

УДК 582.57;573;575.8

В.С. Чупов

V.S. Chupov

## АНАЛИЗ МЕЖРОДОВЫХ ГРАНИЦ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯХ *MAHONIA – BERBERIS* И *VANCOUVERIA – EPIMEDIUM*

### ANALYSIS OF INTERGENERIC BOUNDARIES IN PHYLOGENETIC SEQUENCES *MAHONIA – BERBERIS* AND *VANCOUVERIA – EPIMEDIUM* (BERBERIDACEAE, ANGIOSPERMAE)

На основе анализа нуклеотидных последовательностей ITS1 и ITS2 ярдНК рассматриваются эволюционные процессы в участках филемы *Mahonia-Berberis* и *Vancouveria-Epimedium*. В первом случае достаточно полно выявляются элементы криптаффинного перехода. Во втором отмечается только незначительное повышение G+C содержания в ITS1.

В теории градуального селекционизма, понимаемом в общем смысле, как и в современной синтетической теории эволюции (СТЭ), вопрос о границах таксонов остро не стоит. Теоретически он решается в традиции постепенной дивергенции филогенетических ветвей, где проведение границ, в случаях незначительных хиатусов, достаточно условно. На практике, конечно, установление границ таксонов – большая проблема. И здесь вырабатываются иные подходы, менее ориентированные на эволюционную теорию, но более на возможности, которые дает анализ распределения признаков.

В свете подобного подхода вполне справедливо мнение А. П. Расницына что «... конечная цель ... системы – отразить специфику внутренней структуры органического многообразия, используя распределение признаков как косвенное отражение этой структуры ...» (Расницын, 2005: 121). Разбору различных возможностей подобного подхода посвящено множество работ (из обзорных см., напр., Шаталкин, 2012)

Определенную надежду на возможность более объективного решения вопроса о границах таксонов дает разработка представлений о специализированных таксон-образующих процессах – «инновационных реорганизациях генома». Инновационная реорганизация генома является завершающим элементом криптаффинного перехода, отделяющего в филогенетической последовательности какую-либо одну относительно медленно эволюционирующую группу от соседних – предковой и потомственной. Подробнее мы остановимся на этом вопросе ниже. До сих пор нами были описаны криптаффинные переходы между группами высокого таксономического ранга: от семейств до подклассов покрытосеменных растений (Чупов, 2013, 2014; Чупов, Мачс, 2013). Несомненный интерес представляет вопрос о существовании аналогичных процессов на более низком таксономическом уровне межродовом, а может быть и более низком.

#### Материал и методы

В основу анализа положены исследования Ким с соавторами (Kim et al., 2004 a) и Минг-Ли Занг с соавторами (Ming-Li Zang et al., 2007). В первой работе рассмотрены филогенетические отношения большой группы видов р. *Berberis* (incl. *Mahonia*) на основе материалов секвенирования ITS региона ядерной рибосомной ДНК (ярдНК). Во второй – дан филогенетический анализ связи родов *Vancouveria-Epimedium* на основе анализа ITS ярдНК и атрВ-*rbcL* спейсерной последовательности. Нами последовательности ITS1 и ITS2 ярдНК представителей родов *Berberis* s. l., *Vancouveria*, *Epimedium* брались из банка генетической информации NCBI. Коды последовательностей можно найти в указанных выше работах. Систематической и, в значительной мере, морфологической основой анализа явились обработка родов *Berberis* и *Mahonia* Л. Арендта (Ahrendt, 1961) и родов *Vancouveria* и *Epimedium* В. Стерном (Stearn, 2002). Обработка нуклеотидных последовательностей велась с применением пакетов программ MEGA 6.1 и DAMBE 4.2.13.

#### Результаты и обсуждение

##### Систематические отношения между родами *Berberis* и *Mahonia*

Род *Berberis* рядом авторов рассматривается в широком смысле, включая род *Mahonia*. Мы, однако, вслед за А.Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 2009), А.Л. Тахтаджяном и В.Н. Косенко (1980), специально занимав-

шимися сем. Berberidaceae, считаем более правильным разделение данной группы видов на 2 рода. Четко они разделяются по строению листа. Для *Mahonia* характерен сложный непарно-перистый лист с числом пар боковых листочков от 20 до 1; для *Berberis* характерен простой лист. Но кроме этой строго выдержанной особенности имеется еще ряд признаков, характерных для большинства видов той или иной группы. Это тип нарастания стебля симподиальный в *Mahonia* и моноподиальный в *Berberis*, наличие у большинства видов *Berberis* шипов, имеются отличия в строении соцветия и морфологии молодых побегов (см. ниже).

В то же время между этими родами имеется и явно переходная группа – секция *Horridae* рода *Mahonia*. Она более подробно будет рассмотрена ниже. Учитывая выше сказанное, можно полагать, что выводы нашей работы могут относиться либо к отношениям между близкими родами, либо к подродовым отношениям.

Schneider (1908), а за ним Ahrendt (1961) вводят при изучении этих родов не канонический надсекционный таксон «group» группа. Им пользуются и последующие авторы, опирающиеся на их систему. Признаками, дифференцирующими группы *Orientalis* и *Occidentales* рода *Mahonia* являются характеристики брактей соцветия. В группе *Orientalis* брактей длинные – (10)–15–40 мм и остающиеся. В группе *Occidentales* брактей короткие – 2–5–(8) мм и опадающие (Ahrendt, 1961).

На рис. 1 модифицировано изображено одно из деревьев, построенное на основе секвенирования ITS региона 79 видов родов *Berberis* и *Mahonia* (Kim et al., 2004 a). Представлено дерево построенное методом «ближайших соседей». Принципиально оно сходно с деревом, построенным в этой же работе с использованием байесовского подхода, но обладает несколько большим разрешением.

На этом рисунке видно, что группа *Occidentales* рода *Mahonia* по данным секвенирования распадается на два отдельных кластера, между которыми встраивается группа *Orientalis*. Исходя из принципов кладиума, кладу *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa*, представляющую небольшую (9 видов) секцию *Horridae*, следовало бы выделить в отдельный таксон такого же ранга, как и группа секций *Orientalis* или присоединить к роду *Berberis*. Но ни для первого, ни для второго решения нет достаточных морфологических оснований.

При отсутствии молекулярных данных, основываясь на представлениях эволюционной систематики, на которых, очевидно, стоял и L. Ahrendt (1961), секц. *Horridae* должна рассматриваться как член монофилетической группы *Occidentales*. Эта группа должна выступать как целое в виде сестринской ветви по отношению к группе *Orientalis*, а не разбиваться ею на две части. Но такое построение скрывало бы истинные филогенетические отношения таксонов и препятствовало бы анализу эволюционных процессов.

Таким образом, на уровне двух близких родов, или, даже одного рода, принимаемого в широком смысле, мы встречаем ту же ситуацию, которую ранее описывали на таксономическом уровне семейств и подклассов покрытосеменных растений. Небольшой ряд, или отдельный член предковой группы, в данном случае представители секц. *Horridae* – *M. trifoliolata*, *M. nevinii*, *M. haematocarpa*, *M. higginsae* по морфологическим данным еще являются полноправными представителями рода *Mahonia*. Однако по молекулярным данным они более близки к таксонам потомков, видам рода *Berberis*. Иными словами, имеется коллизия, похожая на ту, которая описана в концепции криптаффинного перехода.

### Признаки криптаффинного перехода

Скрыто-родственный (криптаффинный) переход, наблюдавшийся ранее между таксонами высокого ранга характеризуется рядом признаков.

1. Наличием таксонов криптаффинного типа.
2. Криптаффинные таксоны, как правило, моно-, или олиготипны.
3. Они характеризуются высоким основным числом хромосом  $x$  от 10–13 и выше. Эти числа значительно отличаются от основного числа хромосом в предкриптаффинных группах, где преобладают числа  $x$  от 6 до 8 и полиплоидные ряды на их основе.
4. При этом сам переход носит сальтационный и двухэтапный характер и в конце второго этапа можно предполагать существование инновационной реинтеграции генома.
5. Характерной особенностью криптаффинного перехода является смена направления мутационного давления в яДНК. Сами криптаффинные таксоны, как правило, отличаются повышенным G+C содержанием в ITS1-5,8S-ITS2 участке яДНК. В посткриптаффинных таксонах идет процесс уменьшения G+C содержания (выгорание цитозина).
6. Не смотря на то, что по основной массе признаков криптаффинные таксоны принадлежат группе предков, иногда у них могут проявляться отдельные, иногда очень специфические признаки, характерные

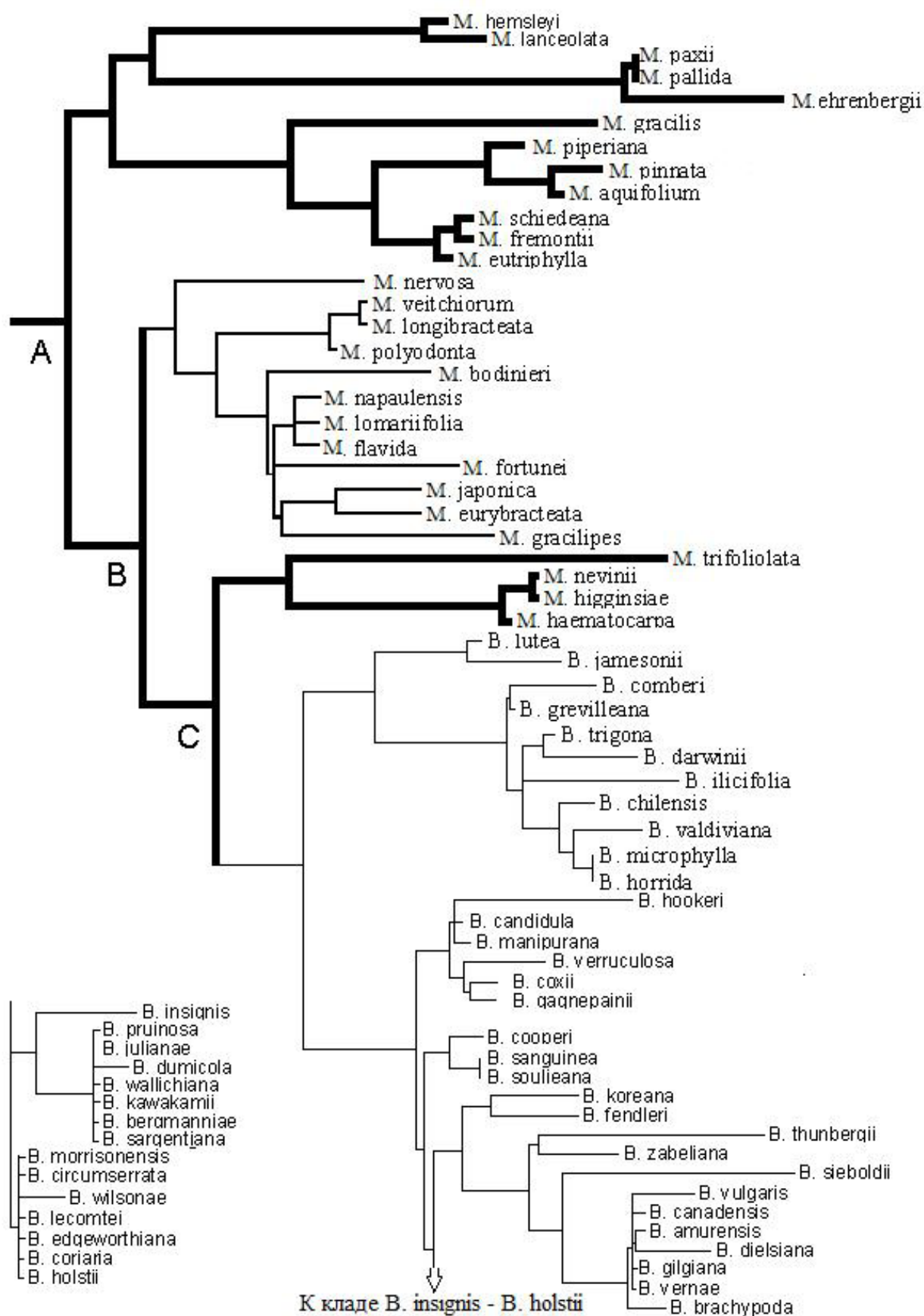


Рис. 1. Филогенетические отношения в родах *Mahonia* и *Berberis* (по: Kim et al., 2004 а). Группа *Occidentalis* рода *Mahonia* выделена жирной линией; остальные объяснения в тексте.

для филогенетических потомков (Чупов, 2002). Это явление можно соотнести с описанным А.П. Павловым (Pavlov, 1901) и Л.С. Бергом (1922) явлением «филогенетического ускорения или филогенетического превращения признаков».

## Тестирование гипотезы существования криптоффинного перехода между родами *Berberis* и *Mahonia*

### 1. Наличие таксонов криптоффинного типа

Как уже указывалось, важной особенностью дерева *Mahonia-Berberis*, является парафилия единой географо-морфологической североамериканской группы секций *Occidentales* рода *Mahonia* и большая близость клады *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* (секц. *Horridae* группы *Occidentales*) к роду *Berberis*, чем к видам рода *Mahonia*. От остальных представителей группы *Occidentales* эту кладу отделяет два крупных узла А и В, а от рода *Berberis* один – С (рис.1). При этом сестринская ветвь этой клады представлена азиатской географо-морфологической группой *Orientalis* Ahrendt. То, что секция *Horridae* наиболее близка к роду *Berberis*, отмечали и Л. Арендт (Ahrendt, 1961) и И. Ким с соавторами (Kim et al., 2004 а). Л. Арендту это не давало оснований для перенесения видов этой секции в род *Berberis*, или хотя бы для выделения их в самостоятельную секцию, поскольку морфологически они незначительно отличаются от других представителей группы *Occidentales*. И. Ким же с соавторами, опираясь на молекулярные исследования, предпочел объединить оба рода, пренебрегая существенными морфологическими различиями. При этом факт парафилии сохраняется, только переходит на внутривидовый уровень. Таким образом, виды секц. *Horridae* могут рассматриваться как криптоффинный таксон, по морфологии близкий к предкам, а по молекулярным данным – к потомкам.

### 2. Численные соотношения предкриптоффинных, криптоффинных и посткриптоффинных таксонов

Практически во всех исследованных случаях криптоффинных переходов число видов собственно криптоффинной группы незначительно, в то время как число видов у предков и потомков может достигать очень больших величин. Так в криптоффинном переходе *Melanthiaceae* – *Zigadenus* – *Trilliaceae* (подчеркнуты криптоффинные таксоны) число видов в каждой группе соответственно: 90 – 1 – 70. В переходе *Uvulariaceae* – *Medeolaceae* – *Liliaceae*: 30 – 6 (15) – 500–600. В криптоффинном переходе *Asphodelaceae* – *Simethidaceae*–*Hemerocallidaceae* – *Phormiaceae*: 800–900 – 1 – 15–20 – 30–35. В криптоффинном переходе *Anthericaceae* – *Funkiaceae*–*Camassiaceae* – *Agavaceae*: 600–700 – 20–23 – 300–400. В криптоффинном переходе *Asparagaceae* – *Convallariaceae s.str.* – *Ruscaceae*–*Dracaenaceae*: 300–400 – 10 – (90) – 250–300. В криптоффинном переходе *Restionaceae* – *Flagellariaceae*–*Joinvilleaceae*–*Ecdeiocoleaceae* – *Poaceae*: 400 – 3–2–3 – 8000–10 000 (по Чупов, 2001, 2013). В скобках указано число видов при расширенном понимании криптоффинной группы. Так в переходе *Medeolaceae* – *Liliaceae* ближайшими к лилейным являются роды *Medeola* – 1 вид и *Clintonia* – 5 видов. *Scoliopus* – 2 вида и *Streptopus* – 7 видов более удалены от них. (Число видов приведено по Utech, 1987).

В рассматриваемом случае сем. *Berberidaceae*: числа видов *Mahonia* без секц. *Horridae* – секц. *Horridae* – *Berberis*: 110 – 9 – 500.

Надо отметить, что сами по себе число видов в рассматриваемых группах у разных авторов может значительно различаться. Так L. Landrum (1999) отмечает, что из 60 видов рода *Berberis*, описанных для Чили и прилегающих районов юга Аргентины, он принял только 20. Однако соотношение числа видов в разных группах, видимо, будет до определенной степени сохраняться.

Таким образом, переход между родами *Mahonia* и *Berberis* по соотношению чисел видов соответствует признакам криптоффинного перехода.

### 3. Преобразование кариотипа

В родах *Berberis* и *Mahonia* преобладает  $2n = 28$ . Оно отмечено у 94 видов. Пять видов обладают тетраплоидным кариотипом с  $2n = 56$ . Для *B. orthobotris* указывается гаметофитное число  $n = 48$ . Оно должно соответствовать секстаплоидному спорофиту с  $2n \approx 96–98$  (Болховских и др., 1969; IPCN – сетевой ресурс).

Ближайшим таксоном внешней группы для этой пары родов как по анализу морфологических признаков (Loconte, Estes, 1989), так и по молекулярным данным (Kim, 2004 а) является род *Ranzania*. Важными синапоморфиями для этих трех родов являются раздражимые подвижные тычинки и наличие двух нектароносных железок на лепестках (Kumazawa, 1937).



Поскольку в предковой группе у *Ranzania*  $2n = 14$ , а в сестринских ветвях в родах *Epimedium*, *Vancouveria*, *Podophyllum*, *Achlys*,  $2n = 12$ , (очень редко  $2n = 14$  и  $2n = 22$ ), в родах *Caulophyllum*, *Leontice*, *Gymnospermium*  $2n = 16$  (Kim et al., 2004 b), то можно полагать, что роды *Berberis* и *Mahonia* являются палеополиплоидами на основе  $x = 7$ . Таким образом, внутри этой группы предполагаемый криптаффинный переход между родами не сопровождается увеличением ни основного числа хромосом  $x$ , ни  $n$ . Можно предположить, что это происходит либо вследствие того, что такое увеличение уже произошло при отделении общего предка этих родов от предков рода *Ranzania*, и для межродовых преобразований полученного ресурса ДНК достаточно. Либо такое увеличение в процессе межродового криптаффинного перехода не обязательно.

#### 4. Дополнительные преобразования генома

Все же определенные заметные преобразования генома в районе криптаффинного перехода происходили, но уже не в его начале, а, видимо, в его конце, при образовании рода *Berberis*. И связаны они не с увеличением основного числа хромосом, а с количественным увеличением содержания ДНК в ядре (см. табл. 1). Для видов группы *Occidentales* приводится среднее содержание  $1Cx = 1,17$  pg на ядро. Для двух видов секции *Horridae* *M. haematocarpa* и *M. nevinii* указывается содержание 1,16 pg и 1,24 pg соответственно. Для видов *Berberis* приводится среднее содержание, равное 1,45–1,47pg. Разница между средними содержаниями ДНК в родах *Berberis* и *Mahonia* достоверна при  $P \leq 0,05$  (Todd, Ranney, 2010). Таким образом, в отличие от криптаффинного перехода между семействами покрытосеменных растений, в криптаффинном переходе между родами крупных преобразований генома в самих криптаффинных таксонах может не происходить. Заключение это требует дальнейших наблюдений.

#### 5. Изменение G+C содержания в ярдНК

G+C содержание в ITS1 и ITS2 ярдНК представителей родов *Berberis* и *Mahonia* представлено в табл. 1.

Из представленных данных видно, что в ITS1 имеется небольшое, но явно выраженное преобладание в суммарном содержании цитозина и гуанина в криптаффинной кладе *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* и роде *Berberis* над остальными видами рода *Mahonia*. В среднем оно составляет 1,7%. Максимальное повышение у *M. trifoliolata* достигает 3%. По критерию  $\chi$ -квадрат распределения оказались далекими от нормальных. В виду этого мы не приводим в таблицах ошибку среднего, а для определения достоверности разницы средних значений G+C содержания применяем критерий знаков (Ашмарин и др., 1971). В ITS1 разница достоверна по второму уровню значимости.

В ITS2 повышение G+C содержания крайне незначительно, в среднем около 0,6%, и статистически не достоверно. Возможно, что имеющийся в ITS2 слабый филогенетически значимый сигнал маскируется шумом случайных нуклеотидных замен. Интересно отметить, что в группе родов, сближаемых с родом *Podophyllum*, наблюдается противоположная картина – филогенетически информативным оказывается ITS2 (Liu et al., 2002).

Криптаффинный переход между семействами покрытосеменных растений характеризуется ростом G+C содержания на 10–15% в криптаффинных таксонах по отношению к предковой группе (Чупов и др. 2007) и уменьшением его в посткриптаффинных таксонах (Чупов, Мачс, 2010). В переходе *Mahonia* – *Berberis* обнаруживается статистически достоверный, хотя и незначительный рост G+C содержания в ITS1 видов криптаффинной клады *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* и, возможно, очень незначительное его снижение в р. *Berberis*.

Таким образом, можно предполагать, что изменение G+C содержания в ярдНК в межродовом криптаффинном переходе имеет особенности, сходные с таковыми в криптаффинных переходах между семействами, но выражено оно значительно слабее.

#### 6. Филогенетическое предварение

Еще одной характеристикой, присущей криптаффинным переходам между семействами и порядками покрытосеменных растений, является филогенетическое предварение. Л.С. Берг (1922) описал это явление, опираясь на представления о филогенетическом ускорении, сформулированном палеонтологом А.П. Павловым. А.П. Павлов (Pavlow, 1901) отметил проявление признаков, характерных для взрослых стадий производных групп, на ювенильных стадиях их филогенетических предков. Л.С. Берг расширил представления о филогенетическом ускорении, перенес его действие и на взрослые стадии анцестральных таксонов. Он пишет: «... мы будем подразумевать под филогенетическим ускорением, или предварением признаков не только появление (по контексту – отдельных В. Ч.) признаков высших форм у молодых особей низших, но также

Таблица 1

Некоторые филогенетически и таксономически значимые признаки в родах *Mahonia* и *Berberis*:  
 % G+C содержание в ITS1 и ITS2 ярдНК; морфологические признаки (по: Ahrendt, 1961), среднее содержание ДНК (по: Todd et al., 2010). (В скобках указано редко встречающееся количество пар листочков. Пробельными строчками разделены клады схемы рис. 1)

Таксон	%G+C содержание в ITS1	%G+C содержание в ITS2	Число пар листочков сложного листа	Характер молодого побега	Тип соцветия	Содержание ДНК на ядро1Сх пг
<i>Mahonia hemsleyi</i>	44,9	52,6	7–8	<i>mahonia</i> тип	<i>mahonia</i> тип	1,17-1,27
<i>M. lanceolata</i>	44,9	53,1	5–8			
<i>M. paxii</i>	45,9	53,3	3–5			
<i>M. pallida</i>	45,9	53,3	5–6			
<i>M. ehrenbergii</i>	46,5	53,3	3–7			
<i>M. gracilis</i>	45,9	54,2	(2)–3–5 (6)			
<i>M. piperiana</i>	43,2	54,8	2–4			
<i>M. pinnata</i>	43,2	54,8	(2)–3–(6)			
<i>M. aquifolium</i>	43,6	54,6	2–4			
<i>M. eutriphylla</i>	44,7	54,4				
<i>M. schiedéana</i>	45,2	54,5				
<i>M. fremontii</i>	43,8	54,4	2–4 (5)			
<i>M. nervosa</i>	45,2	53,5	4–10			
<i>M. polyodonta</i>	44,9	53,3	4–8			
<i>M. veitchiorum</i>	45,2	53,1	(3)–4–7–(9)			
<i>M. longibracteata</i>	45,0	53,5	4–5			
<i>M. bodinieri</i>	43,6	54,6	8–13			
<i>M. fortunei</i>	44,0	55,3	2–5			
<i>M. lomariifolia</i>	44,8	53,3	12–20			
<i>M. napaulensis</i>	44,8	54,2	5–12			
<i>M. flavida</i>	44,4	53,7	4–8			
<i>M. japonica</i>	44,4	53,3	9–13			
<i>M. eurybracteata</i>	44,4	53,7	5–9			
<i>M. gracilipes</i>	45,4	53,3	2–3			
<i>M. trifoliolata</i>	48,4	54,4	1			
<i>M. haematocarpa</i>	46,9	53,7	1–(4)			
<i>M. nevinii</i>	46,9	54,2	1–2 (3)			
<i>M. higginsiae</i>	46,7	54,1	2–3			
<i>Berberis lutea</i>	46,7	55,5	0			
<i>B. jamesonii</i>	46,9	55,4	0			
<i>B. comberi</i>	46,5	54,4	0			
<i>B. grevilleana</i>	47,1	55,3	0			
<i>B. trigona</i>	47,1	54,6	0			
<i>B. darwinii</i>	46,3	54,6	0			
<i>B. ilicifolia</i>	46,3	55,9	0			
<i>B. chilensis</i>	46,3	55,2	0			
<i>B. valdiviana</i>	46,3	53,6	0			
<i>B. microphylla</i>	46,3	55,0	0			
<i>B. horrida</i>	46,3	55,0	0			
<i>B. verruculosa</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. gagnepainii</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. coxii</i>	46,1	54,8	0			
<i>B. manipurana</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. candidula</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. hookeri</i>	46,5	54,2	0			
<i>B. soulieana</i>	46,1	54,4	0			
<i>B. sanguinea</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. cooperi</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. koreana</i>	47,1	55,5	0			
<i>B. fendleri</i>	47,3	55,9	0			
<i>B. thunbergii</i>	46,3	52,4	0			
<i>B. zabeliana</i>	47,1	53,9	0			
<i>B. sieboldii</i>	47,0	53,3	0			
<i>B. brachypoda</i>	46,3	54,1	0			
<i>B. canadensis</i>	46,0	54,6	0			
<i>B. vernae</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. vulgaris</i>	46,0	54,4	0			
<i>B. amurensis</i>	46,1	53,7	0			
<i>B. amurensis</i>	45,7	54,1	0			
<i>B. amurensis</i>	45,8	53,9	0			
<i>B. gilgiana</i>	45,8	53,9	0			
<i>B. dielsiana</i>	45,7	53,3	0			
<i>B. circumserrata</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. morrisonensis</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. lecomtei</i>	46,5	54,6	0			

Окончание таблицы 1

Таксон	%G+C содержание в ITS1	%G+C содержание в ITS2	Число пар листочков сложного листа	Характер молодого побега	Тип соцветия	Содержание ДНК на ядро   Сх пг
<i>B. wilsonae</i>	46,7	55,5	0			
<i>B. holstii</i>	46,5	54,4	0			
<i>B. coriaria</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. edgeworthiana</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. insignis</i>	46,5	55,7	0			
<i>B. dumicola</i>	45,7	53,7	0			
<i>B. julianae</i>	46,3	54,3	0			
<i>B. pruinosa</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. kawakamii</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. wallichiana</i>	45,6	54,2	0			
<i>B. sargentiana</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. bergmanniae</i>	45,7	54,2	0			
<b>Среднее по роду <i>Mahonia</i> без секц. <i>Horridae</i></b>	<b>44,7</b>	<b>53,9</b>				
<b>Среднее по роду <i>Berberis</i> и секц. <i>Horridae</i> рода <i>Mahonia</i></b>	<b>46,4</b>	<b>54,4</b>				

Примечание: В виду значительных отличий распределений от нормальных, ошибки средних не приводятся.

появление признаков высших форм и у взрослых особей низших, словом – будем называть этим термином все случаи, когда организм – все равно молодой или старый – опережает свой век, или средний уровень своих товарищей по группе» (Берг, 1922: 50).

Наши исследования показали, что явление «филогенетического предварения», видимо действительно имеет место в эволюционном процессе и особенно характерно именно для криптаффинных таксонов. Так в криптаффинном переходе *Hemerocallis*, *Simethis* – Phormiaceae в роде *Hemerocallis* обнаруживаются специфические разветвленные септальные нектарники, характерные для р. *Phormium*, и, в меньшей степени, для рода *Dianella* (Phormiaceae), а в роде *Simethis* обнаружены трихотомсулькатные пыльцевые зерна и симультанный микроспорогенез. Эти признаки редко встречаются у однодольных, но характерны для сем. Phormiaceae. В криптаффинном переходе *Hosta* – Agavaceae у видов *Hosta* присутствует такой же редкий 60-хромосомный бимодальный кариотип, как и у представителей сем. Agavaceae. В криптаффинном переходе *Medeola* – Liliaceae ряд эмбриологических признаков, характерных для сем. Liliaceae, обнаруживается и в роде *Medeola* (Чупов, 1994). В криптаффинном переходе Tofieldiaceae – Alismatidae трехкруговой 9-и тычиночный андроцей является характерной особенностью родов *Pleea* (Tofieldiaceae, Liliaceae) и *Butomus* (Butomaceae, Alismatanae) (Чупов, 2014). Для остальных Liliaceae характерен 3–6 тычиночный 1–2-ух круговой андроцей, у Alismatanae не редок множественный андроцей.

В рассматриваемом криптаффинном переходе *Berberis* – *Mahonia* можно отметить три признака, в развитии которых в разной степени проявляется тенденция к эволюционному предварению.

Во-первых, это внешний вид молодого побега (табл. 1). L. Ahrendt отмечает, что внешний вид молодого побега имеет диагностическое значение. В роде *Mahonia* стебель покрыт чешуйками, сначала зеленый, затем слегка пурпурный и далее коричневатого-серый. «Smoother, dark red stems, such as are familiar in *Berberis*, appear in the few *Mahonia* species of the unusual section *Horridae*; this being one of several characters which place these *Mahonias* nearer to *Berberis* than the others.» (Ahrendt, 1961: 2)

Есть только один признак, четко дифференцирующий роды *Berberis* и *Mahonia*. Им является строение листьев. Виды рода *Mahonia* имеют сложные непарно-перистые листья с 1–20 и более парами боковых листочков. Виды *Berberis* имеют простые листья; по происхождению это, вероятно, верхние непарные листочки редуцированного сложного непарноперистого листа. На это указывает дополнительное сочленение листовой пластинки с черешком (Тахтаджян, Косенко, 1980; Cronquist, 1981). В табл. 1 приводится число пар листочков сложного листа у разных видов этих родов. Как видно, у ряда видов секц. *Horridae* число пар листочков сложного листа снижается до минимального – одной пары. Насколько преобразование боковых ли-

сточков сложного листа в роде *Berberis* может быть связано с тенденцией к их редукции в роде *Mahonia* является интересным морфогенетическим вопросом межродового преобразования.

Может быть, еще одним признаком, эволюционирующим в сторону *Berberis*, у видов *Mahonia* секц. *Horridae* является строение соцветий. Для 87 из 110 видов *Mahonia*, рассмотренных Л. Арендтом, характерно сложное кистевидное соцветие с (2)–3–20 ветвями, у 5 видов – простая кисть, и у 11 видов – метелка. 7 из 9 видов секц. *Horridae* присуще малоцветковое зонтиковидное соцветие, сходное с соцветиями 3-х секций *Berberis*.

Таким образом, можно заключить, что некоторые элементы филогенетического предварения, отмеченного ранее в криптаффинных переходах между семействами и порядками, присутствуют и в межродовом переходе между родами *Berberis* и *Mahonia*, но выражены они менее ярко и определено: окраска молодых побегов и степень покрытия их чешуйками требует специального изучения, редукция боковых листочков сложного листа в секции *Horridae* не завершена и в роде *Berberis* меняет свой характер, зонтиковидное соцветие в роде *Berberis* не установившееся, имеет переходы к кистевидному и, возможно, могло возникнуть независимо от зонтиковидных соцветий видов секц. *Horridae*.

Представление о филогенетическом предварении обычно вызывают возражения у сторонников строгого селекционного адаптогенеза. Так, А.С. Северцов (1981, 2005) отмечает, что филогенетическое предварение может быть объяснено независимым параллельным развитием, основанным на сходном действии отбора на геномы родственных организмов. В случаях, рассматриваемых нами, однако, как мы полагаем, рассматриваются именно последовательно развивающиеся таксоны. Это во-первых. И, во-вторых, большинство из рассмотренных признаков скорее всего не имеют адаптивного значения. Подробный анализ вопросов, связанных с параллелизмами и филогенетическим предварением, можно найти в работе И.Ю. Попова (2005). Для выводов настоящей работы, однако, важно существование самого явления: проявления апоморфного признака в филогенетически связанных таксонах. Время же его появления – одноразово, в предковом таксоне (в данном случае в секц. *Horridae* рода *Mahonia*), или дважды, параллельно, самостоятельно в секц. *Horridae* рода *Mahonia* и самостоятельно в р. *Berberis* – материал для построения последующих рабочих гипотез.

Таким образом, в межродовом переходе *Mahonia* – *Berberis* можно отметить присутствие ряда признаков, характерных для криптаффинных переходов между таксонами более высокого ранга. Среди них наличие криптаффинных таксонов, характерное для криптаффинного перехода соотношение числа таксонов в криптаффинных и не криптаффинных группах, слабо выраженное, но достоверное повышение G+C содержание в ITS1 ярдНК, наличие признаков филогенетического предварения Павлова–Берга. В то же время в межродовом криптаффинном переходе *Mahonia* – *Berberis* отсутствует увеличение основного числа хромосом, но отмечено некоторое увеличение количества ДНК в ядре (пункты 3, 4). Увеличение G+C содержания в ITS2 незначительно и не достоверно (пункт 5).

В целом, эволюционное преобразование между родами *Mahonia* и *Berberis* можно охарактеризовать как не полностью и слабо выраженный криптаффинный переход.

### Систематические отношения между родами *Vancouveria* и *Epimedium*

Виды рода *Vancouveria* первоначально рассматривались в составе рода *Epimedium* (Franchet, 1886; Комаров, 1908). В настоящее время, вслед за рядом старых авторов, большинство исследователей признают самостоятельность этих родов (Bentham, Hooker, 1862; Buhheim, 1964; Hutchinson, 1973; Lokonte, 1993; Whetstone et al., 2004; Takhtajan, 2009). Монограф рассматриваемой группы В. Стерн принимает самостоятельность *Vancouveria* в значительной мере ссылаясь на региональную традицию американских ботаников (Stearn, 1938, 2002).

При общем габитуальном сходстве эти роды имеют действительно значимые различия. Во-первых, это план строения цветков – трехмерный у *Vancouveria* и двумерный у *Epimedium*. Значительно эти роды отличаются строением нектарников. У *Vancouveria* лепестковидные нектарники имеют длинный ноготок и незначительное, не более 1/5 общей длины нектарника собственно мешочковидное нектароносное образование. У видов *Epimedium* ноготок практически отсутствует, и весь нектарник представляет собой более или менее удлинённый шпорец.

Время начала дивергентного развития в этих двух парах родов, определенное молекулярными методами, также примерно одинаково: 7–10 миллионов лет назад (Zang et al., 2007; Wang et al., 2007).



В общем, можно заключить, что различия между *Mahonia* и *Berberis* в одном случае и *Vancouveria* и *Epimedium* в другом, примерно одного, близкого межродового или хорошего подродового уровней.

### Анализ межродового перехода *Vancouveria* – *Epimedium*

Рассмотрим по порядку признаки, характеризующие криптаффинный переход в случае филогенетического взаимоотношения родов *Vancouveria* – *Epimedium*

1. На рис. 2 представлена кладограмма рассматриваемых таксонов, полученная при совместной обработке данных секвенирования ITS 2 ярдНК и *atpB-rbcL* спейсера хлоропластной ДНК (по Zang, 2007). Она согласуется с представлением о монофилии родов *Vancouveria* и *Epimedium*. Но в корнях рода *Epimedium* видно парафилетическое переплетение секций подрода *Epimedium* и подрода *Rhizophyllum*. Однако, никакого указания на существование скрыто-родственных (криптаффинных) таксонов здесь не обнаруживается.

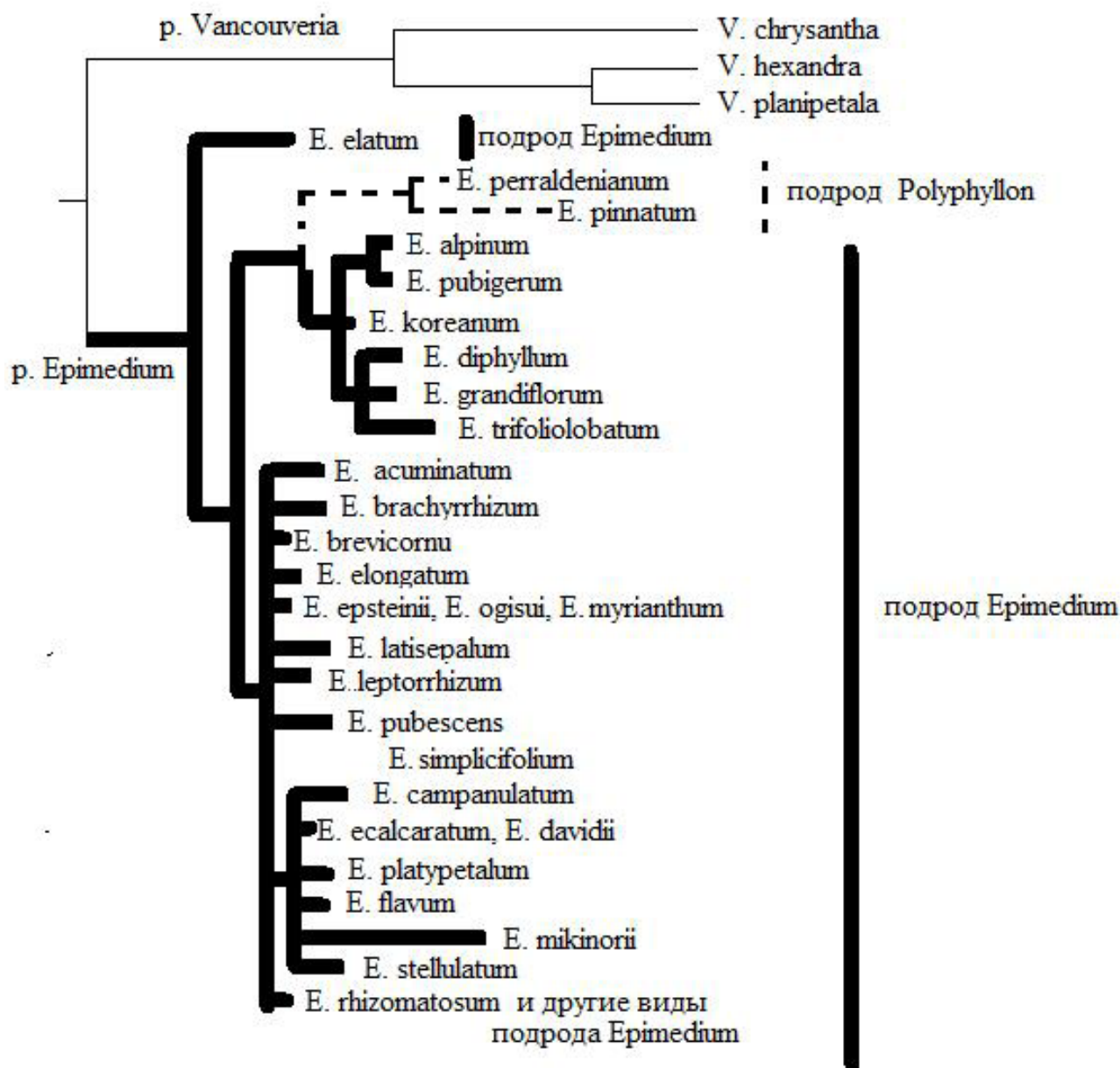


Рис. 2. Филогенетические отношения в родах *Vancouveria* – *Epimedium* (по: Ming-Li Zhang et al. 2007). Жирной непрерывной линией выделен подрод *Epimedium* рода *Epimedium*, полужирной прерывистой – подрод *Polyphyllon*, тонкой непрерывной – род *Vancouveria* и предковая часть филемы. Остальные объяснения в тексте.

2. Поскольку криптаффинные таксоны отсутствуют, то и о их числе вопрос не стоит. Отметим все же монотипность анцестральной для рода *Epimedium* секции *Polyphyllon*.

3–4. Нет здесь и значительных преобразований кариотипа. Для обоих родов характерно  $2n = 2x = 12$ . Отмечены единичные тетраплоиды (*E. yingjiangense*  $2n = 4x = 24$ ). Другие кариологические особенности, отмеченные у отдельных видов, не дают оснований для филогенетических интерпретаций межродовых отношений (Болховских и др., 1969; Takahashi, 1989; Yan-Jun et al., 2008; Sheng et al., 2010). Имеется единственное определение количественного содержания ДНК на ядро для диплоидного вида *E. alpinum*.  $1Cx = 4,1$  pg. (Bennett, Leitch, 2014). Оно значительно выше, чем в исследованных видах *Mahonia* и *Berberis*. За отсутствием достаточного материала для сравнения пока это может быть просто принято к сведению.

5. В табл. 2 приведено G+C содержание в спейсерах ярдНК в родах *Epimedium* и *Vancouveria*. Можно отметить, что так же, как и в случае перехода *Mahonia* – *Berberis*, значимые различия обнаруживаются только в ITS 1. В роде *Epimedium* по сравнению с *Vancouveria* обнаруживается незначительное, около 2,6 %, но достоверное по второму уровню значимости по критерию знаков, более высокое G+C содержание. В ITS 2 изменение, видимо, происходит в том же направлении, но на данном материале оно статистически не достоверно.

6. Явления филогенетического предвращения, отмеченного в районах криптаффинных переходов, в данном случае не наблюдается.

Таблица 2

Процентное G+C содержание в ITS 1 и ITS 2 ярдНК в родах *Vancouveria* и *Epimedium*  
(Ряд видов секвенирован многократно)

Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2	Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2
<i>Vancouveria hexandra</i>	45,7	53,6	<i>E. campanulatum</i>	48,7	54,3
<i>V. hexandra</i>	44,8	53,6	<i>E. elatum</i>	47,4	54,7
<i>V. hexandra</i>	45,7	53,6	<i>E. elatum</i>	47,7	54,7
<i>V. planipetala</i>	45,3	52,0	<i>E. ecalcaratum</i>	48,7	54,3
<i>V. planipetala</i>	46,2	51,8	<i>E. ecalcaratum</i>	48,7	54,3
<i>V. planipetala</i>	45,9	52,7	<i>E. davidii</i>	48,7	54,3
<i>V. chrysantha</i>	46,4	53,4	<i>E. davidii</i>	48,2	54,3
<i>V. chrysantha</i>	45,3	54,1	<i>E. platypetalum</i>	48,7	54,3
<i>V. chrysantha</i>	47,5	56,3	<i>E. platypetalum</i>	48,7	54,3
			<i>E. flavum</i>	48,2	54,7
<i>Epimedium perralderianum</i>	49,1	54,3	<i>E. flavum</i>	48,2	53,9
<i>E. pinnatum</i>	48,7	53,9	<i>E. mikinorii</i>	48,2	54,7
<i>E. alpinum</i>	49,1	54,7	<i>E. mikinorii</i>	48,7	54,7
<i>E. pubigerum</i>	49,1	54,3	<i>E. stellulatum</i>	48,2	54,3
<i>E. pubigerum</i>	49,1	54,3	<i>E. stellulatum</i>	48,7	54,9
<i>E. koreanum</i>	49,1	54,5	<i>E. rhizomatosum</i>	48,4	54,7
<i>E. diphyllum</i>	49,1	55,3	<i>E. rhizomatosum</i>	48,7	54,3
<i>E. grandiflorum</i>	49,1	54,7	<i>E. membranaceum</i>	48,4	54,5
<i>E. trifoliatobinatum</i>	49,1	55,1	<i>E. membranaceum</i>	48,7	54,7
<i>E. acuminatum</i>	48,7	54,3	<i>E. pauciflorum</i>	47,3	54,7
<i>E. brachyrrhizum</i>	49,1	54,7	<i>E. pauciflorum</i>	48,7	54,7
<i>E. brachyrrhizum</i>	48,7	54,7	<i>E. franchetii</i>	48,7	54,7
<i>E. brevicornu</i>	48,7	54,7	<i>E. fargesii</i>	48,7	55,1
<i>E. elongatum</i>	48,7	55,3	<i>E. fargesii</i>	48,7	55,1
<i>E. epsteinii</i>	48,7	55,5	<i>E. sattatum</i>	48,0	55,3
<i>E. myrianthum</i>	48,7	54,7	<i>E. elachyphyllum</i>	48,6	55,1
<i>E. myrianthum</i>	47,8	55,1	<i>E. dolichostemon</i>	47,8	55,1
<i>E. osui</i>	48,7	54,7	<i>E. dolichostemon</i>	47,3	55,1
<i>E. latisepalum</i>	48,7	54,7	<i>E. fani</i>	48,2	54,1
<i>E. leptorrhizum</i>	49,3	54,7	<i>E. fani</i>	48,2	54,3

Окончание таблицы 2

Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2	Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2
<i>E. pubescens</i>	48,7	54,7	<i>E. jianhense</i>	47,3	54,7
<i>E. simplicifolium</i>	48,7	54,7	<i>E. wushanense</i>	47,3	54,3
<i>E. simplicifolium</i>	48,9	54,7	<i>E. wushanense</i>	48,7	55,1
Среднее по р. <i>Vancouveria</i>				<b>45,9</b>	<b>53,5</b>
Среднее по р. <i>Epimedium</i>				48,5	<b>54,6</b>

Примечание: В виду значительных отличий распределений от нормальных, ошибки средних не приводятся.

### Заключение

Из представленных данных видно, что процессы преобразования таксонов при переходе между родами *Mahonia* и *Berberis* во многом напоминают эволюционную ситуацию криптаффинного перехода, описанную ранее у покрытосеменных растений в переходах между семействами, а также таксонами более высокого ранга. Переход между близкими к ним по уровню таксономических различий и времени возникновения родов *Vancouveria* и *Epimedium* признаками криптаффинного перехода не обладает. Единственным сходством в эволюционном процессе в этих группах растений является небольшое, но достоверное изменение G+C содержания в ITS 1 ярдНК. Направление изменения в ITS 2, вероятно, идет в том же направлении, но на имеющемся материале с уверенностью об этом говорить нельзя.

Следует обратить внимание также на явление парафилии, проявляющееся в районах таксономических границ.

Таким образом на примере двух конечных участков филогенетических ветвей в сем. Berberidaceae мы встречаем два разных типа дифференциации таксонов близкого родового (или подродового) уровня. В случае *Mahonia* – *Berberis* можно говорить о достаточно полно выраженном криптаффинном переходе, в случае *Vancouveria* – *Epimedium* следов криптаффинного таксонообразования не обнаруживается. Общим для обоих случаев является незначительное, но, возможно значимое для эволюционных преобразований, изменение G+C содержания в спейсерах рибосомной ядерной ДНК.

Дальнейшие исследования филогенетических отношений низкоранговых таксонов с использованием совмещенных морфолого-молекулярных подходов по модели, использованной выше, могут оказаться полезным для выяснения деталей течения эволюционных процессов на уровне родов и выше и установления естественных, обусловленных специальными таксонообразующими процессами, границ между ними. Видимо, для внутри родового, межвидового уровня надо искать иные участки ДНК, изменения которых могли бы служить свидетельствами протекания процессов таксонообразования. Нельзя исключать и того, что на низком таксономическом уровне действуют иные эволюционные механизмы, отличные от механизмов криптаффинного перехода. В этом отношении чрезвычайно интересны представления о существовании генетического мономорфизма белков на видовом уровне (Алтухов, 2003). В таком случае можно будет действительно говорить о различии процессов микро- и макроэволюции.

Как видно из изложенного, систематика растений в настоящий момент, во-первых, может снова активно включиться в разработку широкой эволюционной тематики и, во-вторых, приступить к разработке новой теории системы растительных организмов, отражающей вновь выявляемые закономерности. К ним относятся анизотомия филогенетического процесса, структурированность филогенетических ветвей, существование «вложенных» фаз развития, наличие криптаффинных таксонов и пр. (Чупов, 2013; Чупов, Мачс, 2013).

Выполнено по теме: Кариологическое и молекулярно-филогенетическое исследование дивергенции таксонов цветковых растений. 2012–2014 гг. № 01201255614.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – 3-е издание. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 432 с
- Ашмарин И.П., Васильев Н.Н., Амбросов В.А. Быстрые методы статистической обработки и планирования экспериментов. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1971. – 79 с.
- Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений. – Л.: Наука, 1969. – 927 с.

- Берг Л.С.** Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. – Петербург: ГИЗ, 1922. – 306 с.
- Комаров В.Л.** Критический обзор видов рода *Epimedium* // Труды Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада, 1908. – Т. 29. – С. 125–151.
- Попов И.Ю.** Ортогенез против дарвинизма: историко-научный анализ концепций направленной эволюции. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. – 207 с.
- Расницын А.П.** Проблема ранга в таксономии // Расницын А.П. Избранные труды. – М.: КМК, 2005. – С. 120–123.
- Северцов А.С.** Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 317 с.
- Северцов А.С.** Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с.
- Тахтаджян А.Л., Косенко В.Н.** Семейство Барбарисовые (Berberidaceae). / Тахтаджян А.Л. (ред.) Жизнь растений. Т. 5 (1). – М.: Просвещение, 1980. – С. 205–208.
- Чунов В.С.** Система и филогения порядков Liliales и Asparagales // Ботан. журн., 1994. – Т. 79, № 3. – С. 1451–1461.
- Чунов В.С.** Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции // Успехи соврем. биологии, 2002. – Т. 122, № 3. – С. 227–238.
- Чунов В.С.** Динамика чисел хромосом вдоль длинной структурированной филогенетической ветви у однодольных покрытосеменных растений: общая схема эволюции кариотипа // Успехи соврем. биологии, 2013. – Т. 133, № 3. – С. 227–253. (Chupov V. S. Dynamics of chromosome number in long structured phylogenetic branch of monocotyledons: a general scheme of karyotyp evolution // Biology Bulletin Reviews, 2013. – Vol. 3, No. 6. – P. 456–480.)
- Чунов В.С.** Происхождение подклассов Alismatidae и Liliidae (Monocotyledones, Angiospermae) с точки зрения концепции криптаффинного перехода // Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). – Ульяновск: УлГПУ, 2014. – С. 162–168.
- Чунов В.С., Мачс Э.М.** Точечные мутационные замены нуклеотидов в ядерной рДНК эволюционно статических групп цветковых растений // Успехи соврем. биологии, 2010. – Т. 130, № 6. – С. 558–575. (Chupov V.S., Machs E.M. Nucleotide substitutions in rDNA of evolutionary static Angiosperm groups // Biology Bulletin Reviews, 2011. – Vol. 1, No. 2. – P. 110–124.)
- Чунов В.С., Мачс Э.М.** Криптаффинный переход в филогении покрытосеменных растений // Бот. журн., 2013. – Т. 98, № 6. – С. 665–689.
- Чунов В.С., Пунина Е.О., Мачс Э.М., Родионов А.В.** Нуклеотидный состав и содержание последовательностей CpG и CpNpG в ITS1, ITS2 и генах 5,8S рРНК представителей филогенетических ветвей Melanthiales–Liliales и Melanthiales–Asparagales (Angiospermae, Monocotyledones) отражают особенности течения эволюционного процесса // Мол. биол., 2007. – Т. 41, № 5. – С. 808–829. (Chupov V.S., Punina E.O., Machs E.M., Rodionov A.V. Nucleotide composition and CpG and CpNpG content of ITS1, ITS2, and the 5.8S rRNA in representatives of the phylogenetic branches Melanthiales–Liliales and Melanthiales–Asparagales (Angiospermae, Monocotyledones) reflect the specifics of their evolution // Molecular Biology, 2007. – Vol. 41, No. 5. – P. 737–755.)
- Шаталкин А.И.** Таксономия. Основания, принципы и правила. – М.: КМК, 2012. – 600 с.
- Ahrendt L.W.A.** *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision // J. Linn. Soc. (Bot.), 1961. – Vol. 57. – P. 1–369.
- Bennett M.D., Leitch I.J.** Plant DNA C-values database (release 6.0, Dec. 2012) [Electronic resource] // Royal botanical garden KEW [Official website]. URL: <http://www.kew.org/cvalues/> (accessed: 12 V 2014)
- Bentham G., Hooker J.** Genera plantarum. – Londini: A. Black, 1862–1883.
- Buchheim G.** Reihe Ranunculales. In: H. Melchior (ed.) A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. – Berlin-Nikolassee: Gebruder Borntraeger, 1964. – S. 137.
- Cronquist A.** An integrated system of classification of flowering plants. – NY: Columbia University, 1981.
- Franchet A.** Sur les especes du genre *Epimedium* // Bull. de la societe botanique de France, 1886. – Vol. 33. – P. 38–116.
- Hutchinson J.** The Families of flowering plants. – Oxford: Clarendon press., 1973. – 968 p.
- IPCN Chromosome reports: [www.tropicos.org/Project/IPCEN](http://www.tropicos.org/Project/IPCEN)
- Kim Y-D., Kim S-H., Landrum L.R.** Taxonomic and phytogeographic implication from ITS phylogeny in *Berberis* (Berberidaceae) // J. Plant Res., 2004 a. – Vol. 117. – P. 175–182.
- Kim Y-D., Kim S-H., Kim S. H., Jansen R.K.** Phylogeny of Berberidaceae based on sequences of the chloroplast gene *ndhF* // Bioch. System. Ecology, 2004 b. – Vol. 32. – P. 291–301.
- Kumazawa M.** *Ranzania japonica*, its morphology, biology and systematic affinities // Jap. J. Bot., 1937. – Vol. 9. – P. 55–70.
- Landrum L.R.** Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina // Ann. Missouri Bot. Garden, 1999. – Vol. 86, No. 4. – P. 793–834.
- Liu J., Chen Z., Lu A.** Molecular evidence for the sister relationships of the eastern Asia–North American intercontinental species pair in the *Podophyllum* group (Berberidaceae) // Bot. Bull. Acad. Sinica, 2002. – Vol. 43. – P. 147–154.
- Loconte H.** Berberidaceae. In Kubitzki K., Rockwer J., Bittrich V. (eds). The families and Genera of vascular plants. Vol. 2. Dicotyledons. – Berlin: Springer Verlag., 1993. – P. 147–152.



**Loconte H., Estes J.** Phylogenetic systematics of Berberidaceae and Ranunculales (Magnoliidae) // Syst. Botany, 1989. – Vol. 14, No. 4. – P. 565–579.

**Pavlov A.P.** Le cretace inferieure de la Russie et sa faune // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 9001. – T. XVI, Livr. 3. – P. 1–87.

**Schneider C.K.** Weitere Beitrage zur Kenntniss der gattung *Berberis* (*Euberberis*) // Bull. Herb. Boissier. – Ser. 2, No. 8. – P. 192–266.

**Sheng M-Y, Ling-Jiao Wang, Xing-Jun Tian** Karyomorphology of eighteen species of genus *Epimedium* (Berberidaceae) and its phylogenetic implications // Genetic Resources and Crop Evolution, 2010. – Vol. 57, No. 8. – P. 1165–1176.

**Stearn. W.T.** *Epimedium* and *Vancouveria* (Berberidaceae). A monograph // Journal of the Lin. Soc. of London, Bot., 1938. – Vol. 51, No. 340. – P. 409–435.

**Stearn. W.T.** *Epimedium* and other herbaceous Berberidaceae. – Kew: The Royal Botanic Gardens, 2002. – 196 p.

**Takahashi C.** Karyomorphological studies on speciation of *Epimedium* and allied *Vancouveria* with special reference to C-bands // Journ. of science Hiroshimu university. Series B. Division 2. – 1989, – Vol. 22. – P. 159–169.

**Takhtajan A.** Flowering plants. – Springer Verlag., 2009. – 871 p.

**Todd J.R., Ranney T.G.** Ploidy levels and genome sizes of *Berberis* L. and *Mahonia* Nutt. species, hybrids, and cultivars // HortScience, 2010. – Vol. 45, No. 7. – P. 1029–1033.

**Wang W., Chen Z-D., Liu Y., Li R-Q., Li J-H.** Phylogenetic and biogeographic diversification of Berberidaceae in the northern hemisphere // Syst. Bot., 2007. – Vol. 32, No. 4. – P. 731–742.

**Whetstone D, Atkinson T, Spaulding D.** Fam. Berberidaceae. In Flora of North America. – Vol. 3. – [www.eFloras.org](http://www.eFloras.org) 2004.

**Yan-Jun Z., Dang H.-S., Meng A.-P., Li J.-Q., Li X.-D** Karyomorphology of *Epimedium* (Berberidaceae) and its phylogenetic implications // Caryologia, 2008. – Vol. 61, – No. 3. – P. 283–293.

**Zang M-L., Unink Ch., Kadereit W.** Phylogeny and biogeography of *Epimedium*–*Vancouveria* (Berberidaceae): Western American – East Asian disjunction // Syst Bot., 2007. – Vol. 32, No. 1. – P. 81–92.

#### SUMMARY

Based on the analysis of nucleotide sequences of ITS1 and ITS2 rDNA we consider evolutionary processes in the areas of fileme *Mahonia* – *Berberis* and *Vancouveria* – *Epimedium*. In the first case there is an adequately identified elements of kriptaffinnic transition. The second caseshows only a slight increase G + C content in ITS1.