35-7

© Чекалин С.В., 2017  
© Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, 2017

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Прошло почти 100 лет как Н.И. Вавилов впервые опубликовал свой «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Этот закон сразу же вызвал бурный резонанс у ученых, так как показывал, что изменчивость организмов может быть не случайной, а системной, заданной. Закон позволял прогнозировать изменчивость организмов и такие прогнозы с успехом осуществлялись. Во времена Н.И. Вавилова был известен лишь один механизм изменчивости организмов – мутационный. Поэтому автор Закона считал, что описываемая им изменчивость имеет мутационный, наследственный характер. Однако последующие исследования не подтвердили такой обусловленности рассматриваемой Законом изменчивости. Поэтому Закон Н.И. Вавилова к настоящему времени практически перешел из области науки в область истории. От этого проиграли и память великого ученого, и теория биологии, и практика сельского хозяйства.

Нужно было не покрывать «Закон гомологических рядов» историческими лаврами, а реанимировать его значимость новым пониманием описываемых Законом процессов. Попыткой такой реанимации «Закона гомологических рядов» и является эта книга. В ней вы найдете изложение взглядов Н.И. Вавилова на изменчивость организмов, их определенную эволюцию (Закон имел три основные редакции). Из всего разнообразия изменчивости растений, нами был сделан акцент на изменчивости формы плодов. В этом направлении дополнена геометрическая система изменчивости, которую мы назвали «Модификации воздушного шарика».

Анализ современной литературы привел нас к пониманию того, что эта изменчивость имеет эпигенетический характер. Одна из глав книги посвящена эпигенетике и обуславливаемой ей изменчивости организмов. С таких позиций нами проанализирована изменчивость формы плодов яблони и барбариса в природных популяциях юго-востока Казахстана. И кажется – получилось... Но об этом судить читателю.

Эта книга – итог многолетней работы лаборатории дендрологии Института ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории А.Н. Ишаевой, Н.А. Исмаиловой, А.С. Мухитдинову, О.П. Зайченко, И.В. Бабай и Г.С. Жунусову за экспедиционный сбор материалов. Им, а также В.А. Масаловой, С.В. Набиевой, Т.И. Речицкой, А.И. Елисеевой автор благодарен за камеральную обработку экспедиционных материалов и их первичное обобщение. Особая благодарность автора А.С. Пожарскому за проведенные молекулярно-генетические исследования барбарисов.

Автор

## ГЛАВА 1.

**Н.И. ВАВИЛОВ**

### **О СИСТЕМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ**

В начале XX века преобладали представления о случайном характере изменчивости организмов. Аналогичная или параллельная изменчивость рассматривались не как правило, а как исключение, и, начиная раздел об аналогичной или параллельной изменчивости («Изменчивость животных и растений», гл. 26) Дарвин пишет: «Под этим термином я понимаю, что одинаковые признаки время от времени (occasionally) проявляются у некоторых разновидностей или рас, ведущих начало от одного и того же вида, и реже, в потомстве отдаленных видов...Случаи аналогичной изменчивости в отношении их происхождения могут быть подразделены на две категории: во-первых, на случаи, зависящие от неизвестных причин, действующих на одинаковые конструкции, и отсюда и варьирующие одинаково, и, во-вторых, на такие случаи, которые обязаны выявлению признаков более или менее отдаленных предков» [1, стр. 61].

Диссонансом к таким представлениям явилась статья Н. И. Вавилова «Закономерности в развитии живого мира», опубликованная в книге «Новые идеи в биологии. К вопросу о закономерностях в морфологии растений» (Саратов, 1920). Статья эта столь важна для понимания работ Н. И. Вавилова, что мы считаем необходимым привести ее подробный конспект:

«Каждый вид представлен множеством сортов, которые отличаются друг от друга всевозможными признаками. Взять, к примеру, пшеницу, овес, ячмень, лен, горох, собранные из разных местностей Сибири, Кавказа, Туркестана, Индии, Бухары, Персии, Алжира, стран Европы. Мы нашли, что у пшеницы хорошо различимых сортов не менее 4000, у овса — более 400, у ячменя — до 300 и т.д. Но эти цифры даже меньше действительных — ведь до сих пор не удалось достать образцы из многих африканских и азиатских районов...» [2, стр. 127].

«Изучая детально растение за растением, сорт, за сортом, всматриваясь в разновидности, которыми представлены всевозможные растения, мы заметили, что при всей пестроте сортов процесс формообразования в природе подчинен определенному закону. Для выяснения сути дела рассмотрим ближе несколько примеров сортового разнообразия.

Чечевица широко возделывается в разных странах Европы и Азии и представлена большим числом сортов, отличающихся по цвету и форме семян. Известны сорта краснозерные, розовые, мраморные, от обычной зеленовато-желтой до черной включительно. От крупной плоско-тарелочной формы ... тянется целый ряд сортов, замыкаясь разновидностью с мелкими шарообразными семенами. Нашлись формы с белыми, розовыми и синими цветами.

...Изучив детально сорта вики, засоряющие чечевицу, мы нашли, что весь сортовой состав ее в точности повторяет ряд форм, найденных у чечевицы. Сходство сортовых рядов по окраске и форме семян у этих растений настолько велико, что при сопоставлении их на таблице трудно сразу сказать, какой ряд принадлежит чечевице, а какой вике.

Мало того, изучая сорта гороха, чины, фасоли, клевера, люцерны и других растений, составляющих семейство бобовых, мы нашли и у них повторения тех же рядов по окраске, форме и величине цветов, семян и бобов. То же обнаружилось при детальном изучении сортов пшеницы и ржи... Рожь в своих сортах до самых мельчайших деталей повторяет пшеницу.

Сорта проса составляют ряд, совершенно аналогичный сортам сорго. Как просо, так и сорго бывают комовые, развесистые, пониклые, черносеменные, красносеменные, желтосеменные, белосеменные, пленчатые, голозерные.

Сходная картинка возникла при изучении бахчевых растений: арбузов, дынь, тыкв, огурцов. Оказалось, что и эти растения имеют параллельные повторяющиеся ряды сортов. Сопоставление многих диких растений и луговых трав выявило тот же принцип: близкие растения характеризуются тождественными рядами сортов.

И так, определенно установлен Закон повторных (гомологических) рядов в сортовой изменчивости. Этот закон проявляется с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного растения, можно предвидеть соответствующий ряд у других растений или возможность получить путем скрещивания сходные формы. Неоднократно мы имели случай предугадывать (с дальнейшим повторением) существование таких сортов у ржи, пшеницы, проса, чечевицы, сои и других растений» [2, стр. 127-128].

«Явления повторной изменчивости проходит широко по всему растительному миру, не ограничиваясь близкими растениями. Сравнение сортов свеклы с сортами моркови, редьки, сельдерея показывает, что при всей отдельности этих растений, и они отливаются в одинаковые формы: удлинённые, ромбические, округлые, сплюснутые [2, стр. 128-129].

«Подчинение растительного многообразия закону тождественных рядов намного облегчает изучение сортов. Вместо случайного пути в отыскании неизвестно каких форм перед исследователем встает задача по установлению тождеств с другими видами и родами, восстановлению рядов недостающих форм... Биолог становится на пусть химика, который устанавливает место химических соединений и создает их путем синтеза. Путем скрещивания XX в. научился синтезировать организмы. Исследования многообразия, описание новых форм и новых сортов становится увлекательным и полным научного смысла. Новые формы должны заполнять пробелы в системах рядов» [2, стр. 129].

Из приведенного конспекта очевидно, что и как исследовалось, какие результаты дали исследования. Главный из этих результатов – Закон гомологических (или тождественных, или повторных) рядов изменчивости родственных видов растений.

В заключении по описанным выше исследованиям Н. И. Вавилов писал: «В существующей ныне системе видов и разновидностей необходимо произвести коренные изменения, построить ее по общему плану. На очередь становится важнейшая задача – создать общую, выдержанную и однотипную систему познаний, в которой тождества форм было бы принято за основу. И это вместо бесконечно путаной номенклатуры сортов, которую не удерживает ни одна память. Вместо названий сортов, дававшихся совершенно случайно – возмож-

ность легкого и планомерного изучения целой системы признаков. Не изучение каждого отдельного растения в его сортовой многообразии, а построение общей системы и введение в нее индивидуальных поправок» [2, стр. 129].

Опираясь в своих заключениях прежде всего на исследования сортов, Н. И. Вавилов предложил упорядочить и систематизировать их таксономию на основе тождественности внутривидовой изменчивости. При таком подходе главным становится не отличительная характеристика вида, а реализованность им ряда изменчивости свойств, свойственного родственной группе видов.

Раскрывается в этой статье и характер восприятия автором описываемой им изменчивости: «Закономерности, бегло намеченные здесь, поразительно напоминают принципы, установленные в химии, особенно органической. Ряды наследственной изменчивости растений и животных можно сравнить с рядами химических соединений и до известной степени с системами и классами кристаллов...» [2, стр. 129].

Н. И. Вавилов считал, что «Живой мир в своем развитии, несомненно, во многом повторяет пути развития неорганического мира» [2, стр. 129]. А потому гомологическая изменчивость органических веществ и кристаллов принималась им за прообраз изменчивости организмов. Во всей статье Н. И. Вавилова, кроме последнего абзаца, слово «наследственный» не употребляется. В этом заключительном абзаце автор счел необходимым показать, что обсуждаемая им изменчивость является наследственной.

4 июня 1920 года Н. И. Вавилов представил результаты выше описанных исследований в докладе «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» на III Всероссийском съезде по селекции и семеноводству [3-5]. Впоследствии эти материалы дважды дополнялись и перерабатывались Н. И. Вавиловым. Сначала при подготовке издания на английском языке, опубликованном в 1922 году [6], потом при подготовке им книги «Теоретические основы селекции», опубликованной в 1935 году [7,8]. Название «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» используется автором не только для доклада 1920 года, но и в публикациях 1935 года. Только в английском издании [6] название иное: «Закон гомологических рядов в изменчивости».

В докладе 1920 года Закон имел следующую формулировку:

**«1. Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее тождество в рядах их изменчивости;**

**2. Целые семейства растений, в общем, характеризуется определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство» [9, стр. 17-18].**

Сходная формулировка Закона дана и в его изданиях 1935 года:

**«1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах данного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости;**

**2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» [1, стр. 82].**

Сравнивая формулировки Закона в докладе 1920 года, в изданиях 1935 года со статьей Н. И. Вавилова «Закономерности в развитии живого мира», обнаруживаешь принципиальное переосмысление автором полученных им результатов. Закон сортовой изменчивости принимает форму закона изменчивости филогенетических групп организмов. Обсуждаемая изменчивость получает однозначные характеристики наследственной, генетической.

Существенно по-иному Закон сформулирован в английском издании:

**«1) Линнеоны и роды, более или менее близкородственные друг другу, характеризуются сходными рядами изменчивости с таким постоянством, что, зная последовательность разновидностей в одном роде и линнеоне, можно предсказать существование сходных форм и даже сходных генетических различий у других родов и линнеонов. Сходство тем полнее, чем более близкородственны линнеоны и роды; 2) Целые ботанические семейства характеризуются определенным циклом (рядом) изменчивости, который сходным образом проходит через все роды семейства» [10, стр. 43].**

И в этом варианте произошел переход от сортовой изменчивости к филогенетической. Однако характер изменчивости не трактуется однозначно как наследственный и генетический.

В английском издании Н.И. Вавилов писал: «До сих пор мы говорили строго о фенотипических различиях. Жорданомы, линнеоны, роды, ботанические семейства в смысле Иоганнсена (Johannsen) являются фенотипически единицами. Но мы не сомневаемся, что такие же правила применимы с тем же успехом к генотипической изменчивости. Большинство различий между разновидностями, установленными старыми и новыми систематиками, являются наследственными различиями, и хотя все наши морфологические и физиологические системы организмов являются системами фенотипов, они также подразумевают генотипические различия.

Нет сомнений в том, что под одинаковым внешним видом могут скрываться различные генотипы... Но это требует от нас внимания и исследований сортовых различий не только по внешнему виду, но и генетически. Это усложняет схему различий, но не меняет сделанных ранее утверждений; требуется только дальнейшее и более детальное генетическое исследование» [10, стр. 41-42].

В английском издании Н. И. Вавилов ограничивается лишь предположением о генетическом характере рассматриваемой им изменчивости и совершенно справедливо отмечает, что это предположение должно быть проверено специальными генетическими исследованиями. Фенотипический характер обсуждаемой изменчивости признается Н. И. Вавиловым в изданиях закона 1935 года, где он пишет:

«Исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости видов в пределах одного и того же рода, и близких родов, обусловленного единством эволюционного процесса, можно предполагать наличие у них множества общих генов наряду со спецификой видов и родов... Мутации в близких видах и родах идут, как правило, в одном и том же направлении. Морган, Бридже,

Стартевент, Вейнштейн и Меллер установили это для различных видов дрозофилы, Бабкок - для видов грецкого ореха, Де Фриз, Гейту, Стомыс и др. у различных видов энотеры» [1, стр. 84].

«Баур в 4-ом издании «Введения в экспериментальное изучение наследственности» в главе «Мутации» отмечает поразительный параллелизм мутаций у различных видов растений и животных и «замечательные гомологические ряды мутаций», по его выражению» [Baur, 1919], [1, стр. 85].

Гомологические ряды мутаций рассматривались Н. И. Вавиловым как основа гомологических рядов изменчивости организмов. Это и понятно, так как в это время других научных объяснений изменчивости еще не было. «Мостик» связывающий изменчивость и мутации проложен Н. И. Вавиловым уже в английском издании Закона:

«Издавна известны отдельные факты постоянной изменчивости. Ноден (Naudin) упоминает о них в своем классическом труде по *Cucurbitaceae*. Дарвин, будучи в целом скорее приверженцем случайной изменчивости во всех направлениях, в своем труде «Происхождение и изменчивость» (Origin and Variation) отдал должное регулярной изменчивости, которая, по его словам, «время от времени происходит у животных и растений». Дюваль Жув (Duval Jouve) собрал большое число сведений об изменчивости *Gramineae*, *Juncaceae* и *Cyperaceae* в своей работе «Параллельная изменчивость родственных типов» («Variations paralleles dies types congeneris»), опубликованной в 1865 г. (в Bull. de la Ste. Botanique de France, XII). Его выводы в определенной степени близки утверждениям нашей работы. Де Фриз в своей «Мутационной теории» («Mutations theories») отмечает существование рядов изменчивости...» [10, стр. 27].

«Так наш поиск в какой-либо отдельной флоре — пишет Де Фриз в «Теории мутаций», - господствующих разновидностей показал существование таких же отклонений у различных семейств, родов, видов. Ряды разновидностей повсюду образуются в параллельной форме». Изменчивость не происходит по всем направлениям, случайно и беспорядочно, а осуществляется по четким системам и классам, сходным с таковыми в кристаллографии и химии. Такие же крупные подразделения на отряды и классы проявляют закономерности и повторы систем» [10, стр. 50].

Логическое построение Н. И. Вавилова очевидно: системность мутаций определяет системность и соответственно закономерность изменчивости организмов.

Очевидны и основания перехода Н. И. Вавилова от «сортовой» к «филогенетической» изменчивости.

«Лотси в своей книге «Эволюция путем гибридизации» (Lotsy, 1916) предложил ввести новую терминологию для различения основных единиц классификации наследственных форм. Старые линнеевские виды, для которых XIX в. выявил определенно их сборный характер, не отвергнув их реального, хотя и коллективного существования, Лотси предлагает отныне называть линнеонами, в честь Линнея; расы, разновидности, элементарные виды Жордана и Де Фриза он предложил называть в честь Жордана «жорданонами» [1, стр. 56].

«Детальное расовое изучение растений обнаружило отсутствие однородных монотипных линнееонов. Линнеевский вид, считавшийся в XIX в. основной конечной единицей, в XX столетии разбит селекционерами и систематиками на большое число жорданомов, распознаваемых как морфологически, так и физиологически. Если классический пример разложения линнеевского вида — *Draba verna* — Жорданом на множество наследственных форм был единственным в XIX в., и только намечал пути исследований, то в XX в. сложный состав вида является общепризнанным установленным фактом. Многие культурные и дикие растения распались на огромное число хорошо различаемых наследственных форм.

... Если 10 лет тому назад мы определили число жорданомов мягкой пшеницы (*Triticum vulgare*) приблизительно в 3 тыс..., то ныне в результате дополнительных исследований эта цифра должна быть увеличена во много раз, и мы не можем определить ее даже приблизительно... Тысячи жорданомов установлены при исследовании местных азиатских и африканских форм культурного ячменя. Еще большее число форм обнаружено у овса... У ржи — *Secale cereale*, еще совсем недавно считавшиеся поразительно однородной в отличие от пшеницы, установлены сотни форм, различающихся морфологическими и физиологическими признаками» [1, стр. 57].

«Детальное и систематическое исследование важнейших видов тыквенных, проведенное К. И. Панчалом и его сотрудниками, вскрыло колоссальное разнообразие, определяемое многими тысячами форм. То же относится к плодовым, овощным культурам, картофелю» [1, стр. 58].

«Дикие виды варьируют не менее культурных. Об этом наглядно свидетельствуют дикие плодовые Средней Азии и Кавказа, изученные в последнее время. Почти каждое дерево дикой алычи в Закавказье выявляет какие-либо наследственные различия. Число форм диких яблонь, груши, айвы, граната, миндаля с трудом поддается учету... Сотни наследственных форм были найдены у диких *Linnaea borealis* (Witrock), *Picea exelsa* (Witrock), *Viola tricolor* (Clausen) и др. Дикие виды клевера, донника, желтой люцерны, пырея, житняка, лисохвоста, тимофеевки, ежи сборной, костра безостого, луговой овсяницы, многих других кормовых злаков, кормовых бобовых растений, изучаемых детально селекционными станциями показали, что эти растения наследственно не менее изменчивы, чем пшеница, ячмень, овес или горох. Монотипные виды существуют обычно только до того времени, пока они изучаются в гербарии. Изучение их в культуре на большом числе образцов неизбежно вскрывает полиморфную природу видов» [1, стр. 58].

«На очередь перед исследователем растительного и животного мира встает настоятельная задача выяснения закономерностей в проявлении внутривидового полиморфизма и классификации явлений полиморфизма... Попытку интегрирования явления внутривидового полиморфизма, и представляют... закономерности, подмеченные нами при изучении форм растительного мира и названные нами Законом гомологических рядов в наследственной изменчивости» [Вавилов, 1920], [1, стр. 60].

«Разновидности (*Variates*) в пределах видов, как ныне может считаться твердо установленным, в отличие от воззрений Линнея, образуются закономерно. Отдельные факты параллелизма в изменчивости, отмеченные Дарвином, Ноденом и другими исследователями оказались при привлечении огромного материала и дифференциального изучения его всеми доступными методами общим явлением, законом, определяющим внутривидовую изменчивость [11, стр. 166].

Формулировка «огромный новый материал» вполне оправдана. К 1930 году Н. И. Вавиловым и его сотрудниками было исследовано более 300 000 образцов сортов культурных растений и форм «диких» растений [11].

Ключевым понятием Закона Н. И. Вавилова являются «гомологические ряды изменчивости». Н. И. Вавилов видел в этом понятии следующее содержание:

«Гомологические ряды – биологическое явление, заключающееся в том, что среди различных видов и даже родов растений и животных существуют повторяющиеся, аналогичные, параллельные ряды форм, т.е. формы сходные по своим морфологическим и физиологическим признакам... проявление этого параллелизма в формообразовании настолько ясно, что, зная систему изменчивости одного вида, можно часто предугадать наличие в природе соответствующих форм в другом (родственном) виде ... В настоящее время собран огромный материал, который показывает совершенную общность этого явления как среди культурных, так и диких организмов, и при том не только у генетически близких видов и родов, но в некоторых случаях даже у целых родов данного семейства [12, стр. 158].

«Наличие гомологических рядов и вообще указанного параллелизма чрезвычайно упрощает изучение изменчивости, позволяя определенно предвидеть наличие соответствующих форм, искать недостающие звенья. Работа биолога приобретает сходство с работой химика, классифицирующего вещества согласно их месту в системе. Ряды форм в пределах видов у растений и животных напоминают гомологические ряды углеводов в органической химии, откуда, по предложению Н. И. Вавилова было перенесено в биологию и само название «гомологические ряды» [12, стр. 159].

Если в статье «Закономерности в развитии живого мира», в докладе 1920 года и его английском изложении гомологические ряды только описывались с различной степенью подробности, то в изданиях 1935 года они были визуализированы в виде табличного материала. В табличной форме была показана изменчивость двух семейств: «злаковых» (*Poaceae*) и бобовых (*Fabaceae*). Ниже приводится общая схема изменчивости видов бобовых (Таблица 1) [по 1]. В таблице показаны свойства растений с изменяющимися признаками и вариации изменчивости признаков. Н. И. Вавилов [1] показывает объективность этих данных для 14 видов 13 родов бобовых. В таблице 1 мы не приводим видовое проявление изменчивости, а лишь ее общую схему. Она включает изменчивость цветов, плодов, семян, листьев, стеблей и растений в целом. У обсуждаемой группы бобовых растений Н. И. Вавилов отмечает 35 изменяющихся свойств. 11 таких свойств характеризуются поливариантной изменчивостью, при которых одно и то же свойство может характеризоваться 3-8 вариациями признаков. Одно из таких свойств – высота растения – описывается тремя признаками: высокие, промежуточные, карликовые.

Таблица 1 – Общая схема изменчивости видов бобовых по Н. И. Вавилову [1]

Органы растения	Свойства	Варьирующие признаки
1	2	3
Цветок	Окраска лепестков:	
	Монотонная:	- белая - розовая - красная - фиолетово-синяя - желтая
	...пестрая:	- окраска паруса резко отличается от окраски крыльев - парус и крылья пятнистые или полосатые
	Размер у цветка:	- крупный - мелкий
Плод (боб)	Строение стенки:	- с пергаментным слоем - без пергаментного слоя
	Форма плода:	- линейный - ромбический - серповидный - мечевидный - чековидный
	Опушение внешней поверхности:	- имеется - отсутствует
	Окраска зрелого боба:	- желтая - зеленая - фиолетово-бурая (с антоцианом) - желто-зеленая - черная (темно-бурая) - пятнистая (полосатая)
	Размер боба:	- крупный - мелкий
	Поверхность:	а) - гладкая - морщинистая б) - выпуклая - плоская
	Семена	Форма:
Поверхность:		- гладкая - морщинистая

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Семена	Цвета окраски:	- белая - желтая - зеленая - серая - розовая - красная (терракотовая) - коричневая - черная
	Рисунок (мозаика) окраски:	- сплошная - мраморность - пунктировка - пятнистость
	Величина:	- крупные - мелкие
	Окраска семядолей:	- зеленая - желтая - красная (оранжевая)
	Окраска рубчика:	- белый - бурый - черный
Лист	Строение листа:	- с усиками - без усиков
	Форма листочков:	- линейная - клиновидная - овальная
	«Пропорции листочков»	а) - удлиненные - короткие б) - широкие - узкие
	Характер края листа	- цельнокрайние - зубчатые
	Опушение:	- опушенные - голые
	Окраска прилистников	- зеленая - с антоцианом
	Окраска листа:	- желтая - зеленая
Стебель	Строение стебля:	- прямой - вьющийся
	Опушение стебля:	- опушенный - голый
	Форма стебля:	- цилиндрический - четырехгранный - фасциированный
	Окраска стебля:	- зеленая - с антоцианом

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Растение в целом	Восковой налет на растении:	- с восковым налетом - без воскового
	Форма куста:	- прямостоящий - лежачий
	Высота растения:	- высокое - промежуточное - карликовое
	Вегетационный период:	- раннеспелые - подспелые
	Альбинизм:	- отсутствуют - альбиносы имеются
Всходы	Окраска всходов:	- зеленая
		- фиолетовая (а антоцианом)

Высота растения, безусловно характеризуемое количественно свойство. Приведенная Н. И. Вавиловым его классификация предполагает качественно-количественные характеристики, данные таким образом, чтобы можно было охарактеризовать все рассматриваемые виды и роды с их индивидуальной специфичностью. Это получилось не совсем удачно. В текстовом изложении [1, 9, 10] Н.И. Вавилов обсуждает «гигантизм» и «карликовость» как гомологически изменяемые признаки растений. Вставка «промежуточного звена», на наш взгляд искусственна, а поэтому было бы правильнее рассматривать высоту растений как свойство с альтернативно изменяющимися признаками. С учетом нашего предложения 25 рассматриваемых свойств (71,4 %) характеризуются альтернативной изменчивостью, а 10 (28,6%) – поливариантной. Обращает на себя внимание тот факт, что поливариантной изменчивостью характеризуется лишь две категории свойств: характеристика формы органов и характеристики их окраски. Особо следует подчеркнуть, что в этом случае речь идет о качественной изменчивости, если говорить о характере формы, и о качественно-количественной, когда речь идет об окраске органов.

Данные таблицы 1 иллюстрируют обоснованность и справедливость первого положения Закона гомологических рядов: «линнеоны и роды, более или менее близкородственные друг другу, характеризуются сходными рядами изменчивости с таким постоянством, что, зная последовательность разновидностей в одном роде и линнеоне, можно предсказать существование сходных форм... у других родов и линнеонов» [10, стр. 158]. По мнению Н. И. Вавилова данные таблицы также иллюстрируют справедливость второго положения Закона: «целые ботанические семейства характеризуются определенным циклом (рядом) изменчивости, который сходным образом проходит через все роды семейства» [10, стр. 43]. На наш взгляд, 13 родов семейства недостаточно для такого заключения. Будем считать, что у бобовых было проанализировано значительно больше родов, но ограниченность размеров таблицы позволила включить в нее лишь 13.

В Законе гомологических рядов раскрывается, но не атрибутируется как специальное, третье положение, еще одна закономерность. В докладе 1920 года Н. И. Вавилов после формулирования своего Закона отмечал:

«Мы рассмотрели изменчивость в пределах отдельных генетических групп, объединяемых линнеевскими видами, родами и семействами. Изучение показывает, однако, что наряду с параллелизмом изменчивости в пределах отдельных групп проявляется параллелизм изменчивости, тождество расового полиморфизма, одновременно в разных семействах, генетически не связанных, даже в разных классах» [9, стр. 18].

То же в расширенном варианте мы находим и в английском издании Закона:

«Мы рассмотрели изменчивость в пределах различных генетических групп, объединенных в линнеоны, роды и семейства. Но, кроме этого, параллелизм сортового полиморфизма проявляется в разных и отдельных ботанических семействах, даже в различных отрядах и классах» [10, стр. 45].

«Карликовость, гигантизм, альбинизм и фасциация встречаются во всем растительном мире, а также и животном мире» [8, стр. 46].

«Наряду с этими общими типами изменчивости существуют также более узкие типы изменчивости, присущие, тем не менее, многим семействам, генетически весьма отдаленным. Так, например, у многих родов отдельных семейств имеется тенденция к образованию расширений своих корней, например, у свеклы, репы, редьки, морковки» [10, стр. 46].

«То же самое можно видеть у плодов различных семейств, например, у яблонь, дынь, томатов, перцев, тыкв, арбузов. У этих совершенно различных растений разновидности, различающихся по форме плодов дают одни и те же ряды изменчивости (круглые, сферические, удлиненные, уплощенные, цилиндрические, грушевидные и сегментированные...)» [10, стр. 46].

«Окраска у цветов определяется главным образом двумя группами пигментов — желтыми или оранжевыми пигментами пластид и розовыми (розово-красными) или фиолетовыми антоциановыми пигментами, растворенными в клеточном соке... Ряды разновидностей по антоциановой окраске от бледной (отсутствии антоциана) к розовой (красной) и до темно-фиолетовой и синей, сходны у самых разных линнеонов, принадлежащих к самым разным семействам...

...Сортовые различия по окраске пластид сходны у огромного числа линнеонов: бледно-желтые, желтые, оранжевые...

...Сходная изменчивость по антоциановой окраске наблюдается не только в цветках, но и в плодах многих отдельных родов...» [10, стр. 47].

Еще более подробно этот вопрос обсуждается в редакции Закона 1935 года. В этой редакции к числу свойств, параллельно изменяющихся в различных семействах добавлены окраски плодов, опушение листьев и стебля, форма ствола, жизненные формы деревьев, махровость — не махровость цветов.

Обобщая описания изменчивости в отдаленных семействах Н. И. Вавилов подчеркивал:

«Происхождение органов, проявляющих параллелизм изменчивости, в случае отдаленных семейств, конечно, может быть весьма различным не только в смысле генов, но даже с формальной морфолого-эмбриологической точки зре-

ния. Сходные органы и самое сходство их в данном случае не гомологичны, а только аналогичны» [1, стр. 91].

К вопросу о параллелизме изменчивости в отдаленных семействах и классах Н. И. Вавилов в редакции 1935 года возвращается еще раз, обсуждая объективность названия Закона:

«Ряд авторов после появления «Закона гомологических рядов» в 1920 г. и его расширенного издания на английском языке в 1922 г. указывали на целесообразность, по их мнению, замены термина «гомологические ряды» названием «гомоклинические ряды» (Ю. Н. Воронов); «геноидентичные» или «аналогичные мутации» (Платэ) или просто «параллельная» или «аналогическая изменчивость».

Мы сохраняем принятый нами термин, ибо основное, что лежит в установлении Закона гомологических рядов, это сходство изменчивости у близких и родственных видов и родов, единство в наследственной изменчивости целых семейств. Дело не только в параллелизме, во внешнем сходстве, а в более глубокой эволюционной сущности сходства наследственной изменчивости у родственных организмов. Всеобщность этого явления определяется, прежде всего, генетическим единством эволюционного процесса и происхождения родства. Наиболее полный параллелизм происходит именно в близких родах или в пределах семейств...

В случае параллелизма отдельных семейств, классов, конечно, не может быть речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков. Одни и те же органы даже эмбриологически не могут отождествляться у далеко отстоящих семейств, классов» [1, стр. 92].

Тем не менее, Н. И. Вавилов считал необходимым включить изменчивость в отдаленных семействах в описание понятия «гомологические ряды», составленное им для энциклопедии: «Параллелизм отдельных признаков можно установить даже и в более широких пределах – между отдаленными семействами и даже классами организмов. Такими признаками является, например, альбинизм, гигантизм, карликовость.

У многих растений, генетически не имеющих между собой ничего общего (тыква, яблоня, томаты, перец, виноград) плоды дают сходные ряды форм: сферические, удлинённые, плоские, цилиндрические, грушевидные, сегментированные. Другим таким же признаком является окраска цветов, по которой самые разнообразные виды, роды и семейства растений можно расположить в закономерные сходные ряды форм...» [12, стр. 158-159].

Н. И. Вавилов четко понимал разнородность гомологической изменчивости у близкородственных и эволюционно удаленных друг от друга организмов. «В случае параллелизма отдаленных семейств, классов, конечно, не может быть речи о тождественных генах даже для сходных внешних признаков. Одни и те же органы эмбриологически не могут отождествляться у далеко отстоящих семейств, классов» [1, стр. 92].

Ю. А. Филипченко [13] предлагал подразделять параллельную изменчивость на три категории: 1) генотипический параллелизм, обусловленный наличием у родственных видов одинаковых генов и сходных биотипов. К этой категории

изменчивости он относил и анатомический параллелизм, вытекающий из одинаковых возможностей развития, заложенных в органах, и наблюдающийся в более крупных систематических группах (не ниже родовых); 2) экотипический параллелизм, в котором одинаковая реакция организмов на внешние условия выявляется рядом жорданомов (экотипов), может быть связана с различными и одинаковыми генетическими структурами; 3) морфологический параллелизм как следствие одинаковых возможностей развития определенных органов, не связанных с генетической специфичностью организмов. Эта категория изменчивости в настоящее время определяется как «эпигенетическая» изменчивость, которую мы обсудим в следующей главе нашей книги.

Очевидно, что описанная Н.И. Вавиловым параллельная изменчивость организмов имеет различную обусловленность, различные механизмы реализации. Сам Н. И. Вавилов с позиции своего времени видел главную причину такой изменчивости в мутационных преобразованиях геномов. Современные генетические исследования не подтвердили таких представлений. Далеко не все вариации изменчивости растений имеют однозначную генетическую основу и, соответственно, генетическую специфичность.

Вместе с тем, неоспоримыми остаются положения Н. И. Вавилова о том, что виды и роды, более или менее близкородственные друг другу, характеризуются сходными рядами изменчивости с таким постоянством, что, зная разновидность одного вида и рода, можно предсказать существование сходных форм у других родов и видов. Такая «изменчивость не происходит по всем направлениям, случайно и беспорядочно, а осуществляется по четким системам и классам...» [10, стр. 50]. А потому «перед исследованиями...встает настоятельная задача выяснения закономерностей в проявлении внутривидового полиморфизма и классификации явлений полиморфизма» ... [1, стр. 60]. Попыткой решения этой задачи и являются наши исследования.

## **ГЛАВА 2.**

### **СИСТЕМНАЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ**

В предыдущей главе, рассматривая ряд гомологической изменчивости, установленный Н.И. Вавиловым для бобовых растений, мы отметили, что поливариантностью (3 и более вариантов) характеризуется изменчивость формы органов растений. Изменчивость признаков каждого такого свойства составляет свой поливариантный ряд, свою систему изменчивости. Причины и механизмы такой изменчивости установлены эпигенетикой.

Термин «эпигенетика» был предложен К.Х. Уоддингтоном, который писал: «Я ввел термин эпигенетика, произведя его от аристотельского «эпигенеза» ... и предложил называть эпигенетикой ветвь биологии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип» [14, стр. 18].

К.Х. Уоддингтон выделял два основных предмета изучения эпигенетики: 1) изменение клеточного строения, включая тканевую дифференцировку; 2) изменение формы, т.е. морфогенез. Он считал, что развитие фенотипа можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль определенной оси. К.Х. Уоддингтон показал, что эпигенетические траектории развития канализированы (дискретны) в силу своей забуферности. На такую «канализированность» указывают явления эквивинальности развития, компенсация негативных воздействий, обеспечивающая стабильность фенотипа. Принимая во внимание существование в ходе онтогенеза области «притяжения» траекторий развития К.Х. Уоддингтон ввел понятие «креод»: «Для такой канализированной траектории, которая притягивает ближайшие траектории был предложен термин «креод» ... Если какие-либо взаимодействия между компонентами не линейны, т.е. грубо говоря, связаны с пороговыми явлениями, то появление каких-то креодов неизбежно» [14, стр. 21].

К.Х. Уоддингтон [15] предложил модель эпигенетического ландшафта для описания регуляции и канализированности развития организма. Представьте себе спускающееся по наклонной плоскости русло реки с разветвленной системой протоков. Воды реки всегда текут «только вниз» по наклонной плоскости, но переходя от протоки к протоке могут менять «каналы» своего течения по долинам ландшафта.

Предложена К.Х. Уоддингтоном и другая модель эпигенетического ландшафта. Согласно этой модели по долинам эпигенетического ландшафта движется условный шар, движение которого символизирует направленность развития вдоль одной онтогенетической траектории [16].

Модели эпигенетического ландшафта К.Х. Уоддингтона предполагают не одну, а несколько возможных «траекторий» развития организма. Наряду с основной траекторией развития – креодом, реализуются и «субкреоды», которые вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития. Устойчивость канала креода не безгранична.

Под воздействием запороговых воздействий со стороны внешней и внутренней среды организма «креод» сменяется «субкреодом», реализовавшийся ранее субкреод — новым субкреодом [17].

К.Х. Уоддингтон подчеркивал разнокачественность генетической и эпигенетической (фенотипической) изменчивости: «Для исследования остается лишь вопрос, закрываемый замечанием о том, что случайность генотипической изменчивости вовсе не означает случайности изменчивости фенотипической. На мой взгляд, нам следует обратиться к изучению фенотипической изменчивости. В природе этой изменчивости, которую, как он постоянно сетовал, в его время никто не понимал, стремился разобраться Дарвин. В наше время развитие генетики позволило нам заглянуть за кулисы генотипической изменчивости, а развитие эпигенетики дает нам, по крайней мере, первые намеки о том, что лежит в основе фенотипической изменчивости [14, стр. 27].

Эпигенетическая концепция К.Х. Уоддингтона была взята за основу при формировании П. Олберчем и М.А. Шишкиным эволюционной теории.

П. Олберч видел следующий путь к построению объективной теории эволюционных процессов: «Я верю, что понимание природы морфологической изменчивости, и приемлемая методология для описания онтогенеза необходимы для успешного синтеза между «развитийной» и эволюционной теориями» [18, стр. 654].

Свои представления по этим вопросам П. Олберч изложил в комплексе статей, опубликованных в 1980-1985 годах [18-20].

П. Олберч полагал, что природа морфологической изменчивости и проявления морфологических новшеств обусловлена эпигенетическими свойствами организма и эпигенетическими ограничениями. Развитием накладываются на градуалистическое действие прямого движущегося отбора, и поэтому эволюция должна представлять собой результат дифференциального выживания морфологических новшеств. Создание морфологических новшеств на основе развитых программ не случайно. Случайные процессы, как генетические мутации и рекомбинации, не могут рассматриваться в качестве объяснения возникающего упорядоченного паттерна на морфологическом уровне. Этот упорядоченный паттерн, который жестко поддерживается существующей системой эпигенетической регуляции, обладает рядом важных свойств: 1) фенотипы являются хорошо забуференными гомеостатическими системами, устойчивыми к средовым и генетическим пертурбациям в течение их онтогенеза; 2) морфологическая изменчивость на макроскопическом уровне не является непрерывной, а распределяется между ограниченным набором дискретных состояний (доменов); 3) «Морфологические мутации» неслучайны, т.е. их выражение не случайно на морфологическом уровне.

Изменчивость количественных переменных предполагалось П. Олберчем генетически контролируемой. Внутри доменов наблюдаются унимодальное и бимодальное случайное варьирование значений, образующихся вблизи некоторых центров, однако между доменами существуют дискретные разрывы. За пределами доменов реализация фенотипа невозможна из-за определенных морфологических и конструктивных ограничений. Стрелки, объединяющие эти домены изменчивости, подобно линиям силовых полей, указывают воз-

возможные канализированные (в понимании Уоддингтона) пути переходов из одного домена в другой, если данная особь будет превышать или не достигать на том или ином этапе развития пороговых значений при изменении внутренней и внешней среды. Морфологическое пространство представляется дискретным, состоящим из допустимых в развитии дискретных областей в пределах которых изменчивость может носить случайный характер.

Когда гомеостатические пороги преодолеваются из-за возмущений во внутренней и внешней среде организма, система может переключать развитие с одного устойчивого состояния на другое. П. Олберч считал, что переход развития из одного в другое устойчивое состояние не случайный. Некоторые морфологические новшества выглядят как повторения, которые проявляются чаще, чем другие. По мнению П. Олберча, это может быть интерпретировано с позиций эпигенетики.

П. Олберч пришел к двум важным выводам: 1) отношения между генами и фенотипом являются не прямыми и в общем не линейными; 2) прерывистость (дискретность) фенотипического пространства имеет пороговую природу и является эпигенетическим феноменом, поскольку определяется природой развитийной функции. Поэтому эволюция представляется Олберчу результатом сдвигов в распределении значений контролирующих развитие параметров. Между скоростями структурной генной эволюции и морфологической диверсификации существует очень слабая корреляция. Это доказывает, что именно регуляторные взаимодействия на генетическом и эпигенетическом уровнях контролируют процессы морфологической эволюции. Развивательные ограничения и взаимодействия могут обусловить филетические тренды.

Макроэволюция рассматривается как продукт взаимодействия между развитием и экологией, но развитие, по мнению Олберча, играет ведущую роль, поскольку обуславливает реальные возможности дальнейших преобразований.

В статье, написанной П. Олберчем совместно с Дж. Остером [21], авторы приходят к выводу о том, что эволюционные изменения обусловлены бифуркацией развитийных программ.

М.А. Шишкин также сформулировал эпигенетическую теорию эволюции [22-25], которая включает следующие положения. Эволюционный процесс рассматривается как преобразование системы развития, которая определяет характерное для вида потенциальное пространство фенотипов. Эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов, так как любые из осуществляемых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы (креоды и субкреоды по Уоддингтону). Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития – адаптивной норме (креоде) и абберативных путях (субкреодах). Наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являющихся нормой. В этом М.А. Шишкин следует за Уоддингтоном и И.И. Шмальгаузенем, которые рассматривали наследственные изменения фенотипа не как прямые эффекты мутаций, а как результат длительного процесса фиксации естественным отбором целостных онтогенетических процессов – стабильных морфозов.

«Дискретность фенотипических изменений, вызываемых мутациями одного и того же хромосомного локуса, выражает не свойства аллельных состояний, как

таковых, а специфику реагирования всей системы развития, способной отвечать качественно различным образом на разные степени воздействия» [25, стр. 155].

М.А. Шишкин усматривал видоспецифичные программы развития: «Эта видоспецифичная определенность возможностей развития зачатка (и в конечном счете всего организма), включающая нормальный для него путь и потенциальные отклонения, может быть наглядно выражена с помощью трехмерной модели эпигенетического ландшафта — в виде наклонных ветвящихся долин, дивергирующих во времени из начальной точки и символизирующих основные области притяжения, к которым стремится траектория развития [25, стр. 152-153]. Места ветвления долин соответствуют понижениям стенок креода, где эпигенетические пороги невысоки и в так называемые чувствительные периоды возможно проявление неустойчивости развития и возможность переключения развития на альтернативные пути».

«При исследовании индивидуального развития мы имеем дело с системным объектом, обладающим устойчивым поведением, т.е. ограниченным набором возможных конечных состояний» [25, стр. 152]. «Любой из количественных сдвигов, вызывающий при определенных пороговых значениях изменения фенотипа, может вызываться как мутацией, так и внешними факторами, т.е. действие мутаций на развитие выражает не их непосредственную специфику, а свойства самой регулирующей системы» [25, стр. 151].

М.А. Шишкин пришел к выводу о том, что все сходные или одинаковые фенотипы всегда генетически не идентичны, а потому все они могут рассматриваться даже при полном внешнем сходстве как «скрытые» мутанты по отношению друг к другу, причем независимо от гибридологического анализа.

М.А. Шишкин считал, что основой продуктивной эволюционной теории должно быть и учение о стабилизирующем (канализирующем) отборе И.И. Шмальгаузена — К.Х Уоддингтона, которое исходит из представления, что отбор по фенотипам ведет к созданию «нового устойчивого развития, реализующего эти фенотипы... Поскольку источником эволюционных изменений здесь признаются отклонения самого процесса развития, эта теория заслуживает названия эпигенетической» [25, стр. 147].

Принципиально важными являются следующие положения М.А. Шишкина: «Все зиготы одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления» [25, стр. 69].

«Развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов, и что все они независимо от их начальных причин имеют одну и ту же основу — количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение концентраций реагирующих веществ и т.д.)» [25, стр. 70].

М.А. Шишкин тем самым показывает системный характер дискретных между собой результатов онтогенеза особей вида, в основе которых лежит регулирующая эпигенетическая система.

В 2005 году была опубликована монография А.Г. Васильева «Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии» [26], в которой обстоятельно анализируются эпигенетические представления. Обстоятельность и разноплановость послужили основой для высокой оценки содержания этой книги академиком В.А. Драгавцевым [27].

А.Г. Васильев разделяет эпигенетические представления К.Х. Уоддингтона, П. Олберча и М.А. Шишкина, развивая и конкретизируя их. В частности, А.Г. Васильев расширяет представления Дж. Остерома и П. Олберча [21] о значении программ развития организмов.

«Программируемость морфогенеза хорошо согласуется с представлением о том, что эпигенез, являющийся основой морфогенеза, представляет собой... рекурсивно функционирующую, но иерархическую программу развития и самосборки, т.е. программированность развития вовсе не отражает его жесткую детерминированность, а лишь общее направление и возможность оптимального выбора адекватных решений. При функционировании таких рекурсивных программ ожидается «эквивинальность» (Дриш, 1915) результата их работы, но заранее трудно планировать конкретный путь включения и весь набор включающихся и используемых подпрограмм... Это процесс активного поиска развивающимся организмом морфологических компромиссов, позволяющих строить такую собственную конструкцию, которая для данных условий окажется близкой к оптимальной. Это и есть оптимальный фенотип для данной особи, однако он далеко не всегда будет оптимальным для популяции» [26, стр. 159].

А.Г. Васильев проводит обстоятельный анализ соотношения генотипов и фенотипов организмов. Он приводит 15 аргументов против жесткой детерминации фенотипа генотипом. Среди них:

- фенотипическая изменчивость существенно меньше генетической;
- в экстремально измененных условиях развития проявляется широкий скрытый в норме спектр фенотипической изменчивости;
- очень малые молекулярно-генетические различия между близкими видами могут сопровождаться огромными отличиями по формам и размерам особей;
- проявление кратных различий в числе генов и пар нуклеотидов в геномах у близких видов эукариот, а также отсутствие у них корреляции между этими характеристиками и сложностью фенотипа прямо указывает на отсутствие жесткой связи между генами и признаками, или генотипом и фенотипом.

А.Г. Васильев предлагает «чисто» эпигенетическое понимание фенотипов и фенотипов: «Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. Большинство таких морфологически хорошо различимых пороговых признаков на практике рассматриваются как фены» [26, стр. 143].

Если до А.Г. Васильева эпигенетика предметом своего исследования видела организмы, виды, систематические группы организмов, то он включил в сферу эпигенетики популяции и внутрииндивидуальную изменчивость.

«Концепция эпигенетической изменчивости позволяет иначе взглянуть на использование фенетических методов исследования при попытке решать существенно популяционно-экологические задачи. Многие внутри популяционные функциональные группы, обеспечивающие нормальную жизнеспособность популяции, с этих позиций могут рассматриваться как проявления альтернативных путей развития (креодов Уоддингтона), которые приводят к проявлению определенной фенотипической изменчивости... Поиск таких «опреде-

ленных» путей индивидуального развития в популяции как надорганизменной системе наполняет новым смыслом изучение внутрипопуляционного фенотипического разнообразия» [26, стр. 347].

«Понимая изменчивость в общем виде как реализацию законов возможно (допускаемого) преобразования отдельных признаков, можно определить биоразнообразие на популяционном уровне как многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития, присущих эпигенетическому ландшафту популяции» [26, стр. 177].

Специфичность эпигенетического ландшафта популяции, его «самостоятельность» следует от того, что, с одной стороны, особи популяции характеризуются близкой генетической общностью, а с другой – общностью, «выравненностью» для особей популяции характера и качества экологических условий.

«Существование единого эпигенетического ландшафта популяции обеспечивает возможность формирования сходного спектра путей развития у всех особей данной группировки, а именно за счет этого, т.е. за счет сходной расстановки эпигенетических порогов, и проявляется устойчивость частот дискретных структурных вариаций – фенотипов, характерная для популяции... Если бы особь могла прожить много жизней, то ее «модификационное пространство» во многом соответствовало бы модификационному пространству популяции, представляющему собой все допустимые для нее варианты развития» [26, стр. 182].

Формирование в популяции классов сходных фенотипов может быть обусловлено альтернативными путями развития, которые маркированы фенотипическими особенностями – определенными композициями фенотипических признаков или определенными пропорциями, если анализируются метрические признаки» [26, стр. 573].

«Эпигенетическая изменчивость представляет собой регулируемую эпигенетическими порогами и поэтому закономерную дискретную изменчивость развития: вероятное осуществление набора онтогенетических (эпигенетических) траекторий, имеющегося в пределах нормы реакции популяции. Эпигенетическая изменчивость реализуется в фенах и обусловлена альтернативными путями развития, типичными для данной популяции» [26, стр. 570].

«По частотам фенотипов – устойчивых пороговых неметрических признаков, или их индивидуальным сочетаниям – фенотипическим композициям, становится возможно косвенно оценить особенности пороговой организации и структуры эпигенетической системы популяции» [26, стр. 145].

«Случайное воплощение морфогенетической программы возможно лишь в виде конкретного состояния элементов структуры – фена или их композиции (морфотипа данной особи или метамера). Случайным является выбор пути развития, ведущего к данному варианту строения, но не сам вариант реализованной структуры, которая представляет собой формирование конкретного и регулярно воспроизводимого в данной популяции состояния признака (модальности). Именно такие особи-копии общей популяционно-онтогенетической программы, и являются элементами вариационного ряда, а, следовательно, носителями той самой информации, по которой обычно судят об изменчивости» [26, стр. 572].

В приведенной цитате кроме всего прочего принципиально важны представления о том, что при метамерной (однохарактерной множественности элементов, как это мы наблюдаем у растений), каждый метамер может быть автономен в своем развитии, в его эпигенетическом предопределении.

«Если бы была возможность заставить одну и ту же особь развиваться много раз с самого начала (аналогом могут служить метамерные структуры растений...), то мы смогли бы отобразить трансформационное «поведение» данной морфологической структуры в фазовом пространстве: построить для нее реальную бифуркационную диаграмму, характеризующую возможность проявления того или иного сценария развития и формирования фенотипов при изменении того или иного управляющего параметра» [26, стр. 206].

«Метамеры одного и того же растения, построенные на основе одного генотипа, но реализующиеся при разной констелляции факторов среды, позволяют приблизиться к оценке соотношения роли генотипа и среды в развитии растений» [26, стр. 248].

Н.П. Кренке, изучая закономерности проявления формы листьев на побеге, назвал такого рода изменчивость феногенетической [28]. С.А. Мамаев [29] выделил особую форму внутрииндивидуальной изменчивости – эндогенную изменчивость растений, основанную на метамерии.

««Феногенетическая изменчивость» Н.П. Кренке – это внутрииндивидуальная метамерная изменчивость, которая одновременно отражает два аспекта: направление усложнения структуры последовательно закладывающихся листьев (метамеров) в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование... Феногенетическая изменчивость... содержит в себе как закономерную, так и случайную компоненту, и отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении ее усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур» [26, стр. 250].

В.В. Корона и А.Г. Васильевым [30] проведено изучение внутрииндивидуальной изменчивости структуры, формы и размеров листьев *Rhoicissus zhomboidea*.

Исследованные листья являлись материалом одного и того же растения, а потому исследованная изменчивость является внутрииндивидуальной. У рои-суиссуса существует несколько характерных и устойчиво воспроизводящихся форм листьев: А- крупные метамеры - сложные листья из трех листовых пластинок, которые формируются в начале побега; С – мелкие метамеры, такие же сложные листья, в пазухах которых формируется дополнительный элемент – усик; R – листья, появляющиеся из пазушной почки параллельно с новым побегом; I – переходные листья от типа А к типу С, расположенные на побеге между этими двумя категориями листьев.

Методически установить принадлежность листа к тому или иному типу метамеров можно было лишь при феногенетической классификации листьев, последовательно расположенных вдоль побега, когда строго определяется замещение одного типа метамеров другим. Поэтому отдельные случайно изолированные от побега листья в измерение и классификацию не включались [26].

Дискриминантный анализ данных таблицы 2 показал, что различия оказались статистически не достоверными лишь при сравнении I-и R-метамеров.

Таблица 2 – Морфометрические характеристики листьев *Rhoicissus zhomboidea*, относящихся к морфологическим типам А, I, С и R метамеров (Mtm, n) [26, стр. 255]

Показатель	Сравниваемые типы листьев-метамеров			
	А	I	С	R
Длина листовой пластинки центрального субметамера	66,8 ± 1,56 n = 60	62,4 ± 1,64 n = 14	45,8 ± 1,04 n = 115	54,6 ± 2,27 n = 16
Длина листовой пластинки и черешочка центрального субметамера до места пересечения с черешочками боковых субметамеров	86,7 ± 2,18 n = 60	78,9 ± 2,10 n = 14	54,8 ± 1,34 n = 115	70,0 ± 3,75 n = 16
Общая длина центрального субметамера с черешком	142,2 ± 3,44 n = 60	113,3 ± 3,55 n = 14	71,9 ± 1,87 n = 115	98,4 ± 6,72 n = 16
Длина предшествующего метамеру междоузлия	50,2 ± 2,87 n = 79	71,5 ± 7,91 n = 21	69,4 ± 2,24 n = 160	82,3 ± 8,33 n = 23
Длина листовой пластинки левого бокового субметамера	51,9 ± 1,38 n = 29	43,9 ± 2,62 n = 7	34,5 ± 0,94 n = 60	40,6 ± 2,41 n = 13
Длина листовой пластинки правого бокового субметамера	51,6 ± 2,31 n = 29	45,7 ± 2,24 n = 7	34,5 ± 0,91 n = 60	39,1 ± 2,76 n = 13

По этому поводу А.Г. Васильев пишет: «В обоих случаях эти метамеры являются структурными предшественниками изменения (смены) морфогенетической подпрограммы, что и может их объединять. Классификация метамеров при дискриминации показала, что с высокой точностью определяются С- и А-метамеры, для которых ошибочная классификация составила 3,45 % и 9,05 % соответственно...»

Таким образом, разные типы метамеров устойчиво отличаются друг от друга по размерам и форме и могут рассматриваться как фенотипические классы, развитие которых детерминировано вполне определенной подпрограммой или особенностями морфогенеза данного растения» [26, стр. 257].

Показанная Н.П. Кренке [28] и А.Г. Васильевым [26, 30] метамерная изменчивость листьев растений, с одной стороны, является иллюстрацией хорошо известного ботаникам и физиологам растений «эффекта положения» - зависимости формы органа от его местоположения в растении, а с другой показывает, что онтогенез отдельных метамеров, органов растения реализуется на основе «индивидуальных» эпигенетических программ с принципиально различными результатами. Морфогенез органов растения может быть поливариантным по тем же эпигенетическим основаниям, что и онтогенез растения в целом.

В монографии А.Г. Васильева [26] обсуждаются и молекулярно-генетические основы эпигенетики, которые получили свое развитие с конца XX века.

«Долгое время ДНК считалась единственным носителем наследственной информации. Но сегодня биологи уверены, что существует другой, более лабильный информационный уровень, связанный с хромосомами» [31, стр. 64]. Речь

идет не об особой второй наследственности, а об эпигенетической регуляции наследственной системы [32]. В молекулярно-генетическом аспекте эпигенетика – это те процессы, которые происходят «рядом с генами», не нарушая и не изменяя структуру генома организма. Вот как об этом пишет А.Г. Васильев:

«Молекулярными эпигенетическими изменениями считаются такие, которые связаны с дифференциальными изменениями экспрессии генов и без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК устойчиво наследуются в ряду делений клетки. Наиболее известны два таких механизма, которые влияют на экспрессию генов: модифицирование гистонов нуклеосомного кодра и метилирование ДНК. Хроматин, содержащий ацетилированные гистоны, является «открытым», доступным фактором транскрипции, а потому гены в нем могут быть активированными. Противоположное состояние, когда гистоны деацетилированы, вызывает конденсацию хроматина, что приводит к прекращению доступа факторов транскрипции, и гены становятся молчащими. ... Метилирование – это обратимая ковалентная модификация структуры ДНК у некоторых азотистых оснований, вызванная присоединением метиловой группы к углеводу... Метилирование ДНК участвует в контроле, по-видимому, всех молекулярно-генетических процессов: транскрипции, репликации, рекомбинации, транспозиции мобильных элементов, репарации, генетическом импринтинге, а также в формировании систем эпигенетической наследственности (СЭН)» [26, стр. 79-81].

Картина метилирования благодаря механизмам обычной репликации ДНК может передаваться в клеточных поколениях. Эпигенетические системы наследственности известны главным образом по их роли в клеточной дифференцировке состояний у клеточных линий. Они являются «памятью» клеточных систем, которая позволяет соматическим клеткам с различными фенотипами, но идентичными генотипами, передавать свои фенотипы клеткам-потомкам даже в том случае, если стимулы, которые их исходно вызывали, уже отсутствуют [33].

Признается существование трех типов систем эпигенетической наследственности [34]:

1) Самоподдержание функционирования генетических систем: однажды будучи включенным, ген, регулирующий транскрипцию, по принципу обратной петли сохраняет свою транскрипционную активность и после деления клетки. Если регуляторный продукт этого гена диффундирует в соседние клетки, то может переключать их работу на ту же модель, которой следует клетка с «включенным» геном;

2) Существуют структурные системы наследования, к которым могут быть отнесены предшествующие клеточные структуры, используемые как шаблон для создания новых структур (клеточные реснички парамеции);

3) Хроматин – меченые системы, в частности маркировки хроматина метиловыми группами при метилировании ДНК. Происходит формирование паттерна метилированного цитозина, обеспечивающего разную степень функциональной активности гена. Низкий уровень метилирования – гипометилирование – приводит к увеличению потенциальной экспрессии гена, а гиперметилирование – к снижению или прекращению экспрессии.

В. А. Раткером [35] сформулирована идея молекулярно-генетической системы управления (МГСУ), которая основывается на структурно-функциональном подходе и информационно-лингвистических представлениях о принципах передачи и воспроизведения информации при процессах репликации, транскрипции, трансляции, репарации, рекомбинации и сегрегации. Мономеры при таком подходе рассматриваются как символы алфавита, макромолекулы – как генетические тексты, системы взаимодействия генов и их конструкции, определяются как генетические сети, а весь геном представляет собой систему иерархически взаимодействующих генных сетей.

Считают [36], что каждая генетическая сеть имеет следующие конструкционные модули: 1) определенные пути передачи сигналов от клеточных мембран к генам; 2) центральный регулятор, которым являются определенные транскрипционные факторы, производящие каскадную активацию большой группы генов (одновременная экспрессия определяет работу данной ГС); 3) определенный набор регуляторных механизмов, которые обеспечивают положительные и отрицательные петли обратной связи.

Для функционирования ГС важны значения начальных состояний всех переменных сети, а также пороговые критические значения для параметров внешней и внутренней среды ГС. При этом в разных сетях могут принимать параллельное участие многие общие гены как при их одновременной деятельности, так и при последовательном функционировании.

Обнаружено большое число иерархически соподчиненных и разветвленных кластеров генных сетей, которые могут ситуативно объединяться и разъединяться. Многочисленные локальные генные сети формируют общие ансамбли, в частности ансамбль эмбриогенеза, представляющий собой сложный каскад ГС, работающих на основе положительных обратных связей, увеличивающихся в числе и разнообразии по мере развития эмбриона. Каждый такой каскад ГС и структура ансамбля зависят от функционального состояния клеток, тканей и всего организма. Соответственно в разных условиях структура соподчиненных и взаимодействующих ГС может быть различной [37].

«Генные сети эукариотических организмов организованы таким образом, что позволяют реализовать огромное множество генетических программ формирования фенотипических признаков организма» [37, стр. 23].

Есть мнение, что геном эукариот – большая эпигенетическая машина. Как только эукариотическая клетка приобрела ядро, возникли и сложнейшие молекулярные эпигенетические отношения, обеспечивающие структурно-информационный обмен между ядром и цитоплазмой. Произошла резкая активизация процессов «использования» ДНК, что потребовало большего участия в этих процессах совместно действующих нуклеотидов. Каждое множество нуклеотидов приобрело соответствующие функции, и весь геном стал единой эпигенетической машиной [38].

Системы эпигенетической наследственности отличаются от генетических. В первую очередь многие изменения СЭН являются направленными, предсказуемыми, поскольку связаны с изменениями условий среды. Частота таких изменений может широко варьировать – от 0 до 100 %. Эпигенетические системы могут

иметь сходные изменения в более чем одной клетке организма и даже более чем у одного организма. Эпигенетические системы могут продуцировать быстрые, обратимые, скоординированные и наследуемые изменения. В то же время СЭН могут лежать в основе неиндуцированных изменений, индуцированных, но не адаптивных изменений, а также изменений, которые очень стабильны [33].

Развившиеся в последнее время молекулярно-генетические представления об эпигенетической наследственности не опровергают, а дополняют и уточняют представления школы эпигенетики К.Х. Уоддингтона. Иерархия генетических сетей организма, отвечающих за реализацию фенотипических признаков, принципиально согласуется с представлениями об «эпигенетическом ландшафте», как системе путей реализации онтогенетических процессов. Вполне допустимо равенство между эпигенетическими траекториями и генетическими подпрограммами. И исходная, и молекулярно-генетическая эпигенетика приводят к выводу о не случайности эпигенетических изменений. Оба эти научные направления приходят также к выводу о реализуемости эпигенетических закономерностей на различных уровнях организации живого – от клетки через организм к над организменным системам. Молекулярно-генетические эпигенетические представления пополняют исходные более глубоким содержанием:

- эпигенетические системы могут осуществлять как быстрые, обратимые, так и долго действующие в поколениях изменения организмов;

- эпигенетические системы определяют, как адаптивные, так и не адаптивные изменения, поэтому вовсе не всегда связанные с процессами естественного отбора.

В последнее десятилетие эпигенетика получила новый импульс развития. Сегодня признано, что эпигенетические процессы реализуют матрицу синтеза белков 2-го рода, и что «белковая наследственность это один из ключевых механизмов эпигенетической наследственности / изменчивости» [39, стр. 406]. Доказательством матриц синтеза белка 2-го рода была работа С. Прушнера, из которой следовало, что в случае прионных заболеваний млекопитающих инфекционным агентом служит белок-амилоид. За это открытие С. Прушнер в 1997 году был удостоен Нобелевской премии. Следует отметить, что представления о цитоплазматических наследственных детерминантах белковой природы (прионах) у дрожжей-сахаромицетов, были сформулированы Р. Уикмором еще в 1994 году. Последующие исследования [40-45] подтвердили объективность прионной наследственности. Отмечается, что «исследуя матричные процессы 2-го рода, мы стоим на пути к пониманию воспроизведения трехмерной структуры клетки» [39, стр. 406].

Исследования трехмерности наследственного аппарата клетки ведутся и в другом направлении. Еще Ф. Джакоб [46] показал, что мембрана прокариотической клетки, к которой прикреплена ДНК, играет важную роль как в сегрегации, так и в регуляции синтеза ДНК (репликон прикреплен к клеточной мембране в точке начала репликации). Тогда же было предположено [47], что у эукариот ядерная мембрана играет роль аналогичную плазмолемме прокариот, а поверхность ядра представляет собой мозаику специфических зон, воспринимающих сигнал к запуску репликации и участвующих в регуляции транскрипции.

В последствии было показано [48], что прикрепление хромосом к ядерной мембране имеет видовую специфику и может служить таксономическим признаком. На растениях установлено [49], что филогенетическая принадлежность в большей степени определяет пространственное расположение интерфазных хромосом, чем размер генома и число хромосом. Пространственная организация ядра рассматривается как компонент эпигенетической системы, определяющий лежащую в основе дифференцировки клеток и тканей долговременную активацию или репрессию генов [50]. Тканеспецифичность пространственной архитектуры ядра и ее поддержание в клеточных поколениях обеспечивается эпигенетическими механизмами.

Еще одним эпигенетическим механизмом наследственности является политения. Политения означает многонитчатость, наличие в хромосоме большого числа нитей ДНК [51]. Представления о политении как о существенном факторе структурно-функциональной организации генома были положены в основу объяснения соотношения фенотипических классов, выявленных в агамных потомствах сахарной свеклы [52]. Показано, что комбинаторные процессы, сопровождающие диминацию избытка хроматина на ранних стадиях онтогенеза, приводят к полиморфизму в образующемся агамном потомстве. Предложено, что проявление гигантизма у половых потомств растений, связанного с увеличением содержания в клетках ДНК, так же определяется политенизацией хромосом [51]. Речь идет о результатах исследований льна [53] и пшеницы [54]. Также обработка прорастающих семян пшеницы никотиновой кислотой может вызвать сохраняющиеся в течение 57 поколений изменения морфологических признаков растений – возникающие при этом признаки гигантизма сопровождаются увеличением содержания ДНК в ядрах клеток различных тканей на 15-75 % [54].

Влияние степени политении на соотношение фенотипов в потомстве позволяет рассматривать дифференциальную политению как фактор, влияющий на передачу наследственной информации в последующие поколения. Было предложено рассматривать генетическое кодирование, как кодирование в первом измерении (1 D), а кодирование, основанное на дифференциальной политенизации, – как кодирование во втором измерении (2D) [52]. Теперь предлагается рассматривать специфичность расположения в клеточном ядре хромосом как еще одно измерение кодирования наследственной информации – D3 [51].

Показано, что у рыб, амфибий и рептилий за счет эпигенетических механизмов реализуется обратимая детерминация пола особи [55-60].

XXI век уже провозглашен веком эпигенетики [61]. Изданы первые сводки по эпигенетике растений [62, 63]. И это обосновано и объективно. Уже сейчас признается, что 60 % изменчивости популяции растений имеет эпигенетический характер [27]. Очень вероятно, что изменчивость метамерных, множественно развивающихся на растениях органов имеет эпигенетическую природу.

## ГЛАВА 3.

### ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ СИСТЕМА РАЗНООБРАЗИЯ ФОРМ ПЛОДОВ «МОДИФИКАЦИИ ВОЗДУШНОГО ШАРИКА»

В английском издании «Закона гомологических рядов» [6, 10], а также в его изданиях 1935 года [1, 7, 8] 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.

Как отмечалось в главе 1, 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. В таблице 1 главы 1 показана изменчивость формы плода – боба, свойственная только семейству *Fabaceae*. Значительно более широкой филогенетической распространенностью (*Rosaceae*, *Cucurbitaceae*, *Solanaceae*, и, как будет показано в главе 5, *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 [1, 7, 8]. Им выделялось следующее разнообразие форм: 1) круглые; 2) удлинённые; 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, удлинённая 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 удлинённых 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 мак-

симальный 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 [64, 65].

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 удлинненными. Соответственно, удлинненные плоды могут быть и коническими, и овальными, и грушевидными, и цилиндрическими. Система разнообразия форм плодов по указанным «типам» и «классам» приведена в таблице 3. В этой таблице содержится 12 форм, для каждой из которых предложен двухбуквенный индекс. Первая буква кодирует класс, а вторая – тип формы плодов. Например, ПК – приплюснуто-коническая или УГ – удлинненно-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 [66].

Таблица 3 – 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)
1	2	3	4	5	6
Приплюснутые (П)	Высота плода меньше его макс. диаметра	Приплюснуто-коническая форма (ПК)	Приплюснуто-овальная форма (ПО)	Приплюснуто-грушевидная форма (ПГ)	Приплюснуто-цилиндрическая форма (ПЦ)

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6
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	Удлиненно-коническая форма (УК)	Удлиненно-овальная форма (УО)	Удлиненно-грушевидная форма (УГ)	Удлиненно-цилиндрическая форма (УЦ)

Таблица 3 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.

Следует, на наш взгляд, еще раз вернуться к «воздушному шарик». Его резиновая оболочка определяет его форму в «надутом» состоянии. Все формы системы – это варианты конструкции таких оболочек. Можно изменить форму надутого шарика оказывая на него то или иное давление. Однако такое изменение формы будет кратковременным, оно продлится ровно столько, сколько времени оказывается давление. А при его снятии шарик вернется к своей форме. По описанной аналогии с шариком, онтогенез плода задано предполагает определенную «резиновую оболочку», а через нее – конечную форму органа. Задача наших дальнейших исследований не только в определении тех или иных «оболочек», приемлемых для плодов различных растений, но и в установлении закономерностей развертывания разнообразия плодов у особи, популяции, вида.

## ГЛАВА 4.

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ПЛОДОВ ЯБЛОНИ

Изменчивость формы плодов яблони была включена Н.И. Вавиловым в выявленный им прообраз геометрической системы разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика». Поэтому исследования плодов яблони – самый «прямой» путь для оценки объективности предложенной нами геометрической системы изменчивости форм органа.

Нами проведены исследования природных популяций яблони Юго-Восточного Казахстана (Тарбагатай, Кетмень, Заилийское Алатау). Мы воздержимся от указания видовой принадлежности исследованных растений, так как она неоднозначна.

М.Г. Попов [67] первым предположил, что в горах Чимгана в природных популяциях яблони имеется комплекс «дикого» вида, «одичавшего» сортового материала (*Malus domestica* Borkh.) и гибридов между ними. В.В. Романович пришел к таким же представлениям о природных популяциях яблони Заилийского Алатау [68, 69]. Е.П. Коровин [70] распространил эти представления на все природные популяции яблони Центральной Азии.

О том, каким может быть соотношение генов вида и сортового материала в генетической структуре природной популяции позволяет судить исторический анализ состояния популяций яблони в Заилийском Алатау. В 1858 году плодовые сады здесь отсутствовали [71]. В 60-х годах 19 века в Верном (ныне Алматы) и в его окрестностях появились плодовые насаждения кульджинского происхождения – яблони, персики, абрикосы, виноград. С 1868 года началось переселение в Верный жителей Воронежской губернии России. Они привезли саженцы яблони, груши, вишни. Кроме того, в Верненском казенном саду выращивали саженцы европейских и узбекских плодовых сортов. Эти сорта яблони, груши характеризовались в Верном лучшим качеством плодов чем на родине, и вскоре вытеснили кульджинские сорта [72].

Что же касается диких плодовых насаждений, то из-за беспощадной рубки, поджогов они к 1916 году пришли в состояние крайнего упадка, и лесники были вынуждены поставить вопрос об их охране [72].

В период революции, гражданской войны и проведения земельной реформы садоводство в Семиречье пережило катастрофический упадок. В небывало холодную зиму 1918-1919 гг. от морозов пострадали все сады, расположенные под горами. Уход за садами отсутствовал, а практиковались их рубки на дрова. Сколько за это время погибло садов учесть трудно [72].

Распадающиеся одичавшие культурные сады расширили площади диких плодовых насаждений и изменили их характеристики. Отмеченное Н.И. Вавиловым [73] формовое разнообразие диких яблони и абрикоса Заилийского Алатау хорошо согласуется с представлениями Е.П. Коровина [70] о том, что такой полиморфизм определяется гибридизацией дикорастущих и культурных форм, когда в популяции одновременно присутствуют и чистые дикари, и одичавшие культурные формы, и гибриды между ними. Особо следует

отметить, что в случае с популяциями яблони Заилийского Алатау по этому «сценарию» произошло смешение дикарей с китайскими, европейскими и центрально-азиатскими сортами. Сходный «генетический коктейль» получился и в популяциях Джунгарского Алатау, так как посадочный материал из Верного в 1870-1912 годах распределялся по всем уездам Семиречья, единственными для всего региона были и исторические, и социально-экономические проблемы [72].

К сожалению, с 30-х годов XX века описанные выше генетические проблемы дикой яблони в Заилийском и Джунгарском Алатау Казахстана еще больше усилились. В СССР была провозглашена акция «облагораживания» плодовых лесов – превращения их в «лесосады» путем прививок в кроны диких растений черенков культурных сортов. Такое облагораживание проводилось с 30-х по 80-е годы XX века. Уже в 1933 году в Заилийском Алатау были привиты более 100 тыс. деревьев дикой яблони [74]. В 1962-1965 годах в лесах Заилийского и Джунгарского Алатау были «облагорожены» 750 тыс. деревьев яблони [75]. Чтобы объективно оценить приведенные выше цифры, поясним что в 1933 году число деревьев дикой яблони в Заилийском Алатау оценивалось в 425 тыс. шт. [74]. Если бы рапортовая статистика органов лесного хозяйства о масштабах «облагораживания» плодовых лесов была бы абсолютно достоверна, на сегодняшний день в лесах юго-востока Казахстана не осталось бы ни одного дерева с кроной дикой яблони.

Молекулярно-генетическими исследованиями [76] показано, что *M. Sieversii* генетически наиболее близка сортам культурной яблони (*Malus domestica* Borkh.). Этими же исследованиями установлено, что *M. nedzwetzkyana* является родственной, но не идентичной *M. Sieversii* и генетически более удалена, чем последняя от *M. domestica*.

Материалы для обсуждаемых молекулярно-генетических исследований были собраны в природных популяциях Заилийского и Джунгарского Алатау в 2000 году. Из близко родственности *M. Sieversii* и *M. domestica* было сделано заключение о том, что *M. Sieversii* Заилийского и Джунгарского Алатау является прародительницей культурных сортов яблони [77, 78]. Однако столь же правомерным, и более объективным является заключение о том, что в природных популяциях дикой яблони Центральной Азии, в частности Заилийского и Джунгарского Алатау, широко представлены генетические конструкции *M. domestica* [79]. Именно к такому выводу после проведения дополнительных молекулярно-генетических исследований пришли Международный проект «Сохранение in-situ горного агробиоразнообразия в Казахстане», Комитет лесного и охотничьего хозяйства МСХ РК [80, 81].

Выше изложенное позволяет утверждать, что в исследованных нами природных популяциях яблони вероятен генетический комплекс яблони Сиверса (*Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.), яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) и гибридов этих видов.

Нами были проведены два варианта исследований плодов яблони в природных популяциях – первичные и дополнительные. При первичных исследованиях устанавливались лишь формы плодов, реализуемые растением. Исходно

предполагалось, что одно растение реализует только одну форму плодов. Но оказалось, что одно растение может реализовывать плоды нескольких форм. С учетом этого при дополнительных исследованиях осуществлялся количественный анализ разнообразия форм плодов, реализуемых растением. Географические характеристики исследованных природных популяций яблони показаны в таблице 4.

Таблица 4. Географические характеристики мест произрастания исследованных популяций дикой яблони юго-востока Казахстана

Характер исследований	Популяции	Северная широта		Восточная долгота		Средняя высота над уровнем моря, м	Системы и горные хребты
		Градусы	Минуты	Градусы	Минуты		
Первичные	Большой Киргизсай	43	19,174	79	31,220	1470	Заилийский Алатау, Северный Тянь-Шань
	Талдыбулак	43	22,385	77	40,416	1600	
	Бельбулак	43	16,275	77	10,245	1250	
	Большое Алма-тинс-кое ущелье	43	09,132	76	54,695	1280	
Дополнительные	Левый Талгар	43	14,915	77	14,532	1300	Тарбагатай
	Правый Талгар	43	13,735	77	16,850	1570	
	Уджарская	47	16,703	81	36,000	1000	

Первичные исследования природных популяций яблони юго-востока Казахстана показали, что в этих популяциях реализуется 7-10 форм плодов геометрической системы их разнообразий (Таблица 5). Формы плодов, не предусмотренные системой, не реализуются. В дополнительных исследованиях было показано (Таблица 6), что природной популяцией может реализовываться 4-9 форм плодов. В 7 исследованных популяциях яблони реализовано 11 форм плодов из 12 предполагаемых геометрической системой «Модификации воздушного шарика».

Одним растением яблони реализуется 1-6 форм плодов (Таблицы 7,8). Доля растений, реализующих только одну форму плода популяционно специфична и колеблется от 0,0 (Левый Талгар) до 78,8 %. Среди всех исследованных растений яблони (148 шт.) одна треть (33,1 %) реализовала только одну форму плода, чуть меньше растений (29,7 %) – две формы. Достаточно широко представлены растения, реализующие три формы плода (22,3 %). Одна десятая исследованных растений (10,1 %) реализовали 4 формы плода. Значительно реже встречаются деревья яблони, реализующие одновременно 5 (3,4 %) и 6 (1,4 %) форм плодов. Между числом форм плодов, реализуемых одновременно растением

яблони, и долей растений, реализующее такое число форм плодов, имеет место обратно пропорциональная линейная зависимость вида,

$$Y = 40,5 - 6,5x,$$

где  $x$ -число форм плодов, реализуемых растением, а  $y$  – доля растений, реализующих  $x$  форм плодов от числа исследованных. Чем больше число форм плодов реализуют растения, тем реже они встречаются в природных популяциях.

Хотя деревья яблони, реализующие только одну форму плода самые распространенные в совокупности исследованных природных популяций, доля таких деревьев составляет только одну треть, а две трети исследованных растений реализовали две и более форм плодов. Поэтому образование на дереве яблони плодов различной формы является в два раза более распространенным явлением. Причиной этого явления потенциально могут быть и соматические мутации, и эпигенетическая изменчивость.

Растения яблони, реализующие 4-5 форм плодов, выявлены нами в природной популяции Левый Талгар (Таблица 9). На примере этой популяции очевидно, что одни формы плодов (ПО, ИЦ) оказываются обязательным для каждого растения популяции, а другие (ПК, ПЦ, УД) реализуются лишь одним растением. У растения могут преобладать как «общепопуляционные» (ПО), так и специфичные для него (ПК) формы плодов. Но при преобладании «специфичной» формы, реализация «общепопуляционных» форм плодов обязательна. Описанная картина разнообразия форм плодов в популяции яблони Левый Талгар согласуется с представлениями А.Г. Васильева [26] об эпигенетическом варьировании фенотипов, как результатов реализации различных эпигенетических программ.

К эпигенетическим представлениям о характере разнообразия форм плодов в популяции Левый Талгар приводит и анализ распространенности различных форм плодов у одного растения (Таблица 10). Частоты реализации «уклоняющихся» от преобладающей у растения формы плодов 43,3 – 63,3 % на несколько порядков выше возможных частот жизнеспособных соматических мутаций, но вполне соответствуют частотам эпигенетического варьирования [33].

Варьирование формы плодов свойственно не только природным популяциям яблони, но и ее культурным сортам. В Таблице 11 показаны изменчивость формы плодов и их размеров у сорта «Апорт Александра». Из таблицы следует, что этому сорту свойственны, как минимум, три формы плодов: ПК, ПО, ПЦ. У более мелких плодов форма может быть различной, а у наиболее крупных – только приплюснутая коническая (ПК). Именно эта форма плода характеризует «Апорт Александра» в помологических описаниях [82], а реализация плодами других форм рассматривается как признак вырождения сорта. Такие представления о «вырождении» сорта не верны. В данном случае было бы правильно говорить, как о заданной изменчивости формы плодов, так и о наличии определенных внешних условий, при которых у «Апорта Александра» формируются только крупные конические плоды.

Таблица 5. Реализованные формы плодов и доли (%) растений, реализовавших эти формы в первично исследованных популяциях дикой яблони юго-востока Казахстана

Популяции	Индексы форм плодов										Исследовано растений	В популяции реализовано форм плодов	
	ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПЦ	ИЦ	УЦ	ПГ			ИГ
Большой Киргизсай	16,7	50,0	5,6	16,7	22,2		5,6	5,6				18	7
Большое Алматинское ущелье		76,2	28,6	47,6	57,1	9,5		14,3	4,8			21	7
Талдыбулак	23,3	30,0	6,7	46,6	13,3	3,3	13,3	20,0				30	8
Бельбулак	21,1	47,4	26,3	68,4	21,1	15,8	10,5	10,5	21,4		5,3	19	10
По четырем популяциям	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	88	10

Таблица 6. Число (числитель) и доля (%) (знаменатель) плодов различной формы в дополнительно обследованных популяциях дикой яблони юго-востока Казахстана

Популяции	Индексы форм плодов										Исследовано плодов	В популяции реализовано форм плодов	
	ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПЦ	ИЦ	УЦ	ПГ			ИГ
Уджарская			$\frac{396}{75,4}$	$\frac{86}{16,4}$	$\frac{38}{7,2}$					$\frac{5}{1,0}$		$\frac{525}{100,0}$	4
Левый Талгар	$\frac{17}{18,9}$	$\frac{6}{6,7}$	$\frac{25}{27,9}$	$\frac{24}{26,6}$		$\frac{1}{1,1}$	$\frac{15}{16,6}$	$\frac{2}{2,2}$				$\frac{90}{100,0}$	7
Правый Талгар	$\frac{27}{11,9}$	$\frac{26}{11,5}$	$\frac{16}{7,1}$	$\frac{36}{15,9}$	$\frac{21}{9,3}$		$\frac{2}{0,9}$			$\frac{5}{2,2}$	$\frac{2}{0,9}$	$\frac{226}{100,0}$	9
Все три популяции	$\frac{44}{5,2}$	$\frac{32}{3,8}$	$\frac{16}{1,9}$	$\frac{146}{17,4}$	$\frac{59}{7,0}$	$\frac{1}{0,1}$	$\frac{17}{2,0}$	$\frac{2}{0,2}$	$\frac{10}{1,2}$	$\frac{2}{1,2}$	$\frac{2}{0,2}$	$\frac{841}{100,0}$	11

Таблица 7. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) растений дикой яблони в первично исследованных популяциях юго-востока Казахстана, реализующих различное число форм плодов

Популяции	Число форм плодов, реализованное растением				Исследовано растений
	1	2	3	4	
Большой Киргизсай	14 / 77,8	4 / 22,2			18 / 100,0
Большое Алма-тинское ущелье	5 / 23,8	8 / 38,1	3 / 14,3	5 / 23,8	21 / 100,0
Талдыбулак	19 / 63,3	5 / 16,7	6 / 20,0		30 / 100,0
Бельбулак	3 / 15,8	8 / 42,2	4 / 21,0	4 / 21,0	19 / 100,0
Все четыре	41 / 46,6	25 / 28,4	13 / 14,8	9 / 10,2	88 / 100,0

Таблица 8. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) растений дикой яблони в дополнительно обследованных популяциях юго-востока Казахстана, реализующих различное число форм плодов

Популяции	Число форм плодов, реализованное растением						Всего исследовано растений
	1	2	3	4	5	6	
Уджарская	$\frac{7}{20,0}$	$\frac{14}{40,0}$	$\frac{14}{40,0}$				$\frac{35}{100,0}$
Левый Талгар				$\frac{2}{66,7}$	$\frac{1}{33,3}$		$\frac{3}{100,0}$
Правый Талгар	$\frac{1}{4,5}$	$\frac{5}{22,7}$	$\frac{6}{27,4}$	$\frac{4}{18,2}$	$\frac{4}{18,2}$	$\frac{2}{9,0}$	$\frac{22}{100,0}$
Все три популяции	$\frac{8}{13,3}$	$\frac{19}{31,7}$	$\frac{20}{33,5}$	$\frac{6}{10,0}$	$\frac{5}{8,3}$	$\frac{2}{3,3}$	$\frac{60}{100,0}$

Таблица 9. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) плодов различной формы у исследованных растений популяции дикой яблони ущелья Левый Талгар (Заилийский Алатау)

№ растения	Возрастная группа, лет	Индексы формы плодов							Исследовано плодов	Число форм плодов у растений
		ИК	ПК	ПО	Ш	ПЦ	ИЦ	УЦ		
1	21-30	$\frac{3}{10,0}$	$\frac{17}{56,7}$	$\frac{9}{10,0}$			$\frac{1}{3,3}$		30 / 100,0	4
2	21-30	$\frac{3}{10,0}$		$\frac{11}{36,7}$	$\frac{13}{43,3}$		$\frac{3}{10,0}$		30 / 100,0	4
3	21-30			$\frac{5}{16,6}$	$\frac{11}{36,7}$	$\frac{1}{3,3}$	$\frac{11}{36,7}$	$\frac{2}{6,7}$	30 / 100,0	5

Таблица 10. Соотношение преобладающих («исходный фен») и уклоняющихся от них форм плода у растений яблони популяции Левый Талгар

№	Исследовано плодов	Преобладающая форма плода	Число плодов преобладающей формы	«Уклоняющиеся» формы плода	Число плодов «уклоняющихся» форм	Доля (%) плодов «уклоняющихся» форм
1	30	ПК	17	ИК, ПО, ИЦ	13	43,3
2	30	Ш	13	ИК, ПО, ИЦ	17	56,7
3	30	ИЦ	11	ПО, Ш, ПЦ, УЦ	19	63,3

Таблица 11. Соотношение размеров и формы плодов яблони сорта Апорт Александра

Высота плода, см	Максимальный диаметр плода							
	6,6 – 7,0	7,1 – 8,0	7,6 – 8,0	8,1 – 8,5	8,6 – 9,0	9,1 – 9,5	9,6 – 10,0	10,1 – 0,5
4,6 – 5,0	1ПК	1ПК						
5,1 – 5,5		1ПО	1ПО 1ПК					
5,6 – 6,0		1ПК	2ПО		1ПК			
6,1 – 6,5			1ПК 1ПО 1ПЦ	1ПО	1ПК 1ПО			
6,6 – 7,0			2ПО	1ПО	1ПК			
7,1 – 7,5					1ПК		1ПК	
7,6 – 8,0					1ПК 1ПО			
8,1 – 8,5						1ПК		ПК
Реализованные формы плода	ПК	ПК ПО	ПО ПК ПЦ	ПО	ПК ПО	ПК	ПК	ПК
Доля (%) плодов приплюснуто-конической формы	100,0	66,7	22,2	0,0	71,4	100,0	100,0	100,0
Доля (%) плодов приплюснуто-овальной формы	0,0	33,3	66,7	100,0	28,6	0,0	0,0	0,0

Проведенные нами исследования яблони обосновывают следующие выводы:

1. Исследования природных популяций яблони юго-востока Казахстана показывают объективность геометрической системы разнообразия формы плодов

«Модификации Воздушного шарика». Из 12 форм плодов, предсказываемых этой системой, выявлено 11 форм. Иные, не включенные в систему, формы плода не выявлены;

2. Одно растение яблони в один сезон вегетации может реализовывать не одну, а 2-6 форм плода. Число форм плодов популяционно специфично, как популяционно специфичны и доли растений, реализующих различное число форм плода. Доля растений популяции, реализующих более одной формы плода составляет 22-100 %. По обобщенным данным всех исследованных популяций только одна треть растений реализует одну форму плода. Показана обратно-пропорциональная зависимость между числом форм плодов, реализуемых растением и долей растений с таким числом форм плодов в исследуемой выборке;

3. Различные формы плода характеризуются в природных популяциях яблони различной встречаемостью. Плоды овально типа выявлены у более 90 % исследованных растений, конические – у 56 %, цилиндрические – у 26 %, а грушевидная – только у 3 %. Форма грушевидного типа УГ – не выявленная нами форма геометрической системы. При низкой распространенности грушевидной формы плодов у яблони, вполне вероятно, что выборка в 150 растений не позволила выявить плоды формы УГ;

4. Изменчивостью формы плодов характеризуются не только растения природных популяций, но и культивируемые сорта яблони;

5. Анализ частоты уклонений форм плодов от преобладающей у растения (43,3 – 63,5 %) в популяции Левый Талгар позволяет утверждать, что изменчивость формы плодов яблони имеет эпигенетический, а не мутационный характер.

## ГЛАВА 5.

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ПЛОДОВ БАРБАРИСОВ ЮЖНОГО И ЮГО-ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

Исследования яблони показали объективность геометрической системы разнообразия формы плодов «Модификации воздушного шарика». Кроме того, установлено, что одно растение в один сезон вегетации может реализовывать не одну, а 2-6 форм плода. На примере популяции Левый Талгар обосновано определение описанной изменчивости плодов как эпигенетической.

Для подтверждения и развития этих выводов необходим объект исследований, который бы характеризовался тремя свойствами:

- формировал плоды по формам соответствующие геометрической системе разнообразия «Модификации воздушного шарика»;
- развивал бы на каждом растении большое количество плодов, позволяющее учитывать не только преобладающие, но и единично встречающиеся формы;
- позволял бы фиксировать местоположение каждого исследуемого плода в кроне растения для более определенной оценки как характера изменчивости плодов, так и онтогенетической составляющей этой изменчивости.

Таким объектом являются барбарисы юга и юго-востока Казахстана. Этот род не исследовался Н.И. Вавиловым. Однако показано [66], что изменчивость формы плодов двух его видов на юго-востоке Казахстана соответствует геометрической системе «Модификации воздушного шарика». Большинство видов барбариса формирует цветочно-плодовые кисти, в каждой из которых развивается 5-40 цветов. Такие плодовые кисти развиваются из отходящих от ствола укороченных побегов. На одном стволе развивается 7 и более плодовых кистей. Анализируя плоды с одного ствола куста барбариса, мы имеем возможность четко фиксировать положение каждого из них в кроне растения. Если в плодовой кисти реализуется только пять плодов, то в 7 плодовых кистях ствола мы получили возможность анализировать 35 плодов. При большем числе плодов в плодовой кисти выборка расширяется.

Особенности морфологии органов плодоношения барбарисов определили следующую методику их исследований:

- 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 у изучаемого куста;
- 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 расположение максимального диаметра по высоте плода устанавливалась форма плода согласно геометрической системе

изменчивости. Данные по каждой плодовой кисти заносились в специальную таблицу, где кроме выше указанных параметров отмечался 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. Эти данные обобщались при морфологических описаниях популяций, которые не являются непосредственным предметом настоящих исследований.

## 5.1. ТАКСОНОМИЯ БАРБАРИСОВ ЮГО-ВОСТОКА КАЗАХСТАНА

Видовая определенность объектов лежит в основе всех ботанических исследований.

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 [83]. Уже к концу 60-х годов число таких видов было сокращено до 6 [84]. 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 [85, 86], а другими систематиками [87, 88, 89] рассматривается как *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir.. *Berberis oblonga* (Regel.) C. K. Schneid рассматривается и как самостоятельный вид [85, 86, 89], и как форма *Berberis integerrima* Bunge [87, 88]. *Berberis iliensis* M. Pop. рассматривается и как самостоятельный вид [87, 88, 89], и как форма *B. nummularia* Bunge [85], и как гибрид без видовой самостоятельности [86].

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 *Berberis integerrima* Bunge [90, 91], между *Berberis oblonga* (Regel.) C. K. Schneid и *B. nummularia* Bunge, *Berberis integerrima* Bunge [85, 90], между *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. и *Berberis iliensis* M. Pop. [92]. Естественная гибридизация широко распространена среди видов и голосеменных, и покрытосеменных растений, в частности древесных [93]. 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 характеризуется межвидовой гибридизацией [94]. Межвидовая гибридизация широко реализована в роде *Berberis* L. Еще А. Редером [95] в роде отмечалось 25 межвидовых гибридов,

каждый из которых рассматривался как самостоятельный вид. Одной из предпосылок межвидовой гибридизации барбарисов является кариотипическая совместимость ( $2n = 28$ ) [96]. Отмеченные сложности таксономии барбарисов послужили основанием для развертывания исследований по молекулярно-генетической и морфологической систематике рода [97, 98]. Ими были охвачены виды *Berberis* L. юго-востока Казахстана - *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. и *Berberis iliensis* M. Pop. [99-111].

Нашей лабораторией проведены молекулярно-генетические и морфологические исследования природных популяций барбарисов юга и юго-востока Казахстана [111]. Эти исследования позволили выявить десять генетических специфичностей объектов рода барбарис в исследуемом регионе:

*Berberis sibirica* Pall. – барбарис сибирский;

*Berberis iliensis* M. Pop. – барбарис илийский;

*Berberis integerrima* Bunge – барбарис цельнокрайний;

*Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. – барбарис круглоплодный;

*Berberis iliensis* x *Berberis sphaerocarpa* – гибриды барбарисов илийского и круглоплодного;

*Berberis sphaerocarpa* x *Berberis integerrima* – гибриды барбарисов круглоплодного и цельнокрайнего;

*Berberis iliensis* x *Berberis integerrima* = *B. nummularia* Bunge – гибриды барбарисов илийского и цельнокрайнего = барбарис монетный;

(*Berberis iliensis* x *Berberis integerrima*) x (*Berberis sphaerocarpa* x *Berberis integerrima*) = *Berberis oblonga* (Regel.) C. K. Schneid – комплексный гибрид гибридов – барбарис продолговатый;

*Berberis integerrima* x *Berberis oblonga* – комплексный гибрид барбариса цельнокрайнего с барбарисом продолговатым, который сам по себе является комплексным гибридом, представляющим собой продукт гибридизации барбарисов илийского, цельнокрайнего и круглоплодного;

*B. nummularia* x *Berberis oblonga* – комплексный гибрид гибридного вида барбарис монетный, с комплексным гибридом барбарис продолговатый.

При дальнейшем обсуждении и обобщении материалов мы будем придерживаться выше изложенной генетической специфичности барбарисов юга и юго-востока Казахстана.

## 5.2. БАРБАРИС ИЛИЙСКИЙ И ЕГО КРАСНОПЛОДНЫЕ ГИБРИДЫ С БАРБАРИСОМ КРУГЛОПЛОДНЫМ

Нами [92] была впервые показана естественная гибридизация барбарисов илийского и круглоплодного при их совместном произрастании в природном сообществе. Показано, что первичным продуктом такой гибридизации являются особи с промежуточными морфологическими характеристиками между родительскими видами. Познее было установлено [111], что при последующих естественных скрещиваниях гибриды «растворяются» в барбарисе илийском, характеризуясь его фенотипом по окраске плодов и их размерам. Оказалось, что барбарис илийский и его гибриды с барбарисом круглоплодным различаются по среднему числу

цветоножек в кисти. У вида не бывает растений с плодовыми кистями с числом плодоножек менее 7. У гибрида кисти с 2-6 плодоножками могут достигать 10 % от общего числа. Такой высокий процент малоцветковых кистей наблюдается в популяциях с совместным произрастанием барбарисов илийского и круглоплодного. Молекулярно-генетическими исследованиями было показано, что гибридные популяции могут быть и без современного присутствия барбариса круглоплодного. В таких популяциях доленое участие малоцветковых кистей снижается. Виду присущи растения с очень многоцветковыми кистями, в которых среднее число цветоножек превышает 27. У гибридов такие многоцветковые кисти отсутствуют.

Нами были проведены исследования морфологии генеративных органов в 15 популяциях предположительно барбариса илийского (Таблица 12). По данным молекулярно-генетических исследований (МГИ) три популяции были отнесены к «чистому виду», а 3 – к «гибриду». По данным исследований числа цветоножек в кистях растений три популяции характеризовались фенотипом «чистого вида», а две популяции – фенотипом гибрида. Кроме того, были выявлены 4 популяции промежуточные по своему фенотипу между видом и гибридом. В таких популяциях отсутствуют как крайне малоцветковые, так и крайне многоцветковые плодовые кисти. Можно предположить, что и популяции «без крайностей» также несут в себе следы гибридизации, но менее выраженной, более удаленной во времени. При таком понимании процессов мы должны признать, что лишь 6 популяций барбариса илийского из 15 исследованных несут «чистые черты» этого вида, а в остальных 60 % популяций след гибридизации так или иначе заметен. Самые «чистые» популяции барбариса илийского – нижеилийские, где экологические условия исключают произрастание барбариса круглоплодного. Фенотипы «чистого вида» обнаружены в ГНТП «Алтын-Емель». Там же выявлены популяции с фенотипом гибридов и промежуточными фенотипами между видом и гибридом. Популяции с «промежуточными» свойствами выявлены также по реке Чилик. Гибриды произрастают по берегам реки Темирлик в Кетмене, где произрастает и барбарис круглоплодный. Кроме того, гибридной оказалась Дарбазакумская популяция, расположенная на правом берегу реки Или почти напротив впадения в нее реки Шарын.

Таблица 12. Географические координаты исследованных популяций барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным

Характер популяций	Популяция	Северная широта	Восточная долгота	Средняя высота над уровнем моря, м
1	2	3	4	5
«Чистый вид» по данным МГИ	Акжарская	44° 56,2	75° 48,9	370
	Акдалинская	44° 49,1	76° 13,5	385
	Баканасская	44° 46,4	76° 19,2	395
Фенотипы «чистого вида»	Даникер	44° 02,8	78° 44,9	760
	Шыган	44° 07,1	78° 43,4	890
	Басши	44° 08,2	78° 44,3	905

Продолжение таблицы 12

1	2	3	4	5
Промежуточные фенотипы между видом и гибридом	Кок-Тума	44 <sup>o</sup> 03,3	78 <sup>o</sup> 42,4	765
	Кызыл – Жиде	43 <sup>o</sup> 45,2	78 <sup>o</sup> 13,2	480
	Чиликская	43 <sup>o</sup> 36,6	78 <sup>o</sup> 14,4	575
	Нурум-Даникер	44 <sup>o</sup> 02,9	78 <sup>o</sup> 44,9	755
Фенотипы гибрида	Кол-Бастау	43 <sup>o</sup> 57,1	78 <sup>o</sup> 28,2	675
	Капсалан	44 <sup>o</sup> 04,4	78 <sup>o</sup> 44,6	795
Гибриды по данным МГИ	Дарбазакумская	43 <sup>o</sup> 58,7	79 <sup>o</sup> 37,0	500
	Темирлик-низ	43 <sup>o</sup> 19,1	79 <sup>o</sup> 11,3	1000
	Темирлик-верх	43 <sup>o</sup> 17,0	79 <sup>o</sup> 12,3	1030

Данные о реализации в популяциях барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным форм плодов сведены в Таблице 13. Из нее следует, что у барбариса илийского реализовано все 12 форм плодов системы «Модификация воздушного шарика». Отдельная популяция вида реализует 5-12 форм плодов. Также все 12 форм плодов реализуют и выраженные гибриды между барбарисами илийским и круглоплодным. 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. Во всех исследованных популяциях, кроме Акжарской, преобладают плоды шаровидной формы. Только у этой «видовой» популяции выявлено преобладание цилиндрических плодов. Однако реализация популяцией спектра форм плодов изменчива. Описанный выше спектр форм плодов Акжарской популяции был установлен в 2010 году. В 2013 году он изменился (Таблица 14) и в нем стали преобладать шаровидные плоды. Причиной таких изменений мы видим снижение в 2013 году уровня воды реки Или и, соответственно, уровня залегания грунтовых вод на 1,5 м. Форма плодов не выявляется путем адаптации к недостатку влаги, однако ее изменчивость сопряжена с такой адаптацией.

В Таблицу 15 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 растения 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, существенно не влияя на такое разнообразие популяций.

Нами предложена методика оценки возрастного состояния растений барбариса илийского по числу стволов, сформировавшихся в кусте [99], подразделя-

ющая период жизни куста на семь возрастных состояния (1-юный; 7-устаревший). На примере Акжарской популяции барбариса илийского видно (Таблица 16), что комплексы форм плодов, реализуемые растением, возрастозависимые. 8 из 9 таких комплексов реализуются только в одной возрастной группе. При этом в возрастной группе может реализоваться как один, так и несколько комплексов форм плодов.

В таблице 17 показана реализация комплексов форм плодов растением в двух популяциях барбариса илийского и в одной популяции гибрида этого вида с барбарисом круглоплодным. Во всех этих популяциях реализовано по 12 форм плодов. Число комплексов форм плодов, реализованных гибридными растениями (27) в 1,5 раза больше, чем видовыми (16, 17). И у вида, и у гибридов один комплекс форм плодов может реализовываться в 1-3 возрастных группах. У видовых популяций доли комплексов плодов, реализуемых более чем в одной возрастной группе составляют 12-25 %, у гибридной – 10%. Общность реализуемых двумя популяциями комплексов форм плодов и между видовыми, и между видовыми и гибридными популяциями составляет 12%. Очевидно, что реализация растениями комплексов форм плодов на 88 % популяционно специфична. Принадлежность популяции виду или гибриду не влияет на эту характеристику.

Число форм плодов в плодовых кистях барбариса илийского согласуется с числом форм плодов, реализованных растением (Таблица 18). Если растение реализует 1-6 форм плодов, то максимальное число форм плодов в плодовой кисти соответствует числу форм плодов, реализованных растением. У растений, реализующих 7-8 форм плодов, максимальное число форм плодов в кисти не превышает шести. При реализации растением 9-10 форм плодов максимальное число форм плодов в плодовой кисти составляет 7. У таких растений отсутствуют плодовые кисти, в которых реализуется только одна форма плодов. Когда растение реализует 11-12 форм плодов в его плодовой кисти может быть реализовано до 8 форм плодов, но не менее 3-х.

Проанализированы последовательности форм плодов в плодовых кистях растений барбариса илийского. Если растение реализует только три формы плодов, то в его кистях реализуются 2-3 формы плодов (Таблица 19). Все плоды одной плодовой кисти являются продуктом одной меристемы. Изменение формы у последовательно расположенных в плодовой кисти плодов соответствует либо соматической мутации, либо смене эпигенетического режима. Отношение числа «переходов» от плода к плоду в плодовой кисти с изменением формы плода к общему числу «переходов» между плодами в кисти характеризует частоту преобразований формы плодов. Даже при реализации в кисти 2-3 форм плодов такая частота составляет 20,0 – 87,5 %, что неприемлемо для соматических мутаций, но правомерно для эпигенетических преобразований.

Если у растения реализуется 9 форм плодов, то число форм плодов в плодовых кистях составляет 3-7 (Таблица 20). В этом случае частота переходов с изменениями формы плода составляет 44,4 – 90,0 %, что может быть отнесено исключительно к эпигенетической изменчивости.

Таблица 13. Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным

Характер популяции	Популяция	Исследовано растений	Исследовано плодов	Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции											Число реализованных форм	
				ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПГ	ИГ	УГ	ПЦ	ИЦ		УЦ
«Чистый вид» по данным МГИ	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	8,7	0,3	0,4				0,1	6		
	Баканасская	14	1319	17,3	0,6	79,9	1,6							5		
Фенотипы «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	8,2	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	11,0	12
	Басши	16	1889	0,1	0,4	0,6	12,3	73,4	6,7	0,4	3,5	1,2		0,7	0,9	11
Промежуточные фенотипы между видом и гибридом	Кок-Тума	28	2453		0,2	0,4	1,8	62,0	12,9	2,5	6,1	7,1		0,2	6,5	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	2,1	1,1	0,1		0,1	10
Фенотипы 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	6,2	12
	Капсалан	25	1544	0,1	0,1	19,1	9,2	64,1	3,3	1,2	3,3	1,6			1,1	9

Гибриды по данным МПИ	Дарбаза-кумская	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		3,9	4,8	7
	Всего	253	21250													12

Таблица 14. Долевое участие (%) форм плодов различной формы у растений Акжарской популяции барбариса илийского по результатам исследований 2010 и 2013 годов

Годы исследования	Объект исследований	Исследовано		Индексы форм плодов													Всего форм плодов
		растений	плодов	ПК	ИК	УК	УО	Ш	ПО	ПГ	ИГ	УГ	УЦ	ИЦ	ПЦ		
2010	Популяция	14	1618	-	0,1	0,2	0,7	11,5	-	0,3	4,3	2,4	14,8	65,6	0,1	10	
2010	Растение № 48	1	97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	98,9	-	2	
2010	Растение № 13	1	81	-	1,6	1,6	1,6	17,2	-	-	-	-	16,0	62,0	-	6	
2010	Растение № 27	1	55	-	-	-	-	72,7	-	-	20,0	5,5	1,8	-	-	4	
2010	Растение № 48, 13, 27	3	233	-	0,4	0,4	0,4	23,2	-	-	4,7	1,3	6,4	63,2	-	8	
2013	Растение № 48, 13, 27	3	270	-	0,4	-	18,6	33,3	26,3	4,4	9,6	2,6	4,4	0,4	-	9	

Таблица 15. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) растений барбариса илийского, реализующих различное число форм плодов по исследованным популяциям

Характер популяции	Число форм плодов, реализованных растениями												Исследовано растений				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12					
Популяция																	
«Чистый вид» по дан-ным МТИ																	14/100,0
Акжарская		6/42,9	2/14,3	2/14,3	1/7,1	2/14,3									1/7,1		11/100,0
Акдалинская	2/18,2	2/18,2	6/54,5			1/9,1											14/100,0
Баканаская	7/50,0	5/35,7	2/14,3														20/100,0
Даникер	2/10,0	1/5,0	2/10,0	1/5,0	2/10,0	3/15,0	2/10,0	2/10,0	4/20,0	1/5,0	2/10,0						23/100,0
Шыган	3/13,0	2/8,7		2/8,7	5/21,8	6/26,1	2/8,7		1/4,3	2/8,7							16/100,0
Басши	4/25,0	4/25,0	2/12,5	1/6,2	1/6,2	2/12,6									1/6,2		28/100,0
Кок-Тума	5/17,8	8/28,6		6/21,4	4/14,3	4/14,3	1/3,6										11/100,0
Кызыл-Жиде		6/54,5	5/45,5														14/100,0
Чиликская		4/28,6	8/57,2			1/7,1			1/7,1								7/100,0
Нурум-Даникер	1/14,3		1/14,3	1/14,3	1/14,3	2/28,5									1/14,3		27/100,0
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								25/100,0
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									18/100,0
Дарбазакумская	2/11,1	5/27,9	2/11,1	4/22,2	3/16,7	1/5,5	1/5,5										11/100,0
Темирлик, низ		3/27,3	7/63,5	1/9,1													14/100,0
Темирлик, верх		5/35,8	7/50,0	1/7,1			1/7,1										253/100,0
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					

Таблица 16. Число растений барбариса илийского Акжарской популяции, реализующих различные сочетания форм плодов по группам физиологического возраста растений

Типы формы плодов	Индексы реализованных растением плодов	Группа физиологического возраста растений				Всего
		2	3	4	5	
Овальный и цилиндрический	Ш-ИЦ-УЦ	-	1	-	1	2
	УО-Ш-ИЦ-УЦ	-	-	1	-	1
Овальный и цилиндрический грушевидный	Ш-ИГ-УГ-УЦ	-	1	-	-	1
	Ш-ИГ-ИЦ-УЦ	-	1	-	-	1
	Ш-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	-	1	-	-	1
	УО-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	-	-	1	-	1
Овальный и цилиндрический конический	ИК-УК-УО-Ш-ИЦ-УЦ	1	-	-	-	1
Овальный и цилиндрический грушевидный, конический	ИК-УК-УО-Ш-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ-ППЦ	-	-	1	-	1
Цилиндрический	ИЦ-УЦ	-	4	2	-	6
	Всего	1	8	5	1	15

Таблица 17. Группы физиологического возраста (1-7), которым принадлежат растения с фенотипом барбариса илийского и с фенотипом гибрида этого вида с барбарисом круглоплодным реализующие различные комплексы форм плодов. В круглых скобках приведено число повторностей данного комплекса данной возрастной группы популяции, если он реализовался не единично

Характер популяций		Фенотипы гибрида	Фенотипы «чистого вида»		Число форм плодов в комплексе
Популяции		Кол-Бастау	Даникер	Шыган	
1	2	3	4	5	6
Комплексы форм плодов, реализуемые растением	УО-Ш-ПО	3, 4, 5	4, 5		3
	УО-Ш	3, 5, 6		3	2
	Ш-ПО		3		2
	Ш		5	3 (2), 5	1
	Ш-УГ	6			2
	УО-Ш-ИГ	7			3
	Ш-ИГ		4	2	2
	УО-Ш-УЦ	5			3
	УО-Ш-ИЦ-УЦ	6			4
	УО-Ш-ПО-УЦ	7	6		4
	УК-УО-Ш	4			3
	Ш-УГ-УЦ	2			3
	УО-Ш-ИГ-УЦ	3			4
	УО-Ш-УГ-УЦ-ИЦ		4		5
	Ш-ПО-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ		4		6
	УО-Ш-УГ-УЦ-ИЦ		7		5
УО-Ш-ПО-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ				2	7
УО-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ				2 (x2), 5	6

Продолжение таблицы 17

1	2	3	4	5	6
Комплексы форм плодов, реализуемые растением	Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ			2,3 (x2), 5	5
	ИК-УК-УО-Ш-ПО-УЦ-ИЦ		4		7
	ИК-УО-Ш-ИЦ			5	4
	ПК-УО-Ш-ПО-ИГ-УГ			4	6
	ПК-ИК-УК-УО-Ш-ПО-УГ-УЦ	3			8
	УК-УО-ПО-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	3			8
	ИК-Ш-ИГ-ИЦ	4			4
	ИК-УК-УО-Ш-ПО-ИГ-УГ-УЦ	4			8
	ИК-УК-УО-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	4			8
	ИК-УК-УО-Ш-УГ-УЦ-ПГ	4			7
	ПК-УО-Ш-ПО-ПГ-УЦ	4			7
	УК-УО-Ш-ИГ-УГ-УЦ	5			6
	УК-УО-Ш-ПО-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	5			9
	УК-УО-Ш-УГ-УЦ	7			5
	УК-ИК-УО-ИГ-УЦ-ИЦ	7			6
	ИК-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ	7		2	6
	ПК-ИК-УК-УО-Ш-ПО-ПГ-ИГ-ИЦ		1		9
	ПК-ИК-Ш-ПГ-ИГ-ИЦ		4		6
	ПК-ИК-УК-УО-Ш-ПО-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ-ИП		4,5		12
	УК-УО-Ш-ПО-ИГ-УЦ-ИЦ		5		7
	ПК-ИК-Ш-ПО-ПГ-ИГ-ПЦ-ИЦ-УЦ		5		9
	ИК-УК-УО-Ш-ПО-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ		5,6		9
	ПК-ИК-УК-УО-Ш-ПО-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ		6		11
	ПК-ИК-ПО-Ш-УО-УГ-ИГ-ПГ-ПЦ-ИЦ-УЦ			2	11
	ИК-УК-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ			3	7
	УК-УО-Ш-УГ-УЦ-ИЦ			4	6
	ИК-УК-УО-Ш-ПО-ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ-ПЦ			5	11
	ПК-ИК-УК-УО-Ш-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ			5	9
	ИК-УГ-УЦ	5			3
	ИГ-УГ-УЦ-ИЦ-ПЦ		7		5
	ПГ-ИГ-УГ-УЦ-ИЦ			2	5
	ИГ-УГ-УЦ-ИЦ			3	4
Исследовано растений	27	20	2	70	

Таблица 18. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) плодовых кистей, реализующих различное число форм плодов, в зависимости от числа форм плодов, реализованных растением барбариса илийского

Число форм плодов в кисти	Число форм плодов, реализованных растением											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	77/ 100,0	120/ 55,8	60/3 7,3	13/ 27,7	7/ 25,9	6/9,7	1/ 12,5	2/ 28,5				
2		95/ 44,2	74/ 45,9	19/ 40,4	14/ 51,9	22/ 35,5	2/ 25,0	2/ 28,5	2/ 9,5			
3			27/ 16,8	14/ 29,8	3/ 11,1	11/ 17,7	1/ 12,5	2/ 28,5	4/ 19,0			2/ 14,3
4				1/ 2,1	2/ 7,4	15/ 24,2	1/ 12,5		3/ 14,3	2/ 28,6	3/ 42,8	1/ 7,1
5					1/ 3,7	7/ 11,3	1/ 12,5	1/ 14,5	5/ 23,9	1/ 14,3		1/ 7,1
6						1/ 1,6	2/ 25,0		3/ 14,3	3/ 42,8		3/ 21,4
7									4/ 19,0	1/ 14,3	2/ 28,6	3/ 21,4
8											2/ 28,6	4/ 28,7
Исследовано кистей	77	215	161	47	27	62	8	7	21	7	7	14
Суммарная доля по группе, %	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблица 19. Последовательность форм плодов в плодовых кистях растения № 24 популяции барбариса ийского Даникер, у растения развивались плоды 3 форм

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	ПО	Ш	ПО	ПО	Ш	Ш	Ш
2	УО	Ш	ПО	ПО	Ш	Ш	Ш
3	ПО	ПО	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
4	ПО	ПО	Ш	ПО	ПО	Ш	Ш
5	Ш	Ш	Ш	Ш	ПО	Ш	Ш
6	Ш	Ш	Ш	ПО	Ш	УО	ПО
7	Ш	Ш	ПО	Ш	Ш	УО	Ш
8		Ш	ПО	ПО	ПО	УО	
9		Ш	ПО	Ш	ПО	Ш	
10		Ш	ПО		Ш	Ш	
11		ПО	Ш		ПО	Ш	
12		ПО			ПО		
13		ПО			ПО		
14		Ш			Ш		
15					ПО		
16					ПО		
17					ПО		
18					Ш		
Число форм в кисти	3	2	2	2	2	2	2
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	7	13	10	8	17	10	6
Число «переходов» с изменением форм плода	3	4	3	7	8	2	2
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	42,9	30,8	30,0	87,5	47,1	20,0	33,3

Таблица 20. Последовательность форм плодов в плодовых кистях растения № 19 популяции барбариса илийского Даникер, у растений развивалось 9 форм плодов

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	ПК	Ш	Ш	ИК	Ш	ИГ	ПК
2	ИГ	Ш	ПО	ПК	ПО	ИК	ПК
3	ПО	ПО	ПО	Ш	ПО	УК	ПО
4	ПГ	Ш	Ш	ПО	ПО	ИГ	Ш
5	ПО	ИЦ	Ш	Ш	Ш	Ш	ИЦ
6	ИК	ПК	ИГ	Ш	Ш	Ш	Ш
7	Ш	Ш	ИК	Ш	Ш	ИК	ПО
8	Ш	ПО	ПГ	ИЦ	ПО	Ш	УК
9	Ш	ПО	ПО	Ш	Ш	УК	Ш
10	УО	Ш	УО	Ш	ПО	Ш	УК
11	ПО	Ш	ПО	ПГ	Ш	Ш	ПК
12	Ш	Ш	ПО	Ш	ИГ	ИК	
13	ИГ	Ш	ПО	ИГ	Ш	ИЦ	
14	ИГ	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш	
15		Ш	ПО	Ш	Ш	ПО	
16		ПО	ПО	Ш	Ш		
17		ПО	ПГ	Ш	Ш		
18		ПО	ИЦ	Ш			
19		ПО					
Число форм в кисти	7	4	7	7	3	6	5
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	13	18	17	17	16	14	10
Число «переходов» с изменением форм плода	10	8	12	10	8	12	9
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	76,9	44,4	70,5	58,8	50,0	85,7	90,0

При реализации растением 12 форм плодов в его плодовых кистях реализуются по 6-8 форм плодов (Таблица 21). Частота «переходов» в кисти с изменением формы плода увеличивается до 52,6 – 100,0 %. И в данном случае частотные характеристики соответствуют только эпигенетической изменчивости. Данные таблиц 19-21 также показывают, что чем больше форм плодов реализуется растением, тем большее число форм плодов реализуется в его плодовых кистях.

Таблица 21. Последовательность форм плодов в плодовых кистях растения № 12 популяции барбариса илийского Даникер, у растений развивалось 12 форм плодов

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	ИГ	ПГ	ИК	УК	Ш	ИГ	ИГ
2	УГ	ПО	ИГ	УГ	ИГ	ПЦ	ПЦ
3	ПО	ПО	ИЦ	УЦ	ИГ	ИГ	ПГ
4	УЦ	ИЦ	УЦ	ИЦ	ИГ	ИЦ	УГ
5	Ш	ПГ	ПО	УО	ИЦ	УЦ	ИЦ
6	ПО	ПК	УГ	УЦ	ПО	ИЦ	ИГ
7	Ш	ИЦ	УК	УО	ПК	ИЦ	ПГ
8	УО	ИЦ	ПО	ИЦ	ИК	ИГ	УГ
9	ПО	ИЦ	ИГ	ПГ	Ш	ИГ	УЦ
10	УО	ИЦ	ПЦ	ИЦ	ПО	ИЦ	
11	УЦ	ПЦ	ИЦ	УЦ	ПО	ИЦ	
12	Ш	УЦ	ПО	ИГ	ИЦ	ИЦ	
13		ИЦ	ИЦ	Ш	ПО	ПК	
14		ИЦ	УЦ	УГ	ИГ	ИГ	
15		ИЦ			ПО	ПГ	
16		ИЦ			Ш	УГ	
17		ИЦ				Ш	
18		ИЦ					
19		ИГ					
20		ИГ					
Число форм в кисти	6	7	8	8	6	8	6
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	11	19	13	13	15	16	8

Продолжение таблицы 21

1	2	3	4	5	6	7	8
Число «переходов» с изменением форм плода	11	10	12	13	13	12	8
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	100,0	52,6	92,3	100,0	86,7	75,0	100,0

Проведен анализ изменчивости формы плодов в плодовых кистях растения-гибрида барбарисов илийского и круглоплодного (Таблица 22). Анализируемое растение реализовало всего 3 формы плода с их разнообразием в плодовых кистях 1, 2 и 3. В кистях, где реализовалась только одна форма плодов частота переходов с изменением формы плода равна 0,0 %. Если же в кисти реализовались 3 или 2 формы плода частота изменчивости достигает 60,0 – 62,5 %, показывая ее эпигенетический характер.

Аналогичный анализ изменчивости формы плодов в плодовых кистях растения, относящегося к популяции, где фенотипы промежуточные между барбарисом илийским и его гибридом с барбарисом круглоплодным (Таблица 23). Растение реализовало восемь форм плодов. Это разнообразие форм плодов реализовано по кистям крайне специфично. В первый по заложению на стволе базальной кисти реализовано 5 форм плодов грушевидного, цилиндрически и конического типов формы. Во всех остальных плодовых кистях этого же ствола реализованы 1-3 формы плодов овального типа формы. В первой базальной плодовой кисти частота переходов с изменением формы плодов составляет 100 %, а в апикальной, самой верхней кисти, где была реализована одна шаровидная форма плода частота таких переходов 0 %. Прослеживается тенденция снижения частотной характеристики изменчивости формы плодов от базальной к апикальной кисти ствола. Если у базальной кисти частота переходов составляет 100 %, в двух последующих за ней кистях она равняется 32 %. В четвертой-шестой плодовых кистях частота переходов с изменением формы плода осредненно составляет 11,7 %, а в апикальной – 0%. Прослеживается воздействие эффекта положения плодовой кисти на стволе растения на изменчивость формы плодов в плодовой кисти.

Таблица 22. Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения-гибрида № 2 *Berberis iliensis* x *Berberis sphaerocarpa* популяции Темирлик-низ. Растение реализовало 3 формы плода

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	УО	Ш	Ш	ПО	Ш	Ш	Ш

Продолжение таблицы 22

1	2	3	4	5	6	7	8
2	ПО	Ш	УО	ПО	Ш	Ш	Ш
3	УО	УО	УО	ПО	Ш	Ш	Ш
4	УО	Ш	Ш		Ш		УО
5	Ш	УО	УО		УО		УО
6	Ш	Ш	УО		Ш		УО
7		Ш	УО				
8		Ш	УО				
9		УО					
Число форм в кисти	3	2	2	1	2	1	2
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	5	8	7	2	5	2	5
Число «переходов» с изменением форм плода	3	5	3	0	2	0	1
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	60,0	62,5	42,9	0,0	40,0	0,0	20,0

Таблица 23. Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения № 1 Чиликской популяции – промежуточные фенотипы между барбарисом илийским и его гибридами с барбарисом круглоплодным растение реализует 8 форм плодов

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	ПГ	ПО	ПО	УО	Ш	Ш	Ш
2	ПЦ	ПО	ПО	Ш	Ш	Ш	Ш
3	ПГ	ПО	ПО	Ш	Ш	Ш	Ш
4	ИГ	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
5	ПГ	ПО	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
6	ИК	ПО	Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
7	УК	ПО	УО	Ш	Ш	Ш	Ш
8			Ш	Ш	Ш	УО	Ш
9			Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
10			Ш	Ш	Ш	Ш	Ш
11			Ш		Ш	ПО	
12			Ш		Ш		
13			Ш		Ш		
14			УО		Ш		
15					Ш		
16					Ш		
17					Ш		

Продолжение таблицы 23

1	2	3	4	5	6	7	8
18					Ш		
19					Ш		
Число форм в кисти	5	2	3	2	1	3	1
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	6	6	13	9	18	10	9
Число «переходов» с изменением форм плода	6	2	4	1	0	3	0
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	100,0	33,3	30,8	11,1	0,0	30,0	0,0

Подводя итоги исследований формы плодов барбариса илийского и его гибридов с барбарисом круглоплодным мы приходим к следующим заключениям.

И барбарис илийский, и его выраженные гибриды с барбарисом круглоплодным реализуют все 12 форм геометрической системы разнообразия формы плодов «Модификации воздушного шарика». В одной популяции может быть реализовано 5-12 форм плодов. У «промежуточных» гибридов, характеризующихся более отдаленными во времени процессами гибридизации и большим «возвратом» к барбарису илийскому реализуется только 11 форм плодов, исключая приплюснуто-конические. В таких популяциях реализуется 3-11 форм плодов. Поэтому можно сказать, что «возврат» от гибридизации к исходному виду сопряжены с некоторым сокращением разнообразия форм плодов. Обусловленная гибридизацией редукция разнообразия форм плодов проявляется и при анализе числа их форм, реализуемых растением. Растения барбариса илийского могут реализовывать 11-12 форм плодов. «Выраженные» гибридные растения реализуют не более 9 форм плодов, а «промежуточные гибриды» - не более 10 форм плодов. Гибридизация сокращает разнообразие форм плодов у одного растения, существенно не влияя на такое разнообразие в популяциях выраженных гибридов.

У всех гибридных популяций преобладают плоды шаровидной формы. В популяции барбариса илийского могут преобладать и шаровидные и изоцилиндрические плоды. Наши исследования показали, что под воздействием экологического стресса (понижение уровня грунтовых вод 1-1,5 м) растения барбариса илийского с исходно преобладающими цилиндрическими плодами начинают реализовывать плоды с преобладанием шаровидных форм. Форма плодов однозначно не является механизмом адаптации к засухе, но сопряжена с такими механизмами, реализуемыми растениями.

Показано, что возрастные состояния растений определяют специфичность реализуемых ими комплексов плодов и у барбариса илийского, и у его гибридов с барбарисом круглоплодным. У гибридных форм разнообразие таких комплексов в 1,5 раза больше, чем у вида. Вместе с тем образуемые растениями комплексы форм плодов главным образом популяционно специфичны и не определяются «чистотой» вида и его гибридизацией.

Число форм плодов, реализуемых растением имеет согласование с числом форм плодов, реализованных в популяции. Число форм плодов, реализуемых в

плодовой кисти имеет согласование с числом форм плодов, реализуемых растением. Тем самым прослеживается обусловленность изменчивости форм плодов и популяционной, и индивидуальной изменчивостью.

Исследование последовательности расположения форм плодов в плодовых кистях барбариса илийского и его гибридов однозначно показало эпигенетический характер изменчивости формы плодов. Только при такой обусловленности частота изменений может составлять 0-100%. Эпигенетический характер изменчивости плодов однозначно согласуется с его зависимостью от возрастного состояния растений. Возрастная, онтогенетическая изменчивость является одной из составляющих эпигенетической изменчивости [112]. Выявленная согласованность изменчивости формы плодов с популяционной и индивидуальной изменчивостью показывает их существенность для эпигенетической изменчивости.

### **5.3. БАРБАРИС КРУГЛОПЛОДНЫЙ, ЕГО ГИБРИДЫ С ТЕМНОЙ ОКРАСКОЙ ПЛОДОВ**

Нами исследованы 4 популяции барбариса круглоплодного, одна популяция, где произошла гибридизация барбариса круглоплодного с барбарисом цельнокрайним и 4 популяции барбариса продолговатого – комплексного гибрида (*Berberis iliensis* x *Berberis integerrima*) x (*Berberis sphaerocarpa* x *Berberis integerrima*) (Таблица 24).

В таблице 25 показано доленое участие плодов различной формы у исследованных популяций. Барбарис круглоплодный реализует все 12 форм плодов геометрической системы, однако в популяции реализуется 9-11 форм плодов. Преобладающей формой плодов в популяции может быть шаровидная (Большой Киргизсай), удлинненно-овальная (Коянды) и удлинненно-грушевидная (Талсай, Тулкили).

В гибридной популяции барбарисов круглоплодного и цельнокрайнего реализовано 8 форм плодов с преобладанием удлинненно-овальной формы. Можно отметить, что межвидовая гибридизация несколько снижает разнообразие плодов в этой популяции по сравнению с барбарисом круглоплодным.

Ярко проявляется сокращение форм плодов у барбариса продолговатого – комплексного гибрида. У этой генетической специфичности реализуются только 4 формы плодов – все типы формы плодов представлены только удлинненными формами. В популяции реализуется 3-4 формы плодов. Объединение в геномах барбариса продолговатого генетических конструкций и барбариса круглоплодного, и барбариса цельнокрайнего, и барбариса илийского исключает возможность реализации изо- и приплюснутых форм плода. Преобладающей во всех популяциях является удлинненно-овальная форма плодов.

Число форм плодов, реализуемое одним растением барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов показано в таблице 26. У барбариса круглоплодного возможна реализация одним растением 1-10 форм плодов. У гибрида барбариса круглоплодного с барбарисом цельнокрайним растение реализует 2-6 форм плодов. Растения барбариса продолговатого реализуют 1-4 формы плодов. Комплексная гибридизация в 3 раза сокращает разнообразие плодов у

данной генетической специфичности по сравнению с видами, реализующими 12 форм плодов. Однако, как и у «чистых видов» (барбарисы илийский, круглоплодный) число форм плодов, реализуемых растением, у барбариса продолговатого достигает их максимального числа в популяции.

В таблице 27 показана зависимость числа форм плодов в плодовой кисти от числа форм плодов, реализованных растением барбариса круглоплодного. Эта зависимость несколько иная, чем была описана для барбариса илийского. У растений барбариса круглоплодного, реализующих 1-4 форму плодов максимальное число форм в плодовой кисти соответствует максимальному для растения. При реализации растением 4-9 форм плодов максимальное число форм плодов в плодовой кисти не превышает 4. В плодовых кистях таких растений может быть реализована и только одна форма плодов. При реализации растением 10 форм плодов в кисти может быть реализовано 5 форм, а кисти с одной формой плодов не реализуются.

Проанализирована последовательность форм плодов в плодовых кистях барбариса круглоплодного. При реализации растением 5 форм плодов в плодовых кистях реализуется 1-3 формы плодов (Таблица 28). Однако, при таком ограниченном разнообразии форм частота «переходов» в кисти с изменением формы плода достигает 100,0%. Эпигенетический характер обсуждаемой изменчивости очевиден.

Таблица 24. Географические характеристики исследованных популяций *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir., и его темноплодных гибридов

Характер популяций	Хребет, Горные системы	Популяция	Северная широта		Восточная долгота		Высота над уровнем моря, м
			Градусы	Минуты	Градусы	Минуты	
Чистый вид и фенотипы «чистого вида»	Кояндытау, Джунгарский Алатау	Коянды	44	17,000	78	40,675	1520
		Тулкили	44	18,000	78	43,841	1500
		Талсай	44	18,050	78	43,583	1500
	Кетмень, Сев. Тянь-Шань	Большой Киргизсай	43	19,174	79	31,220	1470
Гибрид <i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	Киргизский Алатау, Сев. Тянь-Шань	Каратал	42	45,103	72	50,044	1510
			42	45,205	72	49,995	1510
<i>Berberis oblonga</i> , комплексный гибрид	Огем, Западный Тянь-Шань	Сайрам-су-верх	42	09,685	70	23,465	1790
			42	19,692	70	23,475	1780
		Сайрам-су-низ	42	11,266	70	21,572	1540
			42	11,441	70	20,840	1490
		Сарыай-гыр-верх	42	07,745	70	18,734	2115
			42	08,777	70	19,108	1780
		Сарыай-гыр-низ	42	10,878	70	19,928	1520
			42	11,120	70	19,900	1485

Таблица 25. Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов

Характер популяции	Популяции	Исследовано растений	Исследовано плодов	Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции											Число реальных форм плодов
				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
	Каянды	30	679	0,6	16,9	2,5	7,4	27,1	5,6	4,4	23,9			10,0	10
	Талсай	23	607		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	0,3	0,2	7,7	11
<i>V. sphaerocarpa</i> х <i>V. integerrima</i>	Каратал	11	318	0,9	2,8	24,5	2,8	11,6	52,7		0,3	4,4			8
	Сарыай-гыр-верх	15	728		17,2			42,9				2,9		37,0	4
Комплексный гибрид <i>V. oblonga</i>	Сарыай-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

При реализации растением барбариса круглоплодного 7 форм плодов, в его плодовых кистях реализуются 2-4 формы плодов (Таблица 29). И в этом варианте изменчивость формы плодов в плодовой кисти изменяется от 0 до 100 % и имеет эпигенетический характер.

Произведен аналогичный анализ последовательности форм плодов в плодовых кистях гибрида барбарисов круглоплодного и цельнокрайнего (Таблица 30). При реализации растением 3 форм плодов в его плодовых кистях реализуются 1-3 формы. Частота переходов от плода к плоду в плодовой кисти с изменением формы плода составляет 0-75%. И в данном случае эпигенетический характер анализируемой изменчивости очевиден.

Такой же характер изменчивости формы плодов у барбариса продолговатого – комплексного гибрида (Таблица 31). Анализируемое растение реализовало всего 3 формы плодов. В его плодовых кистях реализовано 2-3 формы плодов. Однако частота переходов от плода к плоду с изменением формы плодов составляет 30,0-81,8 %. Особо следует подчеркнуть, что высокая частота таких переходов наблюдается как в самых «длинных» плодовых кистях, где развивалось 12-14 плодов, так и в самых «коротких» (5 плодов).

Исследование барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов показывают, что и этот вид реализует все 12 форм плодов, предусматриваемые геометрической системой «Модификации воздушного шарика». В одной популяции этих растений реализуется 9-11 форм плодов. Одно растение этого вида реализует 1-10 форм плодов. В плодовой кисти барбариса круглоплодного реализуется 1-5 форм плодов. В популяциях вида могут преобладать различные формы плодов (шаровидные, удлинено-овальные, и удлинено-грушевидные. Характерно «содоминирование» в популяции шаровидных и удлинено-овальных, удлинено-овальных и удлинено-грушевидных форм плодов.

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, 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 развивается 1-4 формы плода.

У описанных выше генетических специфичностей анализ изменчивости формы плодов в плодовых кистях составляет диапазон от 0 до 100 %, что позволяет однозначно определять характер изменчивости формы плодов как эпигенетический.

Таблица 26. Число (числитель) и доля (%) знаменатель) растений, реализующих различное число форм плодов по исследованному популяциям барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов

Характер популяции	Популяции	Число форм плодов, реализованных растениями										Исследовано растений			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
«Чистый вид» и фенотипы чистого вида	Большой Киргизсай		5/27,8	9/50,0	2/11,1	2/11,1									18/100,0
	Каянды	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
	Тулкили	3/13,0	2/8,7	6/26,2	3/13,0	3/13,0	2/8,7	4/17,1							23/100,0
	Талсай	1/4,4		5/21,7	5/21,7	5/21,7	5/21,7	1/4,4						1/4,4	23/100,0
<i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integrifolia</i>	Каратал		3/27,3	4/36,3			1/9,1								11/100,0
	Сайрам-су-верх		2/50,0	2/50,0											4/100,0
К. Schneid – комплексный гибрид <i>Berberis oblonga</i> (Rezel.)	Сарыай-гыр-низ			3/75,0	1/25,0										4/100,0
	Сайрам-су-низ		1/11,1	6/66,7	2/22,2										9/100,0
	Сарыай-гыр-верх	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	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	100,0	

Таблица 27. Число (числитель) и доля (% , знаменатель) плодовых кистей, реализующих число форм плодов в зависимости от числа форм плодов, реализуемых растением барбариса круглоплодного

Число форм плодов в кисти	Число форм плодов, реализованных растением									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	35/100,0	39/66,1	102/53,4	41/35,3	28/28,0	17/24,6	9/22,0	4/19,0	2/28,6	
2		20/39,9	73/37,3	55/47,4	39/39,0	25/36,3	17/41,4	8/38,1	4/57,1	1/14,0
3			18/9,3	14/12,1	30/30,0	23/33,3	10/24,4	9/42,9	1/14,3	4/57,1
4				6/5,2	3/3,0	4/5,8	5/12,2			1/14,3
5										1/14,3
Исследовано кистей	35	59	193	116	100	69	41	21	7	7
Суммарная доля по группе, %	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблица 28. Последовательность форм плодов в плодовых кистях растения № 21 популяции барбариса круглоплодного Тулкили, у растений развивалось 5 форм плодов

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	УГ	УГ	УГ	УГ	УГ	ИГ	Ш
2	УГ	УГ	ПГ	ИГ	УГ	УГ	УГ
3	ИГ	УГ	ИГ	УГ	УГ	ПГ	УГ
4	УГ	УГ		УО	УГ	ИГ	УГ
5	ИГ	УО			УГ	ИГ	ИГ
6	УГ	УГ			УГ		УГ
7	УГ						
Число форм в кисти	2	2	3	3	1	3	3
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	6	5	2	3	5	4	5

Продолжение таблицы 28

1	2	3	4	5	6	7	8
Число «переходов» с изменением форм плода	4	2	2	3	0	3	3
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	66,7	40,0	100,0	100,0	0,0	75,0	60,0

Таблица 29. Последовательность форм плодов в плодовых кистях растения № 23 популяции барбариса круглоплодного Талсай, у растений развивалось 7 форм плодов

Последовательность плодов в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	УЦ	УО	УГ	ИГ	УЦ	УГ	ИГ
2	УО	Ш	Ш	УГ	УЦ	ИГ	ПГ
3	ИГ				Ш		ПГ
4	ПГ				ПО		
Число форм в кисти	4	2	2	2	3	2	2
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	3	1	1	1	3	1	2
Число «переходов» с изменением форм плода	3	1	1	1	2	0	1
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	100,0	100,0	100,0	100,0	66,3	0,0	50,0

Таблица 30. Последовательность в плодовых кистях форм плодов растения гибрида *Berberis sphaerocarpa* x *Berberis integerrima* (популяция Каратал, растение №10)

Порядок плодов по заложению в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	УО	Ш	Ш	УО	УО	УО	УО
2	Ш	Ш	Ш	УО	УО	УО	УО
3	УО	УО	УО	УО	ПО	УО	УО
4	УО	Ш	Ш	Ш	ПО	УО	УО
5	Ш	ПО	УО	УО	УО	УО	УО
6	УО	УО	УО			Ш	
7	Ш	УО				Ш	
8	УО					УО	

Продолжение таблицы 30

1	2	3	4	5	6	7	8
9	УО						
Число форм в кисти	2	3	2	2	2	2	1
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	8	6	5	4	4	7	4
Число «переходов» с изменением форм плода	6	4	3	2	2	2	0
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	75,0	66,7	60,0	50,0	50,0	28,6	0,0

Таблица 31. Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения *Berberis oblonga* (популяции Сарыайгыр-верх, растение №15)

Порядок плодов по заложению в кисти от базального	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	УК	УК	УК	УО	УК	УК	УО
2	УК	УЦ	УЦ	УЦ	УЦ	УЦ	УЦ
3	УК	УЦ	УО	УО	УО	УО	УЦ
4	УК	УК	УЦ	УЦ	УЦ	УО	УК
5	УЦ	УЦ	УЦ	УК	УЦ	УЦ	УЦ
6	УК	УЦ		УЦ		УЦ	
7	УК	УЦ		УО		УЦ	
8	УЦ	УК		УЦ		УЦ	
9	УЦ	УК		УК		УЦ	
10	УО			УК		УЦ	
11	УК			УЦ		УЦ	
12	УЦ			УЦ			
13	УК						
14	УЦ						
Число форм в кисти	3	2	3	3	3	3	3
Число «переходов» в кисти между последовательными плодами	13	8	4	11	4	10	4
Число «переходов» с изменением форм плода	8	4	2	9	3	3	3
Частота (%) «переходов» с изменением формы плода	61,5	50,0	50,0	81,8	75,0	30,0	75,0

#### **5.4. БАРБАРИС ЦЕЛЬНОКРАЙНИЙ И ЕГО КРАСНОПЛОДНЫЕ ГИБРИДЫ**

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 гибрида барбарисов монетного и продолговатого (поликомплексный гибрид) (Таблица 32).

Реализованность форм плодов у этих генетических специфичностей показана в таблице 33. В исследованной популяции барбариса цельнокрайнего реализовано 11 форм плодов. Преобладают плоды удлинненно-овальной формы.

В популяции барбариса монетного реализованы 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 у комплексного гибрида. Преобладают удлинненно-конические и удлинненно-овальные плоды, но имеются и шаровидные, и изоконические плоды, которых не обнаруживаются у барбариса продолговатого.

В гибридной популяции барбарисов монетного и продолговатого реализовано только 4 формы плодов, три из которых удлинненные, как у барбариса продолговатого. Преобладают удлинненно-овальные плоды. Еще одной реализованной формой плодов является шаровидная.

Число форм плодов, реализуемых одним растением показано в таблице 34. 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 минимально реализует 4 формы плодов, а максимально – 10. У гибрида барбариса цельнокрайнего и барбариса продолговатого растения реализуют 2-6 формы плодов, а у гибрида барбарисов монетного и продолговатого – 2-4 формы плодов.

Проанализирована последовательность форм плодов в плодовых кистях обобщаемых генетических специфичностей. У барбариса цельнокрайнего доля «переходов» между плодами с различной формой составляет 31,3-90,0 % (Таблица 35); у барбариса монетного – 77,8-90,9 % (Таблица 36); у гибрида барбарисов цельнокрайнего и продолговатого - 25,0-80,0 % (Таблица 37), у гибрида барбарисов монетного и продолговатого – 0,0-100 % (Таблица 38). Все эти характеристики изменчивости формы плодов соответствуют эпигенетической изменчивости.

У барбариса цельнокрайнего и его красноплодных гибридов изменчивость формы плодов сходна с таковой у барбариса круглоплодного и его темноплодных гибридов. Вид (барбарис цельнокрайний) и межвидовой гибрид (барбарис монетный) реализуют разнообразие форм плодов, предусмотренные геометрической системой. Гибридизация вида с комплексным гибридом в сопоставлении с видом в 2 раза снижает разнообразие форм плодов. При гибридизации гибрида с комплексным гибридом сохраняется редуцирование в 3 раза в сопоставлении с геометрической системой разнообразия форм плодов. Как и у комплексного гибрида преобладают удлинённые формы плодов, но реализуется и шаровидная форма.

Если растение вида и межвидового гибрида способно реализовать 9-10 форм плодов, то гибрид вида с комплексным гибридом - только 6, а при гибридизации гибридов – только 4.

Очевидно, что процессы гибридизации существенно влияют как на разнообразие форм плодов у анализировавшихся генетических специфичностей, так и на способность растения реализовывать различные формы плодов. Гибридизация с гибридом и гибридизация гибридов приводит к выраженному снижению разнообразия форм плодов.

Анализ расположения плодов различной формы в плодовых кистях и этой совокупности генетических специфичностей барбариса однозначно показал эпигенетический характер изменчивости формы плодов.

Таблица 32. Географические характеристики исследованных популяций *Berberis integerrima* и его красноплодных гибридов

Хребет, горная система	Характер популяции	Локальная популяция	Северная широта		Восточная долгота		Высота над уровнем моря, м
			Градусы	Минуты	Градусы	Минуты	
Огем, Западный Тянь-Шань	<i>B. integerrima</i> Bunge	Сарыайгыр-низ	42	10,767	70	19,879	1525
			42	11,603	70	19,908	1440
	<i>B. integerrima</i> x <i>B. iliensis</i> = <i>B. nummularia</i> Bunge	Сайрасму-низ	42	11,873	70	19,331	1415
			42	11,640	70	19,893	1410
<i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i>	Сарыайгыр-верх	42	10,225	70	19,650	1500	
		42	10,352	70	19,738	1560	
<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	42	10,984	70	21,941	1630	
		42	10,995	70	21,936	1600	

Таблица 33. Долевое участие плодов различной формы в исследованных популяциях барбариса цельнокрайнего и его красноплодных гибридов

Характер популяции	Популяции	Исследовано		Доли (%) различных форм плодов среди исследованных плодов популяции											Число реализованных форм плодов	
		Растений	Плодов	ПК	ИК	УК	ПО	Ш	УО	ПГ	ИГ	УГ	ПЦ	ИЦ		УЦ
<i>B. integrifolia</i> Bunge	Сарыягыр-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. integrifolia</i> Bunge <i>B. ilicifolia</i> = <i>B. pumtilaria</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. integrifolia</i> x <i>B. oblonga</i>	Сарыягыр-верх	6	295		0,3	40,0		0,7	42,3			3,1			13,6	6
<i>B. pumtilaria</i> x <i>B. oblonga</i>	Сайрамсу-верх	5	72			8,3		6,9	75,1						9,7	4

Таблица 34 – Число (числитель) и доля (% , знаменатель) растений барбариса и его гибридов, реализующих различное число форм плодов по исследованным популяциям

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

Таблица 35 - Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения *V. integrirama* Bunge (популяция Сарыайгыр-низ, растение № 1)

Порядок заложения плода в кисти от базальной	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	УЦ	УО	УО	УО	УЦ	УЦ	Ш
2	УЦ	УО	УО	Ш	УЦ	Ш	УЦ
3	УЦ	УЦ	УЦ	Ш	УЦ	УО	УЦ
4	УЦ	УО	УЦ	ИЦ	УЦ	УК	УО
5	УЦ	УО	УЦ	ИК	УГ	УЦ	УЦ
6	УО	УО	УК	Ш	УЦ	УК	УЦ
7	УО	УО	УЦ	ПО	УЦ	УЦ	ПО
8	УГ	УГ	УК	ПГ	УГ	УЦ	УЦ

Продолжение таблицы 35

1							
9	УЦ	УГ	УЦ	УО	УЦ	УЦ	УО
10	УГ	УК	УЦ	Ш	УЦ	УЦ	УО
11	УЦ	УЦ	УЦ	УЦ	УЦ	УО	УЦ
12	УЦ	УО	УЦ		УЦ	УЦ	УЦ
13	УЦ	УГ	УК		УЦ	Ш	УЦ
14	УЦ	УЦ			УЦ	УО	УЦ
15	УГ	УЦ			УЦ	УЦ	УК
16	УЦ				УЦ	УЦ	УО
17	УЦ				УГ	УЦ	УК
18	УГ					УЦ	УК
19	УЦ					УЦ	
20	УЦ					УЦ	
21						УЦ	
22						УЦ	
23						УК	
Число форм плодов	3	4	3	6	2	4	4
Число переходов в кисти между последовательными плодами	19	14	12	10	16	22	17
Число «переходов» с изменением формы плода	9	8	6	9	5	12	10
Частота (%) переходов с изменениями формы плода	47,4	57,1	50,0	90,0	31,3	54,5	58,8

Таблица 36 - Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения *B. nummularia* Bunge (популяция Сайрамсу-низ, растение № 5)

Порядок заложения плода в кисти от базальной	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8
1	УО	Ш	УЦ	Ш	ИК	УГ	Ш
2	Ш	УК	УО	ИЦ	УК	Ш	ПО
3	ПО	Ш	Ш	УЦ	УК	ИЦ	ИК
4	ПО	ИК	Ш	Ш	ИК	ПО	Ш
5	Ш	ИЦ	Ш	Ш	ИК	Ш	УК
6	Ш	ИК	УК	УК	УО	ИК	Ш
7	ПО	УЦ	Ш	Ш	ИК	Ш	ИК
8	УК	Ш	УК	УЦ	УО	ПО	Ш
9	УО	УО	Ш	ИГ	УК	УО	Ш
10	УК	УО	ИЦ	Ш	Ш	УК	УК
11		УО	ИК	УЦ	Ш	УК	УЦ
12		ИК		Ш	ИК	УК	УК

Продолжение таблицы 36

1	2	3	4	5	6	7	8
13		ИЦ		УЦ	УК	УК	
14		УО		УЦ	ИК		
15				УК	УО		
16				УК	УО		
17				УК	УЦ		
18				УЦ	ИК		
Число форм плодов	4	5	7	5	5	7	5
Число переходов в кисти между последовательными плодами	9	13	10	17	17	12	11
Число «переходов» с изменением формы плода	7	11	8	15	14	10	10
Частота (%) переходов с изменениями формы плода	77,8	84,6	80,0	88,2	82,3	83,3	90,9

Таблица 37 - Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения *V. integerrima* х *V. oblonga* (популяция Сарыайгыр-верх, растение № 11)

Порядок заложения плода в кисти от базальной	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	УК	УЦ	УК	УГ	УО	УК	УК
2	УК	УО	УО	УО	УО	УО	УО
3	УО	УК	УЦ	УО	УК	УО	УО
4	УГ	УО	УК	УО	УК	УК	УО
5	УК	УО	УЦ	ИК	УК		УК
6	УО	УГ	УО				УО
7	Ш	УК	УО				УК
8	УО	УК	УЦ				УО
9	УО	УК	УЦ				УК
10	УК	УО	УЦ				УО
11	УО	УК	УК				УО
12		УК	УК				УО
13		УК					УО
Число форм плодов	4	4	3	3	2	2	2
Число переходов в кисти между последовательными плодами	10	12	11	4	4	3	12
Число «переходов» с изменением формы плода	8	7	7	2	1	2	7
Частота (%) переходов с изменениями формы плода	80,0	58,3	63,6	50,0	25,0	66,7	58,3

Таблица 38 - Последовательность в плодовых кистях форм плодов у растения *B. nummularia* x *B. oblonga* (популяция Сайрамсу-верх, растение № 6)

Порядок заложения плода в кисти от базальной	Порядок заложения кистей на стволе от базальной						
	1	2	3	4	5	6	7
1	УК	УК	УК	УО	УО	УО	УО
2	УО	УК	УЦ	УО	УО	УО	УО
3	УО	УО	УК				УО
4		УО					УО
5							УО
Число форм плодов	3	2	3	1	1	1	1
Число переходов в кисти между последовательными плодами	2	3	2	2	2	2	4
Число «переходов» с изменением формы плода	1	1	2	0	0	0	0
Частота (%) переходов с изменениями формы плода	50,0	33,3	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0

## 5.5. БАРБАРИС СИБИРСКИЙ

Барбарис сибирский – единственный из исследуемых в этой монографии видов, который не образует гибриды с другими видами, не имеет плодовых кистей, а реализует одиночные плоды без плодоножек. Как показали наши исследования Акжалской популяции (Северный макросклон хребта Тарбагатай, N 47°19,650; E 82°55,050) на одном растении развиваются 1-15 плодов. 56,7 % проанализированных растений реализовали только одну форму плодов, 40 % - две формы и только 3,3 % - три формы плодов. При такой низкой изменчивости формового состава плодов у растений барбариса сибирского мы использовали для его исследований другой методический подход, чем к прочим исследованным нами видам барбариса. С растений популяции без учета индивидуальной принадлежности была собрана миксированная выборка объемом в 2000 плодов. Камерально были проанализированы высота, диаметр и форма плодов (Таблица 39).

Таблица 39 – Число (числитель) и доля (% , знаменатель) плодов различной формы в миксированной выборке популяций барбариса сибирского Акжал

Классы формы плодов	Типы формы плодов				Всего
	Грушевидный (Г)	Овальный (О)	Конический (К)	Цилиндрический (Ц)	
1	2	3	4	5	6
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

Продолжение таблицы 39

1	2	3	4	5	6
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	2000/100,0

В анализированной выборке удалось выявить 9 форм плодов со встречаемостью от 0,2 до 50,7 %. Из этих данных следует, что и у барбариса сибирского изменчивость плодов следует геометрической системе «Модификации воздушного шарика». Исследования плодов барбариса сибирского показали, что самая распространенная форма плодов встречается в 250 раз чаще, чем самая мало распространенная в популяции.

На примере барбариса сибирского было проанализировано соотношение формы и размеров плода (Таблица 40) с оценкой методом сравнения выборочных средних [113] существенности отличий (Таблица 41). Самыми «мелкими» оказались удлиненные плоды, а самыми «крупными» - приплюснуто-овальные. Существенность отличий между ними составляет 95-99 %. Проанализировано и число семян, развивающихся в плодах различной формы (Таблица 42) также с оценкой статистической достоверности отличий (Таблица 43). Если в удлиненных плодах осредненно развивается 2,5-3 семени, то в изоформах – 3,5-4 семени, а в приплюснуто-овальных – 5 семян. Указанные отличия статистически достоверны.

Установленные у барбариса сибирского соотношения между формой плода и его размером, а также между формой плода и числом развивающихся в плоде семян ставят вопрос о том, не является ли форма плода «механизмом» регулирования производства семян у барбарисов. Мы рассмотрим этот вопрос в следующем разделе, посвященном обобщению результатов исследования формы плодов у барбарисов юга и юго-востока Казахстана.

Таблица 40 – Размер плодов (условный диаметр  $RD = (H + D_{max}) / 2$  мм) при их различной форме в Акжалской популяции барбариса сибирского

Условный диаметр	Индексы формы плодов								
	УГ	УЦ	УО	УК	ПГ	Ш	ИГ	ИК	ПО
Средний	6,00	6,04	6,06	6,08	6,10	6,24	6,25	6,67	6,75
Min	3,5	5,0	4,0	4,0	5,0	5,0	5,0	6,0	6,0
Max	8,0	7,5	8,5	8,5	7,5	7,0	8,0	7,0	7,5
Дисперсия	0,543	0,428	0,637	0,597	0,286	0,474	0,322	0,333	0,286
Объем выборки	629	101	999	80	29	40	111	3	8

Эпигенетическая гомологическая изменчивость формы плодов растений

Таблица 41 – Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий среднего условного радиуса плодов различной формы барбариса сибирского Акжалской популяции. Числитель – значение фактического критерия достоверности, знаменатель – достоверность, %.

Индексы формы плодов	УЦ	УО	УК	ПГ	Ш	ИГ	ИК	ПО
УГ	$\frac{0,51}{-}$	$\frac{1,54}{-}$	$\frac{0,91}{-}$	$\frac{0,72}{-}$	$\frac{2,00}{95,0}$	$\frac{3,42}{99,9}$	$\frac{1,57}{-}$	$\frac{2,87}{99,0}$
УЦ		$\frac{0,24}{-}$	$\frac{0,38}{-}$	$\frac{0,45}{-}$	$\frac{1,63}{-}$	$\frac{2,50}{95,0}$	$\frac{1,65}{-}$	$\frac{3,11}{99,0}$
УО			$\frac{0,22}{-}$	$\frac{0,27}{-}$	$\frac{1,41}{-}$	$\frac{2,44}{95,0}$	$\frac{1,32}{-}$	$\frac{2,45}{95,0}$
УК				$\frac{0,13}{-}$	$\frac{1,11}{-}$	$\frac{2,70}{99,0}$	$\frac{1,31}{-}$	$\frac{2,39}{95,0}$
ПГ					$\frac{0,92}{-}$	$\frac{1,28}{-}$	$\frac{1,75}{-}$	$\frac{6,77}{99,9}$
Ш						$\frac{0,09}{-}$	$\frac{1,05}{-}$	$\frac{1,98}{-}$
ИГ							$\frac{1,27}{-}$	$\frac{2,42}{95,0}$
ИК								$\frac{0,22}{-}$

Таблица 42 – Соотношения между формой плодов и числом семян в плодах барбариса сибирского Акжалской популяции. Числитель – число плодов, знаменатель – доля (%) от числа исследованных плодов данной формы

Число плодов в плоде	Индексы формы плодов								
	УЦ	УК	УО	УГ	ИГ	Ш	ПГ	ИК	ПО
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0			$\frac{6}{0,6}$	$\frac{2}{0,3}$					
1	$\frac{34}{34,0}$	$\frac{16}{19,5}$	$\frac{170}{16,9}$	$\frac{102}{16,4}$	$\frac{7}{6,1}$	$\frac{3}{7,7}$	$\frac{1}{3,4}$		
2	$\frac{33}{33,0}$	$\frac{17}{20,7}$	$\frac{242}{24,1}$	$\frac{137}{22,0}$	$\frac{12}{10,5}$	$\frac{6}{15,4}$	$\frac{6}{20,7}$		
3	$\frac{24}{24,0}$	$\frac{24}{29,4}$	$\frac{275}{27,5}$	$\frac{177}{28,4}$	$\frac{29}{25,4}$	$\frac{8}{20,5}$	$\frac{5}{17,2}$	$\frac{2}{66,7}$	
4	$\frac{7}{7,0}$	$\frac{16}{19,5}$	$\frac{185}{18,4}$	$\frac{132}{21,2}$	$\frac{37}{32,6}$	$\frac{11}{28,2}$	$\frac{5}{17,2}$		$\frac{2}{25,0}$
5	$\frac{2}{2,0}$	$\frac{7}{8,5}$	$\frac{80}{8,0}$	$\frac{57}{9,2}$	$\frac{24}{21,0}$	$\frac{7}{17,9}$	$\frac{10}{34,8}$		$\frac{4}{50,0}$
6		$\frac{2}{2,4}$	$\frac{39}{3,9}$	$\frac{11}{1,8}$	$\frac{5}{4,4}$	$\frac{3}{7,7}$	$\frac{2}{6,7}$	$\frac{1}{33,3}$	$\frac{1}{12,5}$
7			$\frac{6}{0,6}$	$\frac{3}{0,5}$		$\frac{1}{2,6}$			$\frac{1}{12,5}$

Продолжение таблицы 42

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
9				<u>1</u> 0,2					
Всего	<u>100</u> 100,0	<u>82</u> 100,0	<u>1003</u> 100,0	<u>622</u> 100,0	<u>114</u> 100,0	<u>39</u> 100,0	<u>29</u> 100,0	<u>3</u> 100,0	<u>8</u> 100,0
Средние	2,40	2,84	2,89	2,92	3,65	3,67	3,79	4,00	5,12
Дисперсия	1,131	1,740	1,911	1,775	1,504	2,175	1,956	3,000	0,982

Таблица 43 – Оценка методом сравнения выборочных средних существенности отличий среднего числа семян в плодах различной формы барбариса сибирского Акжалской популяции. Числитель – значение фактического критерия достоверности, знаменатель – достоверность отличий, %

Индексы формы плодов	УК	УО	УГ	ИГ	Ш	ПГ	ИК	ПО
УЦ	<u>2,49</u> 95,0	<u>3,45</u> 99,9	<u>3,71</u> 99,9	<u>7,91</u> 99,9	<u>3,60</u> 99,9	<u>5,74</u> 99,9	<u>2,53</u> 95,0	<u>6,99</u> 99,9
УК		<u>0,32</u> -	<u>0,51</u> -	<u>4,43</u> 99,9	<u>3,11</u> 99,0	<u>3,29</u> 99,0	<u>1,48</u> -	<u>4,75</u> 99,9
УО			<u>0,43</u> -	<u>5,63</u> 99,9	<u>3,45</u> 99,9	<u>3,46</u> 99,9	<u>1,39</u> -	<u>4,55</u> 99,9
УГ				<u>5,45</u> 99,9	<u>3,39</u> 99,9	<u>3,97</u> 99,9	<u>1,40</u> -	<u>4,65</u> 99,9
ИГ					<u>0,08</u> -	<u>0,53</u> -	<u>0,48</u> -	<u>3,31</u> 99,0
Ш						<u>0,34</u> -	<u>0,37</u> -	<u>2,62</u> 95,0
ПГ							<u>0,24</u> -	<u>2,51</u> 95,0
ИК								<u>1,38</u> -

## 5.6. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ПЛОДОВ БАРБАРИСА

Результаты исследований изменчивости формы плодов барбарисов юга и юго-востока Казахстана сведены в таблицу 44. 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 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.

Таблица 44 – Реализованность геометрической системы изменчивости формы плодов у исследованных генетических специфичностей барбариса и характеристики этой изменчивости

Генетические специфичности	Реализованность геометрической системы изменчивости формы плодов				Число форм плодов одновременно реализуемых растением	Частота переходов от плода к плоду в плодовой кисти с изменением формы плода, %
	Генетической специфичностью		Популяций			
	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>B. 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>B. 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>B. oblonga</i>	4	33,3	3-4	25-33	1-4	0-82
<i>B. integerrima</i>	(11)	(91,7)	11	92	3-9	31-90
<i>B. 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

Изменчивость формы плодов у барбариса, также, как и у яблони, не может быть отнесена к формовой изменчивости. Речь идет не только о том, что все разнообразие форм плодов или его части могут одновременно реализовываться одним растением, но и о том, что разнообразие форм плодов данного растения может изменяться во времени (наглядно показано на примере Акжарской популяции барбариса илийского). Изменчивость формы плодов не является неизменной, «заданной» характеристикой растения или популяции, а является потенциально изменяемой 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.

Показанная нами гомологическая изменчивость 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 (пример Уджарская популяция барбариса илийского).

Установленная возрастная специфичность реализации разнообразия форм плодов барбарисом илийским и его гибридами с барбарисом круглоплодным, влияние «эффекта положения» плодовой кисти на стволе на частоту изменчивости в плодовой кисти формы плодов у растения с промежуточным фенотипом по отношению к барбарису илийскому и выше указанному гибриду однозначно согласуются с эпигенетическим характером изменчивости формы плодов барбариса.

Гибридизация генетических специфичностей барбариса влияет на реализацию разнообразия форм плодов, на работу «блока эпигенетической изменчивости формы плодов» (Таблица 45). 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* x *B. integerrima*). В последнем случае у гибрида индивидуальные растения минимально реализуют большее 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 эпигенетических программ.

При гибридизации вида с гибридным комплексом (*B. integerrima* x *B. oblonga*) потомство характеризуется промежуточными характеристиками между родителями, но происходит сокращение и общего разнообразия форм плодов, и числа форм плодов, реализуемых одним растением. Под гибридным комплексом мы понимаем наличие у генетической специфичности «кровей» не менее чем трех видов.

Таблица 45 – Влияние гибридизации на реализацию генетическими специфичностями барбариса разнообразия форм плодов. Обозначения отношений родства: Р – родитель; П – потомок

Отношения родства	Генетические специфичности	Реализованность геометрической системы изменчивости		Число форм плодов одновременно реализуемых растением
		Число форм плодов	Доля (%) от их числа в системе	
1	2	3	4	5
Р	<i>Berberis iliensis</i>	12	100,0	1-12
Р	<i>B. sphaerocarpa</i>	12	100,0	1-10
П	Выраженные гибриды	12	100,0	1-9
П	Промежуточные фенотипы между б. илийским и гибридом	11	91,7	1-10
Р	<i>Berberis iliensis</i>	12	100,0	1-12
Р	<i>B. integerrima</i>	11	91,7	3-9
П	<i>B. nummularia</i>	12	100,0	4-10
Р	<i>B. sphaerocarpa</i>	12	100,0	1-10
Р	<i>B. integerrima</i>	11	91,7	3-9
П	<i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	8	66,7	2-6
Р	<i>B. nummularia</i>	12	100,0	4-10
Р	<i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	8	66,7	2-6
П	<i>B. oblonga</i>	4	33,3	1-4
Р	<i>B. integerrima</i>	11	91,7	3-9
Р	<i>B. oblonga</i>	4	33,3	1-4
П	<i>B. integerrima</i> x <i>B. oblonga</i>	6	50,0	2-6

Продолжение таблицы 45

1	2	3	4	5
Р	<i>B. nummularia</i>	12	100,0	4-10
Р	<i>B. oblonga</i>	4	33,3	1-4
П	<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	4	33,3	2-4

При гибридизации гибридных комплексов происходит либо резкое сокращение разнообразия форм плодов и у новой генетической специфичности, и у ее индивидумов (*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 видом формируются промежуточные характеристики разнообразия форм плодов между видом и комплексом. При возвратном скрещивании гибридного комплекса с одним из составляющих 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 гибридного комплекса трех видов.

Исследования барбариса сибирского, показавшие согласованность форм плодов с размером плода, с числом развивающихся в нем семян, поставили вопрос: «А не является ли изменчивость форм плодов реализацией механизмов, регулирующих число семян в плоде?». Этими же исследованиями было показано, что минимальное число семян развивается в плодах удлинённой формы. Нами проанализировано соотношение среднего числа семян в плоде и реализованности удлинённых форм плодов у исследованных генетических специфичностей барбариса (Таблица 46). Оказалось, что преобладание удлинённых форм плодов свойственно как «малосеменным», так и «многосеменным» генетическим специфичностям.

Таблица 46 – Соотношения между средним числом семян, развивающихся в плоде, и долевым участием удлинённых плодов у исследованных генетических специфичностей барбариса

Генетические специфичности	Среднее число семян в плоде	Средние доли (%) удлинённых форм плодов				
		УК	УО	УГ	УЦ	Всего
1	2	3	4	5	6	7
<i>B. sphaerocarpa</i> x <i>B. integerrima</i>	3,9	24,5	52,7	4,4	-	81,6
<i>B. sibirica</i>	2,9	3,9	50,7	30,9	4,8	90,3

Продолжение таблицы 46

1	2	3	4	5	6	7
<i>B. sphaerocarpa</i>	2,8	10,4	25,1	23,6	13,7	72,8
<i>B. iliensis</i>	1,9	0,5	5,3	2,6	6,3	14,7
<i>B. nummularia</i>	1,6	17,0	9,1	3,2	36,1	55,4
<i>B. integerrima</i>	1,5	22,7	36,9	5,7	5,1	70,4
<i>B. iliensis</i> x <i>B. sphaerocarpa</i>	1,4	0,8	15,0	3,6	3,5	22,9
<i>B. oblonga</i>	1,4	20,2	49,3	13,0	17,5	100,0
<i>B. integerrima</i> x <i>B.</i> <i>oblonga</i>	1,2	40,0	42,3	3,1	13,6	99,0
<i>B. nummularia</i> x <i>B. oblonga</i>	1,2	8,3	75,1	-	9,7	93,1

Минимальное число семян в плоде свойственно барбарису продолговатому и его гибридам, у которых доля удлиненных плодов составляет 93-100 %. Число семян в их плодах составляет 1,2-1,4. Вместе с тем у барбариса сибирского, барбариса круглоплодного и гибрида последнего с барбарисом цельнокрайним доли удлиненных плодов составляют 73-90 %, среднее число семян в плоде – 2,8-3,9 шт. Это максимальное число семян в плодах для исследованных нами растений. У генетических специфичностей барбариса в плодах которых осредненно развивается 1,9-1,4 семян доли удлиненных плодов составляют 23-70 % от общего числа исследованных. Очевидно, что форма плодов не является характеристикой, однозначно связанной с числом семян в плоде, а потому изменчивость формы плодов не может рассматриваться как механизм реализации числа семян в плоде для исследованных генетических специфичностей барбариса. Возможно, как это имеет место у барбариса сибирского, реализуется согласованность между формой плода и числом семян в плоде и у других генетических специфичностей барбариса. Но такая согласованность не определяется общей для рода закономерностью.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почти 100 лет тому назад академик Н.И. Вавилов впервые обнаружил «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Автор работал над доказательной базой этого закона еще 15 лет после его первой публикации, доведя число исследованных объектов до более чем 300 000 образцов культурных растений и форм «диких» растений.

Узловым положением этого Закона является: «Линнеоны [виды] и роды, более или менее близкородственные друг другу, характеризуются сходными рядами изменчивости с таким постоянством, что, зная последовательность разновидностей в одном роде и линнеоне, можно предсказать существование сходных форм и даже сходных генетических различий у других видов и линнеонов. Сходство тем полнее, чем более близкородственны линнеоны и роды. Единственным известным механизмом изменчивости организмов во времени Н.И. Вавилова были мутации. Поэтому он, исследуя фенотипы, относил описываемую Законом изменчивость прежде всего растений к мутационной, генетической, наследственной.

Н.И. Вавиловым была выделена особая категория изменчивости, которая охватывала не только близкородственные таксоны, но и реализовывалась в различных ботанических семействах. Такой изменчивостью, в частности, характеризовалось разнообразие формы плодов яблонь, дынь, томатов, перцев, тыкв, арбузов. Н.И. Вавилов отмечал: «Происхождение органов, проявляющих параллелизм изменчивости, в случае отдаленных семейств, конечно, может быть весьма различным не только в смысле генов, но даже с формальной морфолого-эмбриологической точки зрения. Сходные органы и самое сходство их в данном случае не гомологичны, а только аналогичны».

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 дополнения 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 %.

Проведенные нами исследования природных популяций яблони юго-востока Казахстана показали объективность геометрической системы разнообразия формы плодов «Модификации воздушного шарика». Они также показали, что одно растение яблони в один сезон вегетации может реализовывать не одну, а 2-6 форм плода. На примере популяции Левый Талгар было сделано заключение, что изменчивость формы плодов яблони имеет эпигенетический, а не мутационный (соматические мутации) характер.

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 изменчивости формы плодов барбариса.

Гомологичная для барбарисов, эта система гомологична для яблони в семействе Розоцветные, для других родов в других семействах, указанных Н.И. Вавиловым. Гомологичную изменчивость формы плодов, реализуемую в различных семействах растений мы предлагаем определять, как «полигомологичную». Этот термин подчеркивает, что гомологичная изменчивость, в каждом из родов где она реализуется, имеет место в нескольких удаленных систематических группах, тем самым неоднократно повторяясь на различных генетических основах.

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, также, как и у яблони, 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.

Интервалы частот переходов в плодовых кистях барбарисов от одной формы плода к другой (0-100 %) 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 сокращено вплоть до одной эпигенетической программы, выполняемой всеми метамерами растения.

Гомологическая системность изменчивости формы плодов, свойственная роду, позволяет утверждать, что у всех его генетических специфичностей (видов, гибридов) имеется, безусловно связанный с генетическими системами «блок эпигенетической изменчивости формы плодов», который обязательно имеется и реализуется в каждой особи рода. Индивидуальная и популяционная реализация этого блока различны. Если в популяциях по данным наших исследований реализуются 3-12 эпигенетических программ, то у индивидуумов 1-12 таких программ. Популяционная и индивидуальная специфичность реализации эпигенетических программ 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 изменчивость разнообразия форм плодов, изменяемая с модификацией условий произрастания. Генетические изменения также могут быть причиной изменений реализации разнообразия форм плодов популяцией.

Таковыми «генетическими причинами» может быть гибридизация генетических специфичностей рода. Межвидовая гибридизация либо сохраняет число возможных эпигенетических программ, либо сокращает их на одну треть. Формирование гибридного комплекса из двух гибридов сокращает разнообразие форм плодов на две трети в сравнении с предусмотренным геометрической системой. При возвратных скрещиваниях гибридного комплекса (включающего три вида) с одним из составляющих его видом формируется промежуточная характеристика разнообразия форм плодов между видом и комплексом. При возвратном скрещивании гибридного комплекса с одним из составившим его межвидовым гибридом эпигенетические программы реализуются также, как у гибридного комплекса.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ:

1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Л., 1987. С. 56-100.
2. Вавилов Н.И. Закономерности в развитии живого мира / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Л., 1987. С. 127-129.
3. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов, 1920. -16 с.
4. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Труды III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству – Саратов, 1920 г. С. 41-56.
5. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Сельское и лесное хозяйство, №1-3, 1921. С. 84-89.
6. Vavilov N.I. The law of homologous series in variation / J. Genet, Vol – 12, № 1. 1922. P. 49-89.
7. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Теоретические основы селекции растений, Т. 1. –М. –Л., 1935. С. 75-128.
8. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. –М. –Л., 1935 г. -56 с.
9. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости –Л., 1987. С. 10-22.
10. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в изменчивости / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости –Л., 1987. С. 23-55.
11. Н.И. Вавилов. Линнеевский вид как система / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости –Л., 1987. С. 160-180.
12. Вавилов Н.И. Гомологические ряды / Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости – Л., 1987. С. 158-159.
13. Филипенко Ю.А. О параллелизме в живой природе // Журнал экспериментальной биологии. Серия Б, Т.1, выпуск 1-2, 1925. С. 12-35.
14. Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции. / В кн.: На пути к теоретической биологии. – М., 1970. С. 108-115.
15. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика – М. 1947. -267 с.
16. Waddington C.H. The strategy of gene. – London. 1957. – 340 p.
17. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М., 1964. 267 с.
18. Alberch P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool., V. 20, 1980. P. 653-667.
19. Alberch P. Developmental constraints in evolutionary process // Evolution and development. – New York, 1982. P. 313-332.

20. Alberch P. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in Evolution. V. 39. 1985. P. 8-23.
21. Oster G., Albech P. Evolution and bifurcation of developmental systems // Evolution. V. 36. 1982. P. 444-459.
22. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т.15. № 2. 1984. С. 115-136.
23. Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. – Л., 1984. С. 196-216.
24. Шишкин М.А. Эпигенетическая система как объект селекционного преобразования // Морфология и эволюция животных. М., 1986. С. 63-73.
25. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т.2. 4.7. Общие закономерности эволюции органического мира. М., 1988. С.142-168.
26. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург, 2005. -640 с.
27. Драгевцев В.А. Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. Т.4. № 2. 2012. С. 251-252.
28. Кренке Н.Л. Фенологическая изменчивость. // Тр. Биологического института им К.А. Тимирязева, Т.1. – М. 1933-1935. -860 с.
29. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) – М., 1973. – 283 с.
30. Корона В.В., Васильев В.Г. Строение и изменчивость листьев растений. Основы модульной теории. – Екатеринбург. 2000. 224 с.
31. Гиббс У. «Теневая» часть генома: за пределами ДНК // В мире науки. №3, 2004. С. 64-71.
32. Hall V.K. Epigenetics: Regulation not replication // i. Evol. Biol. V. 11., 1998. P. 201-205.
33. Яблонка Е., Лэмб М. Дж. Эпигенетическая наследственность в эволюции // Цитология. Т.45. № 311. 2003. С. 1057-1072.
34. Jablonka E., Lachmann M., Lamb M. J. Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characters // Theor. Biol. V. 158. 1992. P. 245-268.
35. Ратнер В.А. Молекулярно-генетическая система управления // Природа. №3, 2001. С. 16-22.
36. Stepanenko I. L., Podkolodnaya O.A., Kolchanov N.A. Gene networks: principles of organization and mechanisms of operation and integration // Proc. III Intern. Conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and structure – Novosibirsk, ICG, 2002. V2. P 111-115.
37. Суслов В.В., Гунбин К.К., Колчанов Н.А. Генетические механизмы кодирования биологической сложности // Экологическая генетика. № 1, Т 2. 2004. С. 13-26.
38. Zucherkandl E. Why so many non coding nucloties? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. V. 115. 2002. P. 105-129.

39. Инге – Вечтомов С.Г. От хромосомной теории к матричному принципу // Генетика. Т-51, № 4. 2015. С. 397-408.
40. Prion Biology and Diseases – Cold spring Harbor Lab. Press. 2004. – 1050 p.
41. Patel B.K., Gavin-Smyth J., Liebman S.W. The yeast global transcriptional co repressor protein Cys 8 can propagate as a prion. // Nat. Cell. Biol. V.11. 2009. P. 344-349.
42. Brown J.C.S., Lindquist S.A. Heritable switch in carbon source utilization driven by an unusual yeast prion // Gen. Develop. V.29. 2009. P 2320-2332.
43. Инге – Вечтомов С.Г., Галкин А.Л., Сонова Ю.В., Рубель А.А. Прионы «Белковая наследственность» и эпигенетика // Эпигенетика- Новосибирск, 2013. С. 481-496.
44. Dodson C.M. The amyloid phenomenon and Prefibrillar Agregates. – 2013. P. 1-19.
45. Bateman D.A., Wichner R.B. The [PSI] prion exist as a dynamic cloud of variants // Plos Genet. V. 9. 2013. P. 1-13.
46. Jacob F. Genetic of the bacterial cell // Science. V. 152. № 3728. 1968. P. 440-459.
47. Мосолов А.Н. Модель функционирования и укладки ДНК в хромосоме, учитывающая связь генома с мембраной ядра, // Генетика. Т. 4. №12. 1968. С. 135-145.
48. Стегний В.Н. Эволюционное значение архитектоники хромосом как формы эпигенетического контроля онто – и филогенеза эукариот // Генетика. Т. 12. №9. 2006. С. 1215-1224.
49. Shubert I., Shaw P. Organization and dynamics of plant interphase chromosomes // Trends in Plant Science. V. 16. №5. 2011. P.273-281.
50. Разин С.В. Пространственная организация эукариотического генома и работа эпигенетических механизмов // Генетика. Т.42. № 12. 2006. С. 1605-1614.
51. Кирикович С.С., Левитас Е.В. Роль политении и хромосомно-мембранных взаимодействий в генетических процессах у растений // Генетика. Т. 49. № 8. 2013. С. 909-920.
52. Левитас Е.В. Сахарная свекла как модельный объект при исследовании наследственной информации у растений // Энциклопедия рода Beta. Биология, генетика и селекция свеклы. – Новосибирск, 2010. С. 302-317.
53. Evans G.M. Nuclear changes in flax // Heredity. V. 23. 1968. P. 25-38.
54. Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. Т. 39. № 9. С. 1221-1227.
55. Cutting A., Chue J., Smith C.A. Just now conserved is werthebrate sex determination // Developmental Dynamics. V. 242. 2013. P. 380-387.
56. Gamble T., Zarkover D. Sex determination // Curr. Biol. V.22. № 8. 2012. P 257-262.

57. Shen Z.G., Wang H.P. Molecular players involved in temperature – dependent sex determination and sex differentiation in teleost fish. // *Genet. Sel. Evol.* V. 46. № 1. 2014. P.26.
58. Kabayashi Y., Nagahata Y., Nakomura M. Diversity and plasticity of sex determination and differetation in fishes // *Sex. Dev.* V. 7 № 1-3. 2013. P. 115-125.
59. Mark L., Czerwinski M., Capel B. Predetermination of sexual fate in a turturte with temperature – dependent sex determination // *Development Biology.* V. 386. 2014. P. 264-271.
60. Трухина А.В., Лукина Н. А., Некрасова А.А., Смирнов А.Ф. Эпигенетическая регуляция и инверсия пола у позвоночных // *Генетика.* Т. 51. № 3. 2015. С. 290-297.
61. Ванюшин Б.Ф. Материализация эпигенетики или небольшие изменения с большими последствиями // *Химия и жизнь – XXI век.* № 2, 2004. С. 32-37.
62. Эпигенетика растений – Новосибирск, 2005. – 374 с.
63. *Plant Epigenetics – University of Leeds.* UK. 2005. – 320 p.
64. Селекционные достижения. Патенты. Промышленная собственность. Официальный бюллетень. – Астана. 2006. № 7. С. 123-137.
65. Туреханова Р.М. Яблоня Сиверса в Казахстане: результаты исследований и отбора форм /Терра. 2011. № 1. С. 44-61.
66. Chekalin S.V. The system of gomological epigenetical variability of fruit’s forms of *Berberis iliensis* M. Pop. And *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. // Conservation and sustainable use of gene pool 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.
67. Попов М.Г. Дикая яблоня и алыча в горах Чимгана // *Избранные произведения.* - Ашхабад, 1958. С. 121-125.
68. Романович В.В. Биологические особенности дикой яблони горных окрестностей Алма-Аты. - Алма-Ата, 1943. -140 с.
69. Романович В.В. К вопросу распознавания диких форм яблони Сиверса, произрастающих в горных окрестностях г. Алма-Аты (Заилийский Ала-тау) / *Ученые записки Томского Университета.* № 18. 1952. С. 33-40.
70. Коровин Е.П. Растительность средней Азии и Южного Казахстана. Книга 2. - Ташкент, 1962. -540 с.
71. Семенов Тянь-Шанский П.П. Путешествие в Тянь-Шань. – М., 1958. -278 с.
72. Парки и скверы города Алматы. (1869-1916 гг.) сб. архивных документов и материалов. - Алматы, 2004. -140 с.
73. Вавилов Н.И. Роль центральной Азии в происхождении культурных растений – Предварительное сообщение о результатах экспедиции в Центральную Азию в 1929 году // *Происхождение и география культурных растений.* –Л., 1987 г. С. 171-190.

74. Попов М.Г., Клабуков А.Г., Мальковский М.П. Дикие плодовые заросли окрестностей Алматы в Заилийском Алатау (Тянь-Шань) – М. – Алма-Ата, 1935. -122 с.
75. Гудочкин М.В., Михайленко О.Е., Степанов Л.И. Леса казахстана (Часть 2. Лесное хозяйство) - Алма-Ата, 1968 г. -203 с.
76. Harris S.A., Robinson J.P., Juniper B.E. Genetic clues to the origin of the apple. // Trends Genet. V. 18. 2002. P. 426-430.
77. Morgan J., Richards A., Dowle E. The new book of the apple. –London, 2002. -316 p.
78. Juniper B.E., Mabberley D. J. The story of the Apple. // Oregon, 2006. -240 p.
79. Чекалин С.В., Нурмуратулы Т.Н. Национальная методология оценки и сохранения агробиоразнообразия горных плодовых лесов Казахстана. - Алматы, 2010. -70 с.
80. Рекомендации по сохранению в архивах клонов (живых коллекциях, полевых генетических банках) исторически сформировавшегося в ходе эволюции генетического разнообразия яблони Сиверса и абрикоса обыкновенного – Комитет лесного и охотничьего хозяйства МСХ Республики Казахстан. – Алматы, 2010. - 41 с.
81. Мищенко А.Б. К оценке состояния генетических ресурсов дикой яблони и абрикоса на территории Джунгарского и Заилийского Алатау / Дикоплодовые леса Казахстана. Вопросы сохранения и рационального использования генофонда глобального значения. – Алматы, 2012. С. 60-63.
82. Левина М.П., Кацейко А.Н. Алматинский апорт. - Алма-Ата, 1977. -151 с.
83. Флора Казахстана. Том IV. – Алма-Ата, - 548с.
84. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Том 1. –Алма-Ата, 1969. -644 с.
- 85.. Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Том III. – Ташкент, 1972. -0268 с.
86. Бердиев Э.Т., Чоршанбиев Ф. Биоразнообразие рода *Berberis* L. В Центральной Азии. – В сб.: Сохранение и устойчивое использование биоразнообразия плодовых культур и их диких сородичей. – Bioversity International – Ташкент, 2012. С. 66-71.
87. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. – Ленинград, 1981. – 510 с.
88. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1955. – 992 с.
89. Абдуллина С.А. Список сосудистых растений Казахстана. – Алматы, 1999. – 187 с.
90. Слизык Л.Н. О некоторых критических видах барбариса из Средней Азии. – Новости систематики растений – М., - Л., 1964. С. 79-89.
91. Флора Таджикской ССР. Том IV. –Л., 1975. - 575 с.

92. Чекалин С.В., Мухитдинов А.С., Зайченко О.П., Набиева С.В., Масалова В.А., Пожарский А.С. Естественная гибридизация *Berberis iliensis* М. Рор. и *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. – В сб.: Сохранение и рациональное использование генофонда диких плодовых лесов Казахстана. – Алматы, 2013. С. 140-145.
93. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. – Новосибирск, 2006. – 223 с.
94. Коропачинский И.Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области – Новосибирск, 1975. – 996 с.
95. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America – New York, 1949. – 996 p.
96. Хромосомные числа цветковых растений – Л., 1980. – 344 с.
97. Rezaei M., Ebadi A., Reim S., Fatahi R., Balandary A., Farrokhi N., Hanke M. Molekular analysis of Iranian seedless barberries via SSR // Scientia Horticulturae. – 2011. - №129. – P. 702-709.
98. 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.
99. 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.
100. Мухитдинов Н.М., Нестерова С.Г., Аметов А.А., Абидкулова К.Т. Возрастная структура популяций и изменчивость эндемика *Berberis iliensis* М. Рор. – в сб.: Актуальные проблемы геоботаники – Алматы, 2011. С. 210-215.
101. Сметенов И.Т. Акишев Ж.Д., Алтынбаева 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.
102. Джолдыбаева Б., Алтынбаева 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.
103. Пожарский А.С., Галиакпаров Н.Н. Использование техники ISSR-PCR для доказательства межвидовой гибридизации *Berberis iliensis* М. Рор. И *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir.// Сборник материалов Международной конференции студентов и молодых ученых «Мир науки». – Алматы, 2013. – С. 228-229.

104. Чекалин С.В., Мухитдинов А.С., Зайченко О.П., Масалова В.А., Бабай И.В., Ишаева А.Н., Исабаев С.О., Исмаилова 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.
105. Чекалин С.В., Мухитдинов А.С., Зайченко О.П., Набиева С.В., Масалова В.А. Грунтовая всхожесть семян Барбариса Илийского, Б. круглоплодного и влияние на этот показатель межвидовой гибридизации – В сб.: Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана (Байтеновские чтения - 3) – Алматы, 2014. С. 283-288.
106. 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
107. Chekalin S.V. The system of gomological epigenetical variability of fruit's forms of *Berberis iliensis* M. Pop and *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. // Conservation and sustainable use of gene pool 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.
108. 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 pool 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.
109. 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.
110. 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.
111. Чекалин С.В., Пожарский А.С., Ишаева А.Н., Масалова В.А., Исмаилова Н.А., Набиева С.В., Жунусов Г.С., Елисеева А.И. Барбарисы Юга и Юго-Востока Казахстана – Алматы, 2017. - 92 с.
112. Биологический энциклопедический словарь. –М., 1986. -831 с.
113. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1980. -293 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	3
<b>Глава 1.</b> Н. И. Вавилов о системной изменчивости растений.....	4
<b>Глава 2.</b> Системная эпигенетическая морфологическая изменчивость .....	17
<b>Глава 3.</b> Геометрическая система разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика».....	29
<b>Глава 4.</b> Изменчивость формы плодов яблони .....	32
<b>Глава 5.</b> Изменчивость формы плодов барбарисов южно и юго-восточного Казахстана .....	40
<b>5.1.</b> Таксономия барбарисов юго-востока Казахстана .....	41
<b>5.2.</b> Барбарис илийский и его красноплодные гибриды с барбарисом кругло- плодным .....	42
<b>5.3.</b> Барбарис круглоплодный, его гибриды с темной окраской плодов .....	58
<b>5.4.</b> Барбарис цельнокрайний и его красноплодные гибриды .....	66
<b>5.5.</b> Барбарис сибирский.....	72
<b>5.6.</b> Эпигенетическая гомологическая изменчивость формы плодов барбариса .....	75
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	81
<b>Список использованных литературных источников</b> .....	84

С.В. Чекалин

**ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ  
ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ  
*ИЗМЕНЧИВОСТЬ*  
ФОРМЫ ПЛОДОВ РАСТЕНИЙ**

*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](http://www.luxmedia.kz)