

Федеральное государственное автономное образовательное
Учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра геномики и биоинформатики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ И.Е. Ямских
подпись Инициалы, фамилия

« _____ » _____ 20 ____ г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Морфолого-генетический анализ видов рода *Corydalis* DC (Papaveraceae) в
Южной Сибири

Направление подготовки 04.06.01 – Биология

Профиль 06.04.01.06 – Геномика и биоинформатика

Научный
руководитель: _____
подпись, дата

профессор, д.б.н.
должность

Ямских И.Е.
фамилия, инициалы

Студент: _____
подпись, дата

ББ19-06М
номер группы

Рябова К.К.
фамилия, инициалы

Красноярск 2021

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Морфолого-генетический анализ популяций видов рода *Corydalis* DC (Papaveraceae) в Южной Сибири» содержит 58 страниц текстового документа, 12 иллюстраций, 7 таблиц, 3 приложения и 66 использованных источников.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, ISSR-PCR АНАЛИЗ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, *CORYDALIS BRACTEATA*, *CORYDALIS BOMBYLINA*, *CORYDALIS TALPINA*.

Объектом исследования явились 16 популяций *Corydalis bracteata* SENSU LATO.

Цель работы: провести сравнительный морфолого–генетический анализ популяций *Corydalis bracteata* SENSU LATO в Южной Сибири.

В результате работы освоены: метод морфологического анализа; статистический анализ в программе R 3.6.3.; ISSR-PCR метод; программа STRUCTURE 2.3.4., MEGA, и Chromas; освоен метод подбора эволюционной модели замен с помощью программы Partitionfinder-2.1.1., построение филогенетических деревьев при помощи программы iqtree-1.6.12, визуализация деревьев при помощи программы FigTree-1.4.4.

Морфолого-генетический анализ популяций хохлаток показал, что их расхождение происходит в соответствии с местом произрастания и наличием, формой и размерами клубенька в пазухе прикорневого листа. Несмотря на то, что существуют переходные формы либо смешанные популяции, эволюция направлена в сторону деления на подвиды в соответствии с вышеперечисленными признаками: без клубенька – *C.bracteata* (Хохлатка крупноприцветниковая); с небольшим круглым клубеньком – *C. bombylina* Stepanov (Хохлатка шмелиная); с крупным вытянутым клубеньком – *C. talpina* Stepanov (Хохлатка кротовая).

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	2
СОДЕРЖАНИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1. Видовое разнообразие рода <i>Corydalis</i> и проблемы систематики	6
1.2. ISSR-PCR метод генетического анализа популяций	8
1.3. Изучение филогении семейства Papaveraceae	9
ГЛАВА 2. РАЙОНЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	12
2.1. Характеристика района исследования	12
2.2. Методика исследований.....	17
2.2.1 Анализ морфометрических данных	17
2.2.2 Анализ генетических данных	21
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	24
3.1. Морфологический анализ популяций <i>C.bracteata</i> s.l.....	24
3.2. Генетический полиморфизм популяций <i>C. bracteata</i> s.l.	Ошибка!
Закладка не определена.	
3.3. Анализ генетической структуры популяций <i>C. bracteata</i> s.l.	Ошибка!
Закладка не определена.	
3.4. Филогенетический анализ <i>C. bracteata</i> s.l.....	Ошибка! Закладка не определена.
ВЫВОДЫ.....	26
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	27
ПРИЛОЖЕНИЕ	34
Приложение А	35

Приложение Б.....	37
Приложение В	41
Приложение Г.....	44

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших проблем, стоящих перед современной ботаникой, является разработка биологических основ рационального использования природных ресурсов, охрана редких и исчезающих видов растений, увеличение лесных богатств, а так же поддержание устойчивых биоценозов. Однако изученность многих редких видов растений еще недостаточна и не обеспечивает решения задач по их интродукции и охране. Особенно это касается растений–эфимероидов, которые, в силу своей неконкурентоспособности, предпочитают короткий вегетационный период сразу после таяния снега. Примером таких растений в горах Южной Сибири являются представители рода *Corydalis* – Хохлатка.

В настоящее время возникла проблема систематики желтоцветковых хохлаток из рода *Corydalis* – самого большого рода в семействе *Papaveraceae*. На территории Южной Сибири разными авторами выделяются до восьми видов данной группы. Сложность описания морфологических структур данных растений не позволяют должным образом их систематизировать. Однако, использование молекулярных маркеров часто помогает определить уровень филогенетических взаимоотношений между популяциями, видами и более крупными таксономическими группами. Хохлатки обладают ценными декоративными и лекарственными свойствами, что способствует сокращению их разнообразия в природе.

Большинство исследователей считают, что на территории Южной Сибири встречается один вид желтоцветковой хохлатки – *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers. Н.В. Степанов в своей статье (Степанов, 2015) сделал вывод о том, что на данной территории род представлен тремя видами: распространенным южносибирским *Corydalis bracteata* – Хохлатка крупноприцветниковая; сравнительно обычным южносибирским – *Corydalis bombylina* Stepanov – Хохлатка шмелиная; верхнеенисейским эндемичным – *Corydalis talpina* Stepanov – Хохлатка кротовая. В связи с этим возникла

необходимость пересмотра объема рода и выявления таксономически значимых признаков.

Цель работы: провести сравнительный морфолого–генетический анализ популяций *Corydalis bracteata* SENSU LATO в южной части Сибири.

Задачи:

1. Оценить морфологическую структуру популяций *C. bracteata* s.l.;
2. Изучить генетический полиморфизм популяций хохлаток с помощью ISSR-метода;
3. Провести филогенетический анализ видов рода *Corydalis* с использованием молекулярных маркеров ITS и matK.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Видовое разнообразие рода *Corydalis* и проблемы систематики

Род Хохлатка (*Corydalis* DC.) принадлежит к подсемейству Дымянковые (*Fumarioideae* Eaton.) семейства Маковых (*Papaveraceae* Juss.) порядка Лютикоцветных (*Ranunculales* Dumort.) и насчитывает более 500 видов, из которых около 73 видов произрастает на территории бывшего СССР (Флора СССР, 1937).

Хохлатки – медоносные растения, опыляются преимущественно перепончатокрылыми. В клубнях содержатся более 100 химических компонентов, среди которых присутствуют разнообразные изохинолиновые алкалоиды: глауцин, папаверин, морфин и др., что делает их ценными лекарственными растениями, обладающими болеутоляющим, противовоспалительным, антиаритмическим, противоопухолевым, седативным, противосудорожным, антидепрессивным и успокаивающим действием. Кроме того, хохлатки обладают эффектом ингибирования ацетилхолинэстеразы (Tian, 2020).

Точкой глобального разнообразия рода *Corydalis* являются Сино-Тибетские горы. Хохлатки распространены в умеренных регионах Северного полушария, широко представлены на территории Дальнего Востока России, где насчитывается 23 вида из 7 секций. Так же представляют интерес изолированные местонахождения некоторых видов рода в горах Юго-Восточной Африки. В других областях Африки род не найден. В Северной Америке род распространен на западном побережье вплоть до Калифорнии. В Средней и Южной Америке, на Малайском архипелаге, в Австралии и Южной Индии Хохлатки полностью отсутствуют (Попов, 1937; Безделева, 2006; Михайлова, 1982).

Род *Corydalis* подразделяется на секции, в которых виды отличаются по структуре подземных и надземных органов. Разделение на подроды не представляется возможным, так как имеются переходные группы, так же для растений характерна межвидовая гибридизация.

Наиболее полно описано разнообразие рода *Corydalis* в работах F. Fedde (1936), приводящем данные о хохлатках Земного шара; М.Г. Попова (1937) и М.А. Михайловой (1982, 1983), которые рассматривали разнообразие рода в пределах России (Безделева, 2006).

Исходя из географического распространения семейства Papaveraceae (в широком смысле), F. Fedde делает вывод о бореальном характере происхождения семейства. Автор предполагает, что до ледникового периода это семейство распространилось на юг. Наступившее оледенение уничтожило многих представителей семейства Papaveraceae на севере от Пиренеев до Гималаев. По его мнению, особенно разнообразным развитие семейства было в Средиземье, откуда после ледникового периода вновь образовавшиеся формы распространились на север. В Восточной Азии, в связи с незначительными изменениями климата, миграции не происходило, а шло непрерывное развитие рода, которое в Юго–Восточной Азии до сих пор не закончено. F. Fedde указывает на то, что в семействе Papaveraceae и в настоящее время проявляется большая склонность к видообразованию и бывает трудно отличить один вид от другого. В роде *Corydalis* отмеченное явление особенно проявляется в Китае и граничащих с ним областях Северо–Западной Индии, а также в Гималаях. Интенсивные процессы видообразования наблюдаются в секции *Pes-gallinaceus* (Попов, 1937).

Во «Флора Сибири» (1994) приводят, помимо *Corydalis bracteata*, желтоцветковые *Corydalis capnoides*, *Corydalis impatiens*, *Corydalis nobilis*, и *Corydalis sibirica*. С.Ф. Ledebour в 1842 г. описывает еще один эндемичный вид *Corydalis gracilis* Ledeb. с севера Красноярского края. В большинстве современных отечественных флористических работ этот таксон оказался забытым и не приводился даже в синонимах *Corydalis bracteata*. Лишь в 2008 году М.А. Михайлова вновь обосновывает видовой статус этого забытого сибирского таксона (Степанов, 2004).

F. Fedde считал строение пестика и плода систематически важными признаками. М.Г. Попов акцентировал внимание на вегетативных признаках и

меньше на генеративных. За основу образования секций брал представление о жизненной форме хохлаток. М.А. Михайлова не делит род на подроды. Ею проведена ревизия секции *Calocarpnos* Spach., на гетерогенность и на необходимость расчленения которой указывал еще М.Г. Попов. М.А. Михайлова распределила хохлатки этой группы в 4 секции, одна из которых *Bilobatae* Mikhailova – описана ею впервые. Для разграничения близкородственных видов использовались данные палинологии, применявшиеся впервые для этого рода растений (Михайлова, 1982).

В Западном Саяне представлены своеобразные расы, имеющие таксономически значимые признаки, экологическую приуроченность. Изучая желтоцветковые хохлатки секции *Corydalis*, Н.В. Степанов (2015) сделал вывод о том, что на территории Красноярского края род представлен четырьмя желтоцветковыми видами: широко распространенным монгольско–южносибирским *Corydalis bracteata*, нижеенисейским эндемичным – *Corydalis gracilis*, сравнительно обычным южносибирским – *Corydalis bombylina*, верхнеенисейским эндемичным – *Corydalis talpina*.

1.2. ISSR-PCR метод генетического анализа популяций

Успешность решения задач общей и частной популяционной генетики многих видов зависит от изученности различных элементов генома и их полиморфизма (Харченко, 2006). Для этих целей широко используются микросателлитные и межмикросателлитные или ISSR-маркеры – Inter Simple Sequence Repeats (Zietkiewicz, 1994). В качестве праймеров для ISSR-анализа полиморфизма ДНК в ПЦР используют короткие ди- и тринуклеотидные микросателлитные повторы. Такие праймеры позволяют амплифицировать фрагменты ДНК, которые находятся между двумя достаточно близко расположенными инвертированными микросателлитами (как правило, это уникальная ДНК). В результате амплифицируется большое число фрагментов, представленных на электрофореграмме дискретными полосами (ISSR-фингерпринтинг). Полученные паттерны ПЦР-продуктов видоспецифичны. В

геномах растений количество микросателлитных повторов очень велико, что делает этот метод удобным для генетического анализа.

Микросателлитные последовательности окружают многие гены и могут быть использованы как якорные последовательности к этим генам, ISSR-маркирование не требует предварительного знания нуклеотидной последовательности исследуемой ДНК (Календарь, 2002). Первый метод на основе ISSR-ПЦР был разработан в 1996 году (Fisher et al., 1996).

При ISSR – анализе используется один или несколько праймеров длиной 15-24 нуклеотида. Праймеры комплементарны повторяющимся участкам генома. Микросателлитная ДНК состоит из коротких тандемных повторов длиной от 1 до 6 пар оснований. Эти молекулярные маркеры используются в определении родства, принадлежности к конкретной популяции. Полученные ПЦР-продукты относятся к маркерам доминантного типа наследования, полиморфизм которых тестируется по наличию/отсутствию полосы на электрофореграмме (Новиков, 2011).

Данный метод сравнительно быстрый и дешевый, обеспечивает относительно высокую точность и улучшенную воспроизводимость, по сравнению с RAPD методом в связи с большей длиной праймера и более высокой температурой отжига. Но для ISSR-маркеров локализация в геноме продуктов амплификации, так же, как и функция, остаются неизвестными, что является существенным недостатком этого метода (Кутлунина, 2017).

1.3. Изучение филогении семейства Paraveraceae

В настоящее время существует ряд исследований, в которых разработаны методики успешной идентификации видов семейства Paraveraceae. В первую очередь это – ДНК-штрихкодирование (*DNA barcoding*). Данная методика использует несколько относительно коротких участков ДНК для определения гипотетической модели филогенеза.

Так, авторы исследования о потенциальных участках ДНК, пригодных для ДНК-штрихкодирования семейства Paraveraceae, используя пять ядерных и хлоропластных участков ДНК, определили последовательности-кандидаты для

образцов семейства *Paraveraceae*. Для идентификации видов были проверены пять потенциальных последовательностей: ITS, *matK*, *psbA-trnH*, *rbcL*, *trnL-trnF*. Для сравнения из Genbank были загружены 69 последовательностей: 21 – ITS, 10 последовательностей *matK*, 8 последовательностей *psbA-trnH*, 14 последовательностей *rbcL* и 16 последовательностей *trnL-trnF*. Построение филогенетических деревьев производили методами присоединения ближайшего соседа (NJ) и невзвешенного попарного среднего (UPMGA). Последовательность *trnL-trnF* показала наилучшую способность дифференцировать виды, ее можно рассматривать как новый штрих-код ДНК в роде *Paraveraceae*, другие четыре последовательности могут быть использованы совместно (Zhang et al., 2015).

Авторы исследования филогении трибы *Fumarieae* (*Paraveraceae* s.l.) провели анализ с использованием четырех участков хлоропластной ДНК (интрон *rps16*, интрон *trnG*, интрон *trnL* и межгенный спейсер *trnL-trnF* и ядерной рибосомальной ДНК (внутренняя транскрибируемая спейсерная область ITS-1, 5.8S, ITS-2). Филогенетический анализ проводился с использованием двух критериев оптимальности: максимальной экономии (MP), и байесовского подхода с использованием MrBayes версии 3.1.2, которые показали согласованные результаты. В результате образцы *Fumarieae* образуют три клады, которые согласуются с тремя подтрибами, сформированными на основе морфологических признаков (Perez- Gutierrez et al., 2012).

Выбор молекулярных маркеров не ограничен вышеперчисленными. Так для изучения внутривидового разнообразия и генетической структуры популяций в исследовании молекулярной филогеографии и эволюции эндемичного вида *Corydalis hendersonii* используют четыре фрагмента пластидной ДНК (*trnS - trnG*, *trnT- trnL*, *atpH- atpI* и *psbE - petL*) и один ядерный рибосомальный ITS. Наиболее информативной последовательностью оказалась ITS (Li Q et al., 2020).

Начало использования генетических маркеров в исследовании рода *Corydalis* было положено в 1994 году. Гипотетическая модель филогении

также была создана из последовательностей спейсерных областей ядерной рибосомной ДНК – ITS-регион (Lidén et al., 1994).

Чтобы изучить возможность использования ДНК-штрихкодирования для определения видов рода *Corydalis*, авторы недавних исследований филогении рода выбрали 14 близкородственных видов и пять областей генома (*matK*, *trnG*, *rbcL*, *psbA-trnH* и ITS). Результаты исследования напротив показали, что область ITS не подходит для молекулярного анализа из-за ее гетерогенной природы у выбранных видов рода *Corydalis*. Напротив, *matK* был идеальным регионом для идентификации видов. При комбинировании этого участка с остальными пластидными последовательностями все виды были успешно идентифицированы (Jiang, 2018).

Непосредственно на образцах рода *Corydalis* другие авторы (Ren FM et al., 2019) исследовали пять ядерных и хлоропластных участков ДНК (ITS, ITS2, *matK*, *rbcL* и *psbA-trnH*). Их совместное включение в анализ увеличивает разрешающую способность ветвей при построении филогенетического древа. Так же определили наилучшее сочетание ДНК-маркеров для изучения *Corydalis* – внутренний транскрибируемый спейсер рибосомальных генов ядерной ДНК ITS и ген, кодирующий белок матуразу К – *matK*. Высокая поддержка ветвей наблюдалась при использовании таких аналитических методов разделения как BLAST, K2P-distance и метод присоединения ближайшего соседа (NJ) (Ren FM et al., 2019).

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика района исследования

Исследования проводились в пределах Красноярской лесостепи (Емельяновский район), северо–западной части Восточного Саяна (Березовский район), северо–восточной части Западного Саяна (Ермаковский и Шушенский районы) и восточных отрогах Кузнецкого Алатау (Ширинский район) (рис.1).

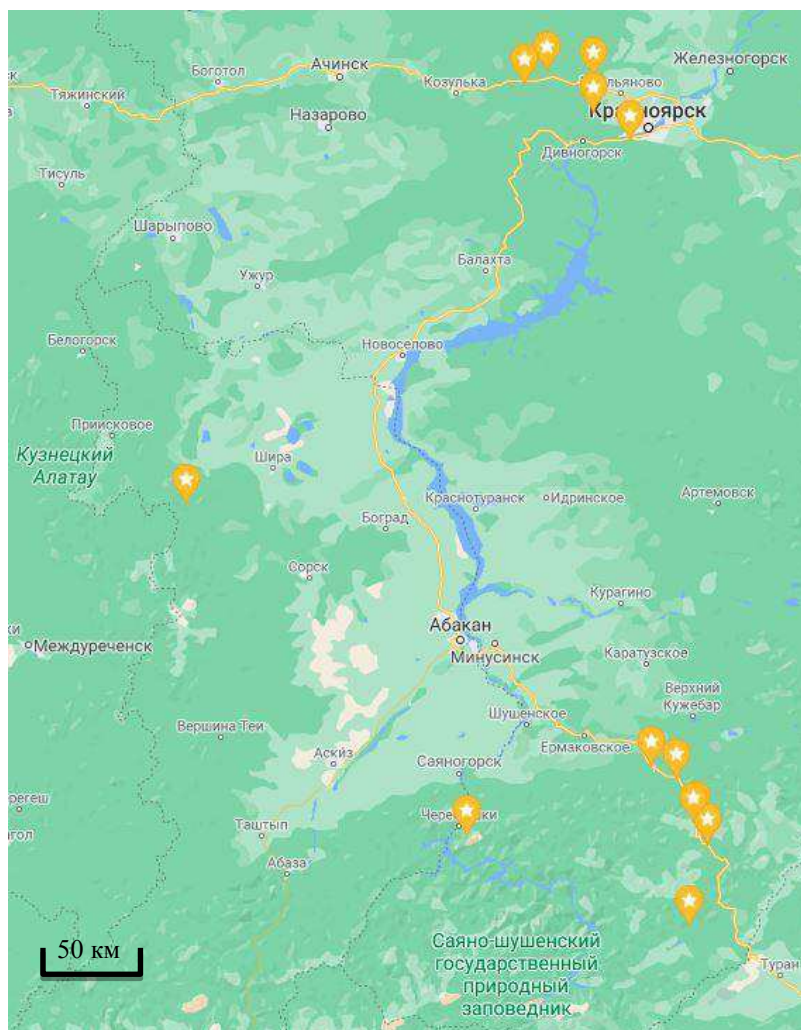


Рисунок 1 – Расположение исследуемых популяций *Corydalis bracteata*

Город Красноярск расположен на обоих берегах Енисея на стыке Западносибирской равнины, Среднесибирского плоскогорья и Саянских гор, в котловине, образованной самыми северными отрогами Восточного Саяна.

В геологическом строении территории принимают участие докембрийские (Торгашинский хребет, Куйсумские горы), палеозойские (левобережье Енисея, долина р.Качи), мезозойские (гора Бадалык) и кайнозойские (надпойменные террасы) образования. Основными слагающими

породами являются базальты, порфириды, известняки, мергели, сиениты, светло–серые породы с включением халцедона, бурые угли, лессовидные карбонатные глины и суглинки, и широко распространённые красноцветные элювиально–делювиальные отложения (конгломераты, песчаники, алевролиты, аргиллиты), давшие городу собственное имя (Брицына и др., 1962; Орловский, 1971; Королёва, 2003).

Средняя годовая температура воздуха в г. Красноярске положительная и составляет 0,5–0,6° С. Годовое количество осадков колеблется от 338 до 380 мм при довольно резкой разнице в распределении их между основными сезонами. Для зимнего периода наиболее характерно устойчивое антициклональное состояние атмосферы с низкими температурами, малым количеством осадков, значительной влажностью воздуха, особенно в долине р. Енисея, и безветрием. Наиболее холодным месяцем является январь. Атмосферные процессы в это время регулируются азиатским антициклоном, вторжениями холодного арктического воздуха, а также воздухом, периодически приходящих циклонов западного переноса. В теплое время года с господствующим западным переносом воздушных масс наблюдается повышение влажности, облачности, осадков, особенно обильных во второй половине лета. Наиболее тёплым месяцем является июль. Абсолютный максимум составляет +41°С, абсолютный минимум – -47 °С (Антипова, 2016).

Максимальная глубина промерзания почвы за зимний период составляет 2–2,5 м (Климат..., 1982). Продолжительность активного вегетационного периода – 148–155 дней.

Своеобразие природных условий обусловило формирование здесь серых лесных почв (39,0%) с близким представительством подтипов тёмно–серых и серых и в два раза меньшим количеством светло–серых почв, чернозёмов (35,6%). Среди них так же широко распространены выщелоченные (21,6%), обыкновенные (11,0%) и дерново–подзолистые (10,8%). В основном супесчаные почвы расположены под сосняками паркового типа, болотных (5,1%), луговых и лугово–чернозёмных (5,0%), пойменных (3,9%) и

малоразвитых (0,6%) почв (Брицына и др., 1962; Сёмина, 1962; Кириллов, 1963, 1988; Крупкин, 2002).

Характер растительного покрова г. Красноярска обусловлен местонахождением его территории близ границы лесостепной и таёжной природных зон и антропогенным воздействием. Также, основным фактором, обуславливающим развитие различных типов растительности, является климат, в особенности количественные показатели тепла и влаги. Мощным трансформатором всех климатических факторов выступает рельеф, он определяет размещение растительных сообществ. Существенный отпечаток на закономерности распределения растительности накладывает химический состав почвообразующих пород (Шумилова, 1962).

Наибольшим распространением характеризуются светлохвойные и мелколиственные леса. Формации светлохвойных лесов образует *Pinus sylvestris*. Сосновых лесов, образующих чистые однопородные древостои сохранилось мало.

Западный Саян – горная система, расположенная в пределах Южной Сибири, на юге Красноярского края и севере Тувы. Ограничивается с запада Шапшальским хребтом Восточного Алтая и Абаканским хребтом Кузнецкого Алатау. Западный Саян тянется в широтном направлении полосой, постепенно сужающейся с 200 до 80 км, от верховьев реки Абакан до стыка с хребтами Восточного Саяна в верховьях рек Кызыр, Уда и Кизи–Хем (Енисейский энциклопедический словарь, 1998).

В геоморфологическом отношении Западный Саян в недалеком прошлом (конец палеогена) представлял сравнительно ровную поверхность, на которой в отдельных местах поднимались останцевые массивы мягких очертаний и хребты 200–1000м. Во вторую половину третичного периода (Ефимцев, 1961) в связи с альпийской складчатостью произошло мощное эпейрогеническое поднятие Западного Саяна, поднявшее его осевые части, которые затухают к северу и югу (Красноборов, 1976). Западный Саян сложен породами протерозоя, кембрия, ордовика, силура, девона и нижнекаменноугольными.

Климат резко континентальный, с продолжительной и холодной зимой. Средняя температура января от -20 до -25°C (в горах) до -30°C (в межгорных котловинах). Средняя температура июля от $+10-12^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ соответственно. Зима в горах теплее, чем в котловинах, так как возникают температурные инверсии, когда холодный воздух опускается с гор в котловины, создавая застойные области с повышенным давлением. Иногда разница температуры в горах и на низинах достигает 20°C . Осадки выпадают главным образом летом. Количество их сильно изменяется в зависимости от высоты местности и ориентации склонов (Поликарпов, 1986).

Сложный расчлененный рельеф создает местные климатические различия: склоны северной экспозиции более затенены и увлажнены, меньше инсолируются, здесь медленнее тает снег, начало вегетации растений, по сравнению с южными склонами, заметно запаздывает, днища узких и глубоких речных долин отличаются более континентальным климатом, чем прилегающие склоны.

Почвенный покров Западного Саяна и, в частности, его высокогорий благодаря работам Б.Ф. Петрова (1952), В.А. Носина (1963), М.П. Смирнова (1975) относительно изучен. Значительные территории высокогорий заняты каменными или щебнистыми осыпями гранитов, песчаников, сланцев, серпентинитов с отсутствующим или зачаточным процессом почвообразования на них. На территориях с сомкнутыми растительными сообществами (луга, тундры) развиваются горно-луговые и горно-тундровые почвы (Красноборов, 1976).

На всем протяжении Западный Саян поднимается далеко за пределы вертикального распределения древесной растительности. В распределении растительного покрова хорошо выражена высотная поясность, представленная степным, лесостепным, подтаежным, черневым, таежным, субальпийским и альпийским поясами (Назимова, 1981). Территория характеризуется большим количеством видов пищевых растений, кормовых, лекарственных, имеющих промышленное и декоративное значение.

Кузнецкий Алатау – это низко–средневысокое нагорье, расположенное в Саяно–Алтайской горной области, в южной части Западной Сибири. Протяженность его территории составляет 300 километров с юга на север, ширина – до 150 километров, наивысшая точка – плато Старая Крепость – 2211 метров над уровнем моря.

Это нагорье состоит из нескольких хребтов, которые отделяются друг от друга речными долинами. Кузнецкий Алатау разделяет реки Чулым и Томь. На западе его ограничивает Кузнецкая котловина, а на востоке – Минусинская. В южной части нагорье граничит с Абаканским хребтом Западного Саяна, а на севере четкая граница не прослеживается. В состав Алатау входит горный хребет Поднебесные Зубья.

Благодаря инверсионным процессам в пределах горных систем повышаются температуры воздуха зимой и удлиняется безморозный период в предгорьях, а лето прохладнее, чем в прилегающих равнинах. Это подтверждается наличием многолетних снежников, более ранним установлением снежного покрова и более поздним его таянием в Кузнецком Алатау.

Общей характерной чертой климата Кемеровской области является его континентальность, то есть резкие колебания температуры воздуха по временам года, в течение месяца и даже суток. Наиболее характерны такие колебания для лесостепи и тайги, несколько меньше они в горах. Так, среднегодовая температура воздуха колеблется от — 1,4°С до +1,0°С.

По главному хребту и западным склонам Кузнецкого Алатау атмосферных осадков выпадает за год больше 1000 мм, а на высоких участках гор – даже до 1800 мм. Это один из самых увлажненных районов Сибири. В южной лесостепи осадков выпадает около 350 мм, а на восточных склонах Кузнецкого Алатау и того меньше. Среднегодовое количество осадков на Кузнецкой котловине составляет 400–500 мм.

В лесном поясе господствует островершинная пихта сибирская, ей сопутствует кедр сибирский, а по долинам рек — ель сибирская. Встречается

здесь и черневая тайга, состоящая из пихты и осины. Альпийский и субальпийский пояса отличаются березовым криволесьем и «юбочными» пихтачами. Выше 1800–2000 м – субальпийские луга, кустарниковые, мохово–лишайниковые и каменистые горные тундры (Сидельников, 1979).

2.2 Методика исследований

2.2.1 Анализ морфометрических данных

Объектами исследований являлись шестнадцать популяции *C. bracteata* s.l. Сбор растительного материала проводился в мае–июне 2016 – 2019 годов в пределах Красноярской лесостепи (Емельяновский район), северо–западной части Восточного Саяна (Березовский район), северо–восточной части Западного Саяна (Ермаковский и Шушенский район) Красноярского края и в восточных отрогах Кузнецкого Алатау (Ширинский район, республика Хакасия) (табл.1).

Таблица 1 – Характеристика местообитаний *Corydalis bracteata* s.l.

Популяция	Название сообщества, местоположение
Красноярская лесостепь (Емельяновский район)	
Сб–1	Смешанный лес березово–еловый с примесью сосны разнотравно – осочковый (окр. Щербзавода)
Сб–2	Сосново – березовый лес равнотравный (окр. с.Арейское)
Сб–3	Смешанный сосново – елово – березовый лес осочково – разнотравный (окр. д.Крутая)
Сб–4	Пихтарник с примесью березы и осины разнотравно – папоротниковый (окр. с. Зелеево)
Восточный Саян (Березовский район)	
Сб–5	Осиново – березовый лес высокотравный (г.Красноярск, пойма руч. Лалетина)
Западный Саян (Ермаковский район)	
Сб–6	Пойменный ивняк высокотравный (Червизюльский тракт, долина р. Б.Кебеж)
Сб–7	Ивняк папоротнико – широкоотравный (пойма Алеева ключа)
Сб–8	Черневой осинник, папоротниково – высокотравно – разнотравный (окр. пос. Танзыбей, хр. Веховой)
Сб–9	Субальпийское пихтовое редколесье (смотровая площадка природного парка «Ергаки»)
Сб–10	Субальпийский луг высокотравный (природный парк «Ергаки»,

	Цирковое озеро)
Сб-11	Кедрово – еловое редколесье (природный парк «Ергаки», долина руч. Горный)
Сб-12	Кедрово – еловое редколесье разнотравно – зеленомошное (природный парк «Ергаки», пойма руч. Тушканчик)
Сб-13	Пихтово–кедрово–еловое редколесье (природный парк «Ергаки», тропа на г. Тушканчик)
Сб-15	Березово-лиственничный лес разнотравно-осочковый (кордон Таловка парка «Ергаки»)
Западный Саян (Шушенский район)	
Сб-14	Кедрово–пихтово–еловый лес разнотравно–папоротниковый (Национальный парк «Шушенский бор», экотропа на г. Борус)
Кузнецкий Алатау (Ширинский район)	
Сб-16	Смешанный березово–лиственнично–еловый лес разнотравно–осочковый (окр. пос. Коммунар)

Измерение параметров органов для оценки внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости проводилось на 30 генеративных особях. Для репрезентативности выборки использовался метод случайного отбора, при использовании которого все цветущие особи имели равные шансы попасть в выборку. По выбранной наугад линии, не повторяющей каких-либо определенных условий, отбиралось каждое пятое растение. Измерены такие параметры как: x_1 – длина цветоноса; x_2 – длина стебля; x_3 – длина стебля от цветоноса до нижнего листа; x_4 – количество прицветников; x_5 – длина нижнего прицветника; x_6 – ширина нижнего прицветника; x_7 – количество зубчиков нижнего прицветника; x_8 – глубина расчленения нижнего прицветника; x_9 – длина прикорневой чешуи; x_{10} – длина листовой пластинки среднего листочка нижнего листа; x_{11} – длина цветоножки нижнего цветка; x_{12} – длина отгиба венчика; x_{13} – длина шпорца венчика; x_{14} – длина клубенька в пазухе прикорневого листа; x_{15} – ширина клубенька в пазухе прикорневого листа; x_{16} – длина растения; x_{17} – отношение длины цветоноса к длине стебля; x_{18} – форма нижнего прицветника (отношение длины к ширине); x_{19} – площадь нижнего прицветника (произведение длины и ширины); x_{20} – степень расчленения нижнего прицветника (отношение глубины расчленения прицветника к его длине); x_{21} – длина венчика нижнего цветка; x_{22} –

отношение длины отгиба цветка к длине шпорца; x_{23} – размер клубенька в пазухе прикорневой чешуи (произведение длины и диаметра); x_{24} – расположение нижнего листа на стебле (x_4/x_2).

Измерения клубенька, находящегося в пазухе чешуевидного листа, проводились на свежесобранных экземплярах. При высушивании их размеры уменьшились на 20–30%. В том случае, если эти признаки станут весомыми при определении растения, нужно делать на это поправку.

При математической обработке данных использовались статистические методы (Шмидт, 1984). Для каждого параметра определялись среднее арифметическое значение (M), ошибка репрезентативности среднего (m_M), среднее квадратичное отклонение (σ^2), коэффициент вариации (Cv).

Распределение считаем нормальным, так как показатели асимметрии и эксцесса более чем в 3 раза не превышают свои ошибки. Это свидетельствует о несущественном отклонении от нормального распределения признаков. Коэффициент вариации используется в качестве меры внутривидовой изменчивости, а его оценка проводится с помощью эмпирической шкалы уровней изменчивости С.А. Мамаева (1972), имеющей следующие градации: $Cv < 7\%$ – очень низкий уровень изменчивости; 8–12% – низкий уровень изменчивости; 13–20% – средний уровень; 21–40% – высокий уровень; $Cv > 40\%$ – очень высокий уровень изменчивости.

Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков вида использовался однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p \leq 0,05$. В случае отсутствия клубенька в пазухе прикорневого листа для признаков x_{18} – длина клубенька в пазухе прикорневого листа и x_{19} – ширина клубенька в пазухе прикорневого листа были установлены значения 0,1, а для признака x_{30} – размер клубенька в пазухе прикорневой чешуи (произведение длины и диаметра) – 0,01. Таким образом, при вычислении среднего арифметического значения (M), ошибки репрезентативности среднего (m_M), среднего квадратического отклонения (σ^2) и коэффициента вариации

(Cv) эти значения (0,1 и 0,01) были удалены у выше приведенных признаков для более точного определения статистических параметров.

Для выявления различий популяций и нахождения таксономически значимых признаков хохлаток использовался метод главных компонент (Principal Components Analysis, PCA). Этот метод эффективно сводит множество коэффициентов корреляции к небольшому числу внутренних функциональных единиц – факторов. Значимыми, как правило, являются первые 2–4 фактора, собственные значения которых превышают 1, согласно критерию Кайзера (Kaiser, 1960), совместный вклад в общую дисперсию – более 80%. Перед использованием методов многомерной статистики данные стандартизировались (из значений каждого признака вычиталось его среднее арифметическое, и полученное число делилось на стандартное отклонение). Эта процедура необходима для того, чтобы размерность данных и их вариабельность не влияла на результаты анализа.

Анализ сходства популяций по морфологическим признакам проводился с использованием алгоритма иерархической кластеризации, реализованном в пакете “pvclust” для R, с последующим построением дендрограммы (Suzuki, 2006). Для определения стабильности полученных данных производилось вычисление бутстреп-поддержки ветвей дендрограммы методом multiscale bootstrap (Shimodaira, 2002). Этот вариант определения бутстреп-поддержки не только многократно создает бутстреп-выборку и оценивает для них вероятность получения топологий (BP p-value), но и формирует эти выборки с разным числом объектов. По изменению BP при разных объемах выборки можно вычислить AU (approximately unbiased p-value). В обработке применялся метод Уорда, который используется при работе с группами сходных размеров, эффективно выделяет структуру, «скрытую» случайной изменчивостью признаков и позволяет получить компактные, хорошо выраженные кластеры (Ward, 1963). В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

2.2.2 Анализ генетических данных

Для проведения исследований были собраны вегетативные органы 10 образцов растений из каждой популяции *C. bracteata* расположенных на расстоянии не менее 10 метров. Выделение ДНК из высушенного растительного материала проводилось с помощью набора Diamond DNA™ (Барнаул).

С целью подбора наиболее информативных праймеров для проведения ISSR-PCR анализа проводилась первичная амплификация нескольких образцов со следующими праймерами (ЗАО «Евроген», Москва): 844В, 17898В, 17899В, НВ8, НВ9, НВ10, НВ11, НВ12, НВ13, НВ14. В дальнейший анализ были включены праймеры с максимальным уровнем полиморфизма.

Амплификацию проводили в 20 мкл реакционной смеси, включающей: 10 мкл готовой PCR-смеси (ООО «Биолабмикс», Новосибирск), 6 мкл воды, 2 мкл ДНК и 2 мкл праймера. Программа амплификации: 95°C (5 мин) – денатурация белка для активации полимеразы; 13 циклов: 95°C (20 с) – денатурация ДНК, 55°C (45 с, понижение температуры на 0,7 °C в каждом последующем цикле) – присоединение праймера, 72°C (90 с) – элонгация цепи; 25 циклов: 95°C (20 с) – денатурация ДНК, 44°C (30 с) – присоединение праймера, 72°C (90 с) – элонгация цепи; 72°C (7 мин) – достройка всех цепей.

Разделение продуктов амплификации производилось в окрашенном бромистым этидием 1,6% агарозном геле, в горизонтальной электрофорезной камере Bio-Rad Sub-cell GT при 80V. Результаты электрофорезного разделения амплифицированных фрагментов фиксировали в проходящем УФ-свете в системе гель-документации Gel Doc XR (Bio-Rad, USA). Для определения длины амплифицированных фрагментов использовали ДНК-маркеры (ООО «Биолабмикс», Новосибирск).

С помощью программы Quantity One 1-D Analysis Software на электрофорреграмме для каждого образца были отмечены бенды и составлена матрица наличия или отсутствия фрагментов ДНК одной длины. Полученную бинарную матрицу анализировали с помощью программ (TFPGA version 1.3 и

Popgene version1.32). Для оценки уровня генетического разнообразия были рассчитаны такие параметры как: процент полиморфизма, коэффициент подразделенности популяции (G_{st}), показатели внутривидового генетического разнообразия – генное разнообразие Нея (H_e) и индекс Шеннона (I_o).

Для оценки генетической структуры популяций на основе данных ISSR-PCR анализа был использован байесовский подход (MCMC: Марковская цепь Монте-Карло), реализованный в программном обеспечении STRUCTURE версии 2.3.4. (Hubisz et al., 2009). STRUCTURE обнаруживает основную генетическую популяцию среди набора особей, генотипированных по нескольким маркерам, и вычисляет долю генома индивидуума, происходящую из каждой выводимой популяции (метод количественной кластеризации).

Для большинства параметров мы установили значения по умолчанию, как это рекомендовано в руководстве пользователя (Pritchard and Wen, 2004). Использовалось длительное выгорание (Burn-In) 20 000 и MCMC 50 000 циклов. При проведении нескольких прогонов результаты были равнозначными, что говорит о стабильности результатов. Наиболее вероятное количество кластеров оценивалось с помощью оригинального метода (Pritchard et al., 2000) и статистики ΔK , приведенной в (Evanno et al., 2005). Количество возможных кластеров (K) проверялось от 1 до 15. Для визуализации результатов была использована веб-программа STRUCTURE Harvester (Earl DA et al., 2012).

Для проведения филогенетического анализа были секвенированы: ядерный ITS-регион (ITS) и хлоропластный участок гена матуразы K ($matK$). Амплификацию проводили в 50 мкл реакционной смеси, включающей: 25 мкл готовой PCR-смеси (ООО «Биолабмикс», Новосибирск), 21 мкл воды, 2 мкл ДНК и по 1 мкл каждого праймера. Программа амплификации: 95°C (3 мин) – денатурация белка для активации полимеразы; 35 циклов: 94°C (20 с) – денатурация ДНК, 53°C (30 с) – присоединение праймера, 72°C (30 с) – элонгация цепи; 72°C (5 мин) – достройка всех цепей.

Выравнивание образцов, референсных последовательностей и аутгрупп проводили в программе MEGAX (Tamura, 2007) при помощи алгоритма ClustalW (Thompson, 2003). Подбор эволюционной модели замен был осуществлен с помощью программы Partitionfinder-2.1.1. (Lanfear, 2017). Для выбора модели использовался Байесовский информационный критерий (Bayesian information criterion — BIC) предложен Шварцем в 1978 году, часто он называется также критерием Шварца (Schwarz criterion — SC) (Schwarz, 1978). Построение филогенетического дерева было осуществлено при помощи программы iqtree-1.6.12 (Minh, 2019). Вычисление бутстреп-поддержки ветвей дендрограммы производилось в 1000 повторностях. Визуализация дерева была осуществлена при помощи программы FigTree-1.4.4 (Rambaut, 2018).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Морфологический анализ популяций *C.bracteata* s.l.

В результате изучения морфологической изменчивости *Corydalis bracteata* s.l. выявлено, что большинство морфометрических признаков характеризуются средним и высоким уровнями изменчивости, согласно шкале С.А. Мамаева (Приложение А). Сюда можно отнести следующие признаки: длина стебля (x2, коэффициент вариации изменяется в пределах от 12,2% до 25,62%); длина стебля от цветоноса до нижнего листа (x3, Cv 14,46–47,56%); длина нижнего прицветника (x5, Cv 12,27–28,93%); ширина нижнего прицветника (x6, Cv 15,78–32,32%); количество зубчиков нижнего прицветника (x7, Cv 8,93–27,26%); длина прикорневой чешуи (x9, Cv 14,83–25,41%); длина листовой пластинки среднего листочка нижнего листа (x10, Cv 14,83–35,19%); длина цветоножки нижнего цветка (x11, Cv 19,01–32,59%); высота растения (x16, Cv 13,86–33,68%); форма нижнего прицветника (x18, Cv 14,58–26,91%); степень расчленения нижнего прицветника (x20, Cv 13,93–44,78); расположение нижнего листа на стебле (x24, Cv 13,11–36,61%) (рис. 2).

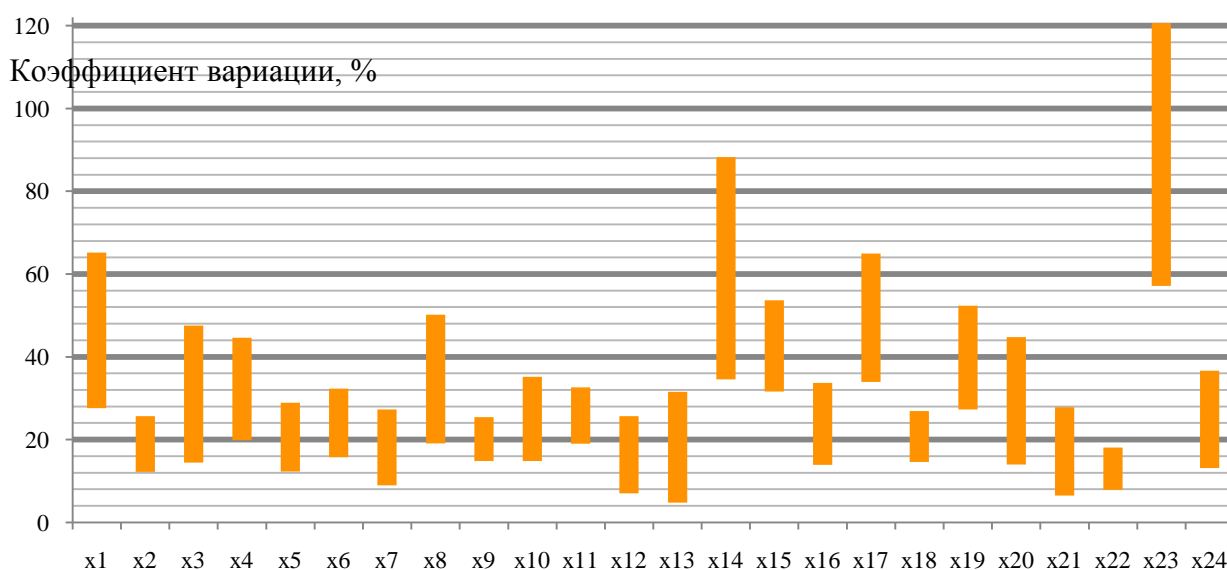


Рисунок 2 – Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Corydalis bracteata*

Наибольшей вариабельностью обладают признаки длины цветоноса (x1, Cv 27,56–65,15%); количество прицветников (x4, Cv 19,84–44,6%); глубина расчленения нижнего прицветника (x8, Cv 19,06–50,17%); длина клубенька в

Изъято 15 страниц

.

ВЫВОДЫ

1. Популяции желтоцветковой хохлатки на территории южной Сибири характеризуются высоким морфологическим разнообразием. Диагностическими признаками, позволяющими разделить популяции хохлатки, являются наличие и форма клубенька в пазухе чешуевидного листа, форма и степень рассеченности прицветника.
2. Высокий уровень генетического полиморфизма характерен для западносибирских популяций хохлатки (Сб-14, Сб-6), возможно включающих особи гибридного происхождения. Изученные популяции характеризуются высоким уровнем внутривидовой генетической дифференциации ($G_{st}=0,3$) и разделяются на отдельные подвиды в соответствии с классификацией Н.В. Степанова (2015).
3. Филогенетический анализ, проведенный с использованием ITS и matK маркеров показал минимальные внутривидовые отличия исследованных образцов *Corydalis bracteata* s.l. Для более полного филогенетического анализа требуется использование большего числа молекулярных маркеров.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Антипова, С.В. Урбанофлора города Красноярска (сосудистые растения): монография / С.В. Антипова, Е.М. Антипова. – Красноярск, 2016. – 373 с.
2. Безделева, Т.А. Сем. Дымянковые - Fumariaceae / Т.А.Безделева //Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т.1-8 (1985-1996) Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 67-71.
3. Брицына, М.П. Схема природного районирования центральной части Красноярского края / М.П.Брицына, Н.Н. Галахов, А.А. Любимова // Природное районирование центральной части Красноярского края и некоторые вопросы пригородного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 136–143.
4. Буш, Н.А. Семейство Papaveraceae / Н.А. Буш /Флора Сибири и Дальнего Востока, 1913. Вып.1.– С.1-80.
5. Енисейский энциклопедический словарь / Гл.ред. Н.И. Дроздов. — Красноярск: Рус. энцикл., 1998. – 735 с.
6. Ефимцев, Н.А. Четвертичное оледенение западной Тывы и восточной части горного Алтая / Н.А. Ефимцев. – Изд-во Академии Наук СССР Т.61, 1961. –163 с.
7. Календарь, Р.Н., Глазко В.И. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение // Физиол. и биохим. культ. растений. 2002. № 4. – С. 279-296.
8. Кириллов, М.В. География почв Средней Сибири / М.В. Кириллов. Красноярск, 1963. – 75 с.
9. Климат Красноярска / под ред. Ц.А. Швер – Л.: Гидрометеоиздат, 1982. – 231 с.
10. Королева, Н.А. Геологическая история Красноярья / Н.А. Королева // Красноярск: история и современность. К 375-летию со дня основания. Красноярск, 2003. – С. 5–12.

11. Красноборов, И.М. Высокогорная флора Западного Саяна / И.М. Красноборов. Новосибирск: Наука, 1976. – 378 с.
12. Крупкин, П.И. Чернозёмы Красноярского края / П.И. Крупкин. – Красноярск: КрасГУ, 2002. – С. 34-48.
13. Кутлунина, Н.А. Молекулярно-генетические методы в исследовании растений : учеб.-метод. пособие / Н.А. Кутлунина, А.А. Ермошин; М-во образования и науки Рос. Федерации, Урал. федер. ун-т. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2017. – 142 с.
14. Михайлова, М.А. Критический обзор хохлаток (*Corydalis* Vent., *Fumariaceae*) секции *Archaeocarpus* M. Pop. / М.А.Михайлова //Новости сист. высш. Раст, 1982. Т.19. – С. 98-104.
15. Михайлова, М.А. О самостоятельности *Corydalis gracilis* Ledeb. (*Fumariaceae* DC) / М.А.Михайлова // Новости систематики высших растений. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. Т. 40. – С. 70-72.
16. Михайлова, М.А. Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР. Автореф. дис. канд. биол. наук. / М.А. Михайлова. Л., 1983. – 20с.
17. Михайлова, М.А. Типовые таксоны рода *Corydalis* DC. (*Fumariaceae*) Сибири и российского Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) / М.А.Михайлова, 2013. Т.16. № 3. – С. 34-37.
18. Назимова, Д.И. Высотная поясность и климат в горах Южной Сибири / Д.И. Назимова, Н.И. Молокова, К.К. Джансеитов // География и природные ресурсы, 1981. №2. – С.68-78.
19. Новиков, П.С. Подбор ISSR-праймеров для фрагментного анализа ДНК сосны обыкновенной / П.С.Новиков // Научному прогрессу – творчество молодых : сб. материалов междунар. молодеж. научн. конф. по естеств.-науч. и техн. Дисциплинам, в 3 ч. Йошкар-Ола : Марийский гос. техн. ун-т, 2011. Ч. 3. – С. 35-36.
20. Носин, В.А. Почвы Тувы / В. А. Носин – Изд-во Академии наук СССР, Корнельский Университет, 1963. – 341 с.

21. Орловский, Н.В. Природно-хозяйственные условия южной земледельческой части Красноярского края / Н.В. Орловский // Агрохимическая характеристика почв СССР. Средняя Сибирь. – М.: Наука, 1971. – С. 5–10.
22. Петров, Б.Ф. Почвы Алтайско-Саянской области / Б.Ф.Петров; под ред. И.В. Тюрина и И.П. Герасимова. Труды Почвенного Ин-та им. В.В. Докучаева. Т. 35. – Издательство: АН СССР, 1952. – 252 с.
23. Пешкова, Г.А. Семейство Fumariaceae DC. Дымянковые / Г.А. Пешкова // Флора Сибири. Berberidaceae - Grossulariaceae. – Новосибирск: Наука, 1994. Т.7. – С. 32–43.
24. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 226с.
25. Попов, М.Г. Семейство Papaveraceae / М.Г. Попов // Флора СССР, М.; Л.: АН СССР. 1937. Т. 7. – С. 573-716.
26. Семина Е.В. Почвенный покров Красноярской лесостепи / Семина Е.В. // Природное районирование центральной части Красноярского края и некоторые вопросы пригородного хозяйства. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 75–89.
27. Сидельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. — Новосибирск, 1979.
28. Смирнов, П.М. Свойства почвы в связи с питанием растений и применением удобрений / П.М. Смирнов. – М.: Колос, 1975. – С.72–113.
29. Степанов, Н.В. Новые данные о желтоцветковых хохлатках (*Corydalis* DC.-Fumariaceae) секции *Corydalis* Красноярского края / Н. В. Степанов // Вестник КрасГАУ, 2015. – С .175-181.
30. Степанов, Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян / Н.В. Степанов. Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2016. — 252 с.
31. Харченко, П.Н. ДНК-технологии в развитии агробиологии / П.Н. Харченко, В.И. Глазко. М.: Воскресенье, 2006. – 480 с.

32. Шумилова, Л.В. Ботаническая география Сибири / Л.В.Шумилова – Томск: ТГУ, 1962. – С. 119–123.
33. Candolle, de A.P. Memoire sur la Famille des Cruciferes / A.P. Candolle // Memoires du Museum d’Histoire Naturelle, 1821. Vol.7, №1. – P. 169-252.
34. Candolle, de A.P. Regni Vegetabilis Systema Naturalis Normas Digestarum et Descriptarum / A.P. Candolle – Paris, 1821. – 745 p.
35. Cattell, R.B. The Scree Test For The Number Of Factors / R.B. Cattell // Multivariate Behav Research, 1966. – Vol.1, №2. – P. 245-276.
36. Dudley, S., Kumar / S. Dudley, M. Nei // Molecular biology and evolution. – 2007. – Vol.24, №. 8. – P. 1596–1599.
37. Earl A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / A. Earl, M.von Holdt // Conservation Genetics Resources. – 2012. – Vol. 4, №2. – P. 359–361.
38. Endlicher, S. Mentissa botanica Generum Plantarum / S. Endlicher – Vindobonae, 1950. – 105p.
39. Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, Regnaut S., Goudet J. // Molecular ecology. – 2005. – Vol. 14, №. 8. – P. 2611-2620.
40. Fedde, F. Papaveraceae / F. Fedde, F. Engler // Prantl Die Naturlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig, 1936. Vol.17. – 145 p.
41. Fisher, P.J. Single locus microsatellites isolated using 5' anchored PCR / P.J. Fisher, R.C. Gardner, T.E. Richardson // Nucleic Acids Res. – 1996. – №24. – P. 4369–4371.
42. Hubisz, M.J. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information / M. J. Hubisz // Molecular ecology resources. – 2009. – Vol. 9, №. 5. – P. 1322-1332.
43. Minh, B.Q. IQ-TREE version 2.1.2: Tutorials and Manual Phylogenomic software by maximum likelihood / B.Q. Minh, R. Lanfear, J. Trifinopoulos, D. Schrempf, A. Heiko, M. Schmidt. – 2021.

44. Jiang, L. Molecular Identification and Taxonomic Implication of Herbal Species in Genus *Corydalis* (Papaveraceae) / L. Jiang, M. Li, F. Zhao, S. Chu, L. Zha, T. Xu, H. Peng, W. Zhang // *Molecules* – 2018, Vol. 23. – P.1393-1394.
45. Kaiser, H.F. The application of electronic computers to factor analysis / H.F. Kaiser // *Educational and Psychological Measurement*, 1960. Vol.20, №1. – P.141-151.
46. Kimura M. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1981 Jan;78(1):454-458.
47. Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T, Calcott B. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Mol Biol Evol*. 2017 Mar 1;34(3):772-773.
48. Lexer, C. Microsatellite analysis of small anonymous seedlot samples from pedunculate oak (*Quercus robur*): a promising approach to monitor the number of different seed parents and pollen donors / C. Lexer, B. Heinze, S. Gerber [et al.] // *Forestry sciences*, 2001. Vol. 70. – P. 239–250.
49. Li Q. et al. Molecular Phylogeography and Evolutionary History of the Endemic Species *Corydalis hendersonii* (Papaveraceae) on the Tibetan Plateau Inferred From Chloroplast DNA and ITS Sequence Variation // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – T. 11. – C. 436.
50. Liden M., Fukuhara T., Axberg T. Phylogeny of *Corydalis*, ITS and morphology // *Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae*. – Springer, Vienna, 1995. – T.9. – C. 183-188.
51. Liden, M., Fukuhara, T., Rylander, J., & Oxelman, B. (1997). Phylogeny and classification of *Fumariaceae*, with emphasis on *Dicentra* s. l., based on the plastid gene *rps16* intron. *Plant Systematics and Evolution*, 206, 411-420.
52. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // *Genetics*. – 1978. – T. 89. – №. 3. – C. 583-590.

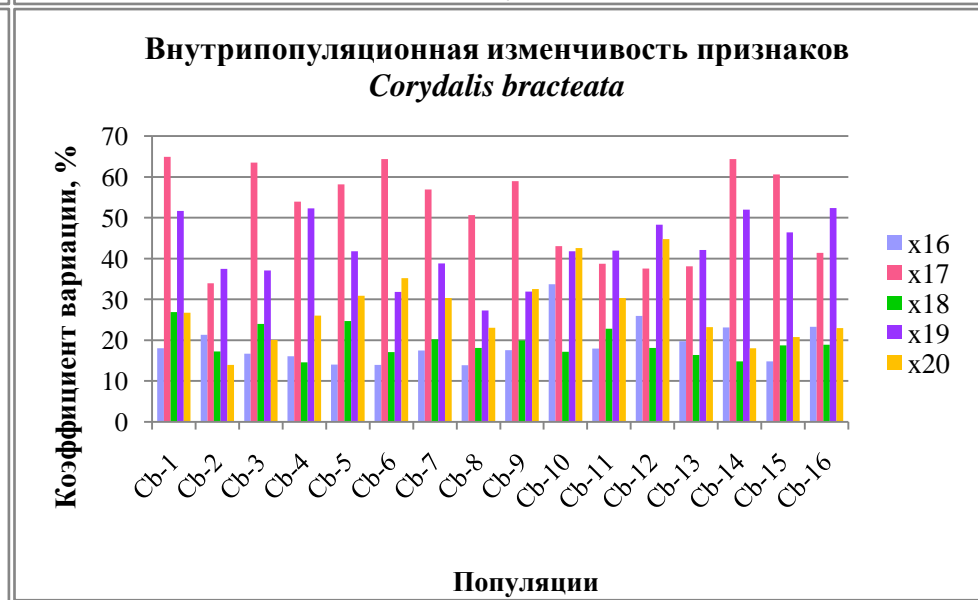
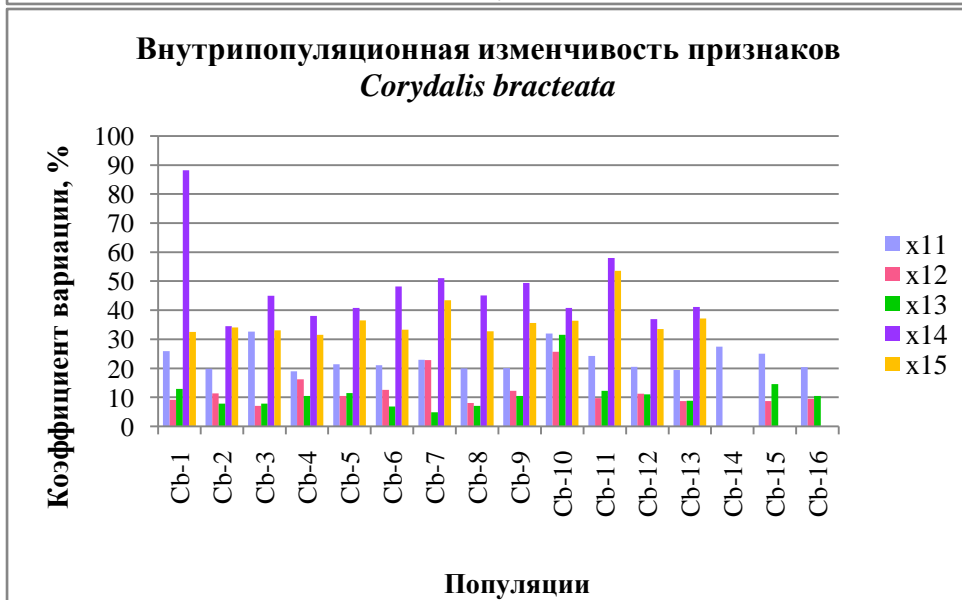
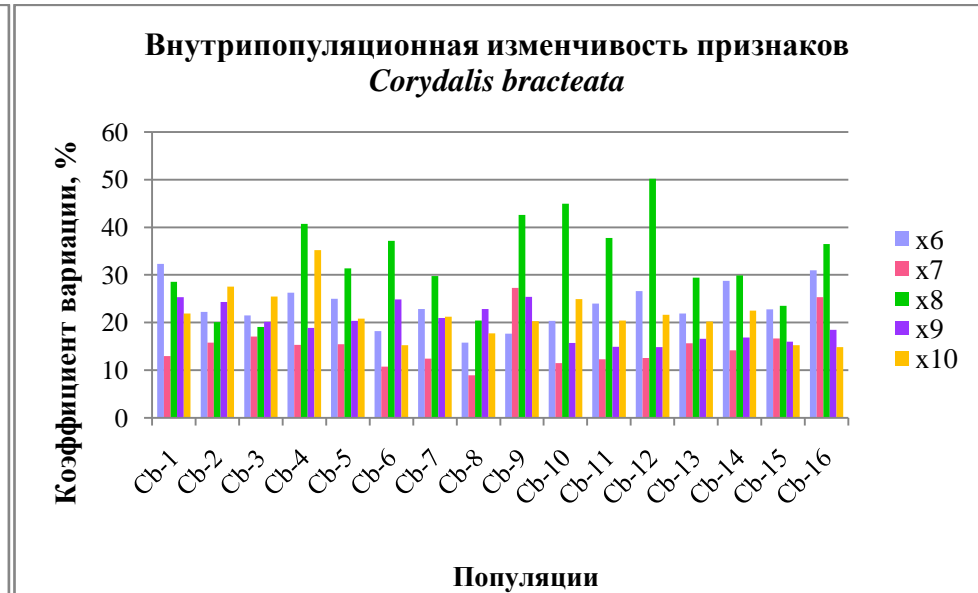
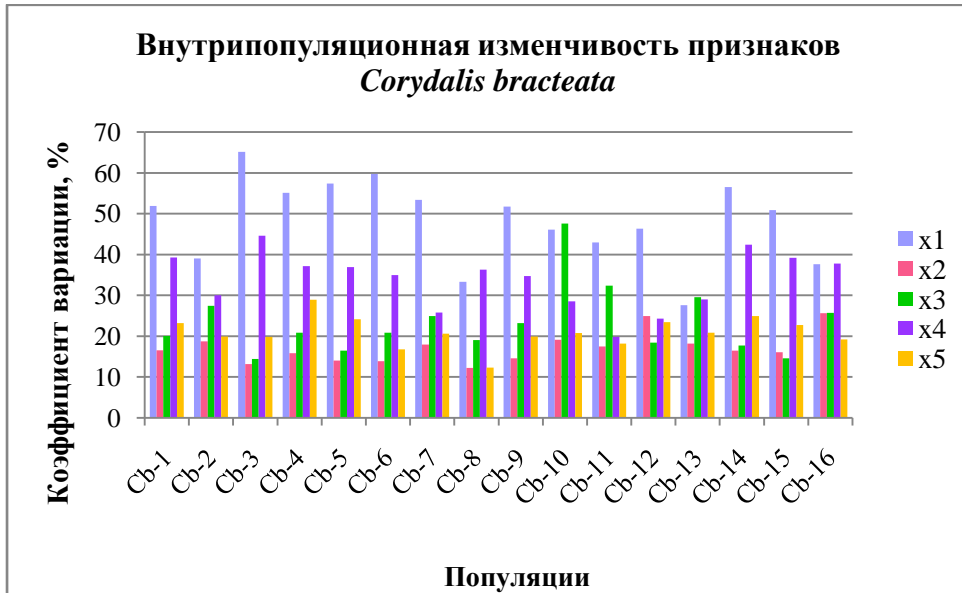
53. Perez- Gutiérrez M. A. et al. Phylogeny of the tribe Fumarieae (Papaveraceae s.l.) based on chloroplast and nuclear DNA sequences: Evolutionary and biogeographic implications // *American journal of Botany*. – 2012. – Т. 99. – №. 3. – С. 517-528.
54. Pritchard, J.K., Documentation for structure software: version 2 // J.K. Pritchard, W. Wen. (2004).
55. Pritchard, J.K., Inference of population structure using multilocus genotype data // Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. *Genetics*. – 2000. –155:945–959.
56. Rambaut A. FigTree v1. 4.2, a graphical viewer of phylogenetic trees / A.Rambaut / A. Rambaut // Java. 1.4. 2. – 2018.
57. Ren F. M. et al. DNA barcoding of *Corydalis*, the most taxonomically complicated genus of Papaveraceae // *Ecology and Evolution*. – 2019. – Т. 9. – №. 4. – С. 1934-1945.
58. Ryberg, M.A Morphological study of the Fuimariaceae and taxonomic significance of the characters examined / M.A Ryberg // *Acta Horti Bergiani*, 1960. B.19. 34. – 248p.
59. Schwarz G. Estimating the dimension of a model / G. Schwarz // *Annals of statistics*. – 1978. – Т. 6. – №. 2. – С. 461–464.
60. Shimodaira, H. (2002). An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection. *Systematic Biology*, 51, 492–508.
61. Suzuki, R., Shimodaira, H., (2006) Pvclust: пакет R для оценки неопределенности в иерархической кластеризации. *Биоинформатика* 22 : 1540-1542
62. Tamura K., Dudley, J., Nei, M., Kumar, S. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0 / K. Tamura, J.
63. Tian, B. Advances in phytochemical and modern pharmacological research of *Rhizoma Corydalis* / B. Tian, M. Tian // *Pharm Biol*, 2020. Vol. 58, №1. –P. 265-275.

64. Ward Jr., J.H. (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236-244.
65. Zhang S. et al. Screening potential DNA barcode regions of genus *Papaver* // *China journal of Chinese materia medica*. – 2015. – T. 40. – №. 15. – С. 2964-2969.
66. Zietkiewicz, E. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification / E. Zietkiewicz, A. Rafalski, D. Labuda // *Genomics*, 1994. Vol. 20. – P. 176–183.

ПРИЛОЖЕНИЕ

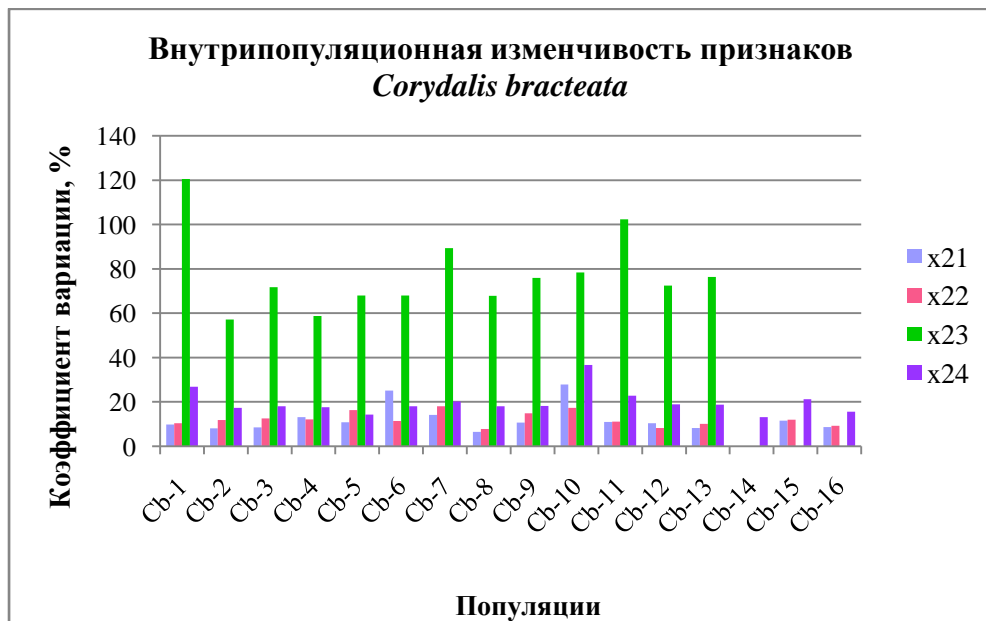
Приложение А

Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Corydalis bracteata*



Окончание приложения А

Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Corydalis bracteata*



Приложение Б
Изменчивость морфологических признаков *Corydalis bracteata* s.l.

Pop	N	M	б2	V	mM	Min	Max	Pop	N	M	б2	V	mM	Min	Max
x1 – длина цветоноса								x4 – количество прицветников							
Cb-1	28	1,72	0,89	51,90	0,17	0,6	6,2	Cb-1	28	3,43	1,35	39,23	0,25	2	9
Cb-2	30	2,68	1,04	39,02	0,19	0,6	5,0	Cb-2	29	4,66	1,40	29,98	0,26	2	11
Cb-3	30	4,11	2,68	65,15	0,49	0,7	9,2	Cb-3	29	4,38	1,95	44,60	0,36	2	10
Cb-4	29	1,68	0,93	55,13	0,17	0,5	3,3	Cb-4	30	2,83	1,05	37,17	0,19	1	5
Cb-5	30	2,60	1,49	57,37	0,27	0,8	6,5	Cb-5	29	3,10	1,14	36,88	0,21	2	7
Cb-6	30	3,91	2,34	59,72	0,43	0,6	9,3	Cb-6	28	3,43	1,20	34,99	0,23	2	15
Cb-7	29	2,06	1,10	53,37	0,20	0,7	4,6	Cb-7	29	2,45	0,63	25,80	0,12	1	5
Cb-8	27	3,19	1,06	33,28	0,20	1,1	7,9	Cb-8	30	4,70	1,70	36,28	0,31	2	9
Cb-9	29	1,77	0,92	51,75	0,17	0,6	7,1	Cb-9	29	3,21	1,11	34,74	0,21	2	9
Cb-10	30	1,15	0,53	46,07	0,10	0,4	2,4	Cb-10	30	3,10	0,88	28,54	0,16	2	5
Cb-11	29	1,01	0,44	42,97	0,08	0,5	2,4	Cb-11	30	2,27	0,45	19,84	0,08	2	3
Cb-12	29	1,11	0,52	46,33	0,10	0,4	3,0	Cb-12	29	2,59	0,63	24,27	0,12	2	5
Cb-13	24	1,57	0,43	27,56	0,09	0,5	4,6	Cb-13	29	3,38	0,98	28,97	0,18	2	7
Cb-14	27	3,52	1,99	56,55	0,38	0,9	15,3	Cb-14	29	3,72	1,58	42,39	0,29	1	13
Cb-15	31	1,94	0,99	50,87	0,18	0,5	5,0	Cb-15	32	4,66	1,82	39,19	0,32	2	9
Cb-16	27	5,69	2,14	37,66	0,41	1,0	9,9	Cb-16	26	8,92	3,37	37,76	0,66	2	21
x2 – длина стебля								x5 – длина нижнего прицветника							
Cb-1	30	23,11	3,83	16,56	0,70	16,2	30,5	Cb-1	27	1,79	0,42	23,22	0,08	1,1	3,1
Cb-2	29	21,36	4,00	18,73	0,74	14,1	34	Cb-2	29	1,69	0,34	19,91	0,06	1	2,3
Cb-3	30	28,06	3,70	13,17	0,67	22,9	39,3	Cb-3	29	2,14	0,42	19,82	0,08	1,3	3,5
Cb-4	30	22,84	3,62	15,83	0,66	17,4	28,7	Cb-4	30	1,44	0,42	28,93	0,08	0,8	2,3
Cb-5	30	23,08	3,24	14,04	0,59	17,1	28,7	Cb-5	30	1,71	0,41	24,18	0,08	0,9	2,5
Cb-6	30	31,52	4,38	13,91	0,80	21,3	38,2	Cb-6	28	2,26	0,38	16,75	0,07	1,1	2,8
Cb-7	30	23,63	4,24	17,94	0,77	15,9	31,4	Cb-7	30	1,64	0,34	20,58	0,06	1	2,3
Cb-8	28	26,99	3,30	12,21	0,62	17,3	35,5	Cb-8	29	2,15	0,26	12,27	0,05	1,6	3,2
Cb-9	30	17,91	2,61	14,59	0,48	13,7	23,6	Cb-9	28	1,27	0,25	19,91	0,05	0,8	2,1
Cb-10	27	11,84	2,26	19,09	0,44	7,8	27,7	Cb-10	29	1,06	0,22	20,74	0,04	0,7	1,7
Cb-11	30	18,88	3,30	17,49	0,60	12,6	26,1	Cb-11	30	1,27	0,23	18,16	0,04	0,7	1,7
Cb-12	30	15,36	3,83	24,93	0,70	8,2	23,8	Cb-12	30	1,16	0,27	23,40	0,05	0,7	1,8
Cb-13	30	16,34	2,97	18,17	0,54	11,9	22,3	Cb-13	30	1,51	0,31	20,84	0,06	1	2,1
Cb-14	30	20,24	3,33	16,46	0,61	13,9	25,6	Cb-14	28	1,85	0,46	24,90	0,09	1,1	2,9
Cb-15	32	17,80	2,85	16,03	0,50	13	22,3	Cb-15	32	1,85	0,42	22,72	0,07	1,2	2,7
Cb-16	27	19,89	5,09	25,62	0,98	9,5	29,3	Cb-16	25	1,82	0,35	19,23	0,07	1,2	3,1
x3 – длина стебля от цветоноса до нижнего листа								x6 – ширина нижнего прицветника							
Cb-1	29	10,15	2,04	20,06	0,38	6	19	Cb-1	29	1,10	0,36	32,32	0,07	0,4	1,8
Cb-2	29	8,79	2,41	27,41	0,45	4,8	22	Cb-2	29	0,86	0,19	22,23	0,04	0,4	1,2
Cb-3	27	13,39	1,94	14,46	0,37	7	23	Cb-3	30	1,13	0,24	21,53	0,04	0,6	1,7
Cb-4	30	9,75	2,03	20,81	0,37	6,4	14,9	Cb-4	30	0,75	0,20	26,26	0,04	0,4	1,2
Cb-5	27	11,60	1,91	16,43	0,37	6,2	17,4	Cb-5	30	1,06	0,26	24,97	0,05	0,6	1,6
Cb-6	30	17,61	3,67	20,83	0,67	10,3	25,1	Cb-6	29	1,22	0,22	18,22	0,04	0,8	1,6
Cb-7	30	12,13	3,02	24,91	0,55	6,6	18,2	Cb-7	30	1,01	0,23	22,87	0,04	0,7	1,5
Cb-8	30	11,69	2,22	19,02	0,41	8,2	16,2	Cb-8	29	1,20	0,19	15,78	0,04	0,8	1,7
Cb-9	30	8,75	2,03	23,20	0,37	5,3	12,7	Cb-9	28	0,85	0,15	17,68	0,03	0,4	1,2
Cb-10	30	5,41	2,57	47,56	0,47	1,9	9,9	Cb-10	29	0,73	0,15	20,35	0,03	0,4	1,2
Cb-11	30	9,24	2,99	32,39	0,55	3,8	16,4	Cb-11	29	0,79	0,19	24,01	0,04	0,5	1,5
Cb-12	25	6,82	1,26	18,43	0,25	3	11,5	Cb-12	30	0,78	0,21	26,63	0,04	0,4	1,3
Cb-13	30	7,60	2,25	29,59	0,41	4,9	13,9	Cb-13	29	1,12	0,25	21,91	0,05	0,6	1,7
Cb-14	30	11,69	2,07	17,68	0,38	7,8	16	Cb-14	28	1,33	0,38	28,75	0,07	0,8	2,2
Cb-15	28	8,03	1,17	14,54	0,22	5	12,7	Cb-15	31	1,00	0,23	22,80	0,04	0,6	2
Cb-16	27	10,14	2,61	25,69	0,50	3,9	13,7	Cb-16	26	1,22	0,38	30,97	0,07	0,7	2,1

Продолжение приложения Б

Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max	Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max
x7 – количество зубчиков нижнего прицветника								x10 – длина листовой пластинки среднего листочка нижнего листа							
Cb-1	29	5,62	0,73	12,95	0,14	3	7	Cb-1	29	3,24	0,71	21,90	0,13	2,1	6
Cb-2	29	5,52	0,87	15,79	0,16	4	7	Cb-2	29	2,84	0,78	27,54	0,15	1,5	4,5
Cb-3	30	5,50	0,94	17,05	0,17	4	7	Cb-3	30	4,21	1,07	25,47	0,20	2,2	6
Cb-4	30	5,17	0,79	15,32	0,14	4	7	Cb-4	30	2,57	0,90	35,19	0,17	1,3	4,6
Cb-5	27	5,67	0,88	15,48	0,17	3	9	Cb-5	29	2,82	0,59	20,85	0,11	1,4	3,8
Cb-6	25	5,16	0,55	10,73	0,11	3	7	Cb-6	28	3,78	0,58	15,25	0,11	2,4	5,2
Cb-7	30	5,37	0,67	12,46	0,12	4	7	Cb-7	30	2,72	0,58	21,21	0,11	1,8	3,7
Cb-8	30	5,17	0,46	8,93	0,08	4	6	Cb-8	30	3,96	0,70	17,72	0,13	2,8	5,5
Cb-9	29	5,00	1,36	27,26	0,25	3	7	Cb-9	30	2,30	0,47	20,28	0,09	1,5	3,3
Cb-10	29	5,52	0,63	11,48	0,12	3	7	Cb-10	29	1,73	0,43	24,94	0,08	0,9	3,1
Cb-11	29	5,28	0,65	12,30	0,12	3	7	Cb-11	30	2,23	0,46	20,41	0,08	1,3	3
Cb-12	29	5,48	0,69	12,54	0,13	5	8	Cb-12	28	1,86	0,40	21,61	0,08	0,7	3,1
Cb-13	30	6,30	0,99	15,68	0,18	5	8	Cb-13	29	2,21	0,45	20,23	0,08	1,4	3,6
Cb-14	28	6,25	0,89	14,19	0,17	5	8	Cb-14	30	2,55	0,57	22,50	0,10	1,6	3,5
Cb-15	32	6,19	1,03	16,64	0,18	5	8	Cb-15	31	2,95	0,45	15,27	0,08	1,9	3,7
Cb-16	24	6,79	1,72	25,31	0,35	5	13	Cb-16	25	2,49	0,37	14,83	0,07	1,3	3,2
x8 – глубина расчленения нижнего прицветника								x11 – длина цветоножки нижнего цветка							
Cb-1	28	0,69	0,20	28,58	0,04	0,3	1,4	Cb-1	29	0,71	0,18	25,87	0,03	0,4	1,2
Cb-2	28	0,59	0,12	20,10	0,02	0,3	1,1	Cb-2	30	0,82	0,16	19,85	0,03	0,5	1,1
Cb-3	30	0,73	0,14	19,06	0,03	0,4	0,9	Cb-3	30	0,97	0,32	32,59	0,06	0,4	1,7
Cb-4	30	0,50	0,20	40,68	0,04	0,2	0,9	Cb-4	29	0,81	0,15	19,01	0,03	0,5	1,3
Cb-5	30	0,55	0,17	31,39	0,03	0,2	0,8	Cb-5	28	0,90	0,19	21,38	0,04	0,5	1,8
Cb-6	26	0,48	0,18	37,18	0,03	0,2	1	Cb-6	30	1,45	0,30	21,02	0,06	0,8	2,1
Cb-7	30	0,51	0,15	29,74	0,03	0,2	0,7	Cb-7	25	0,93	0,21	22,91	0,04	0,6	1,6
Cb-8	30	0,57	0,12	20,45	0,02	0,3	0,8	Cb-8	30	0,89	0,18	19,92	0,03	0,7	1,4
Cb-9	29	0,31	0,13	42,60	0,02	0,1	0,7	Cb-9	29	0,73	0,15	20,08	0,03	0,5	1,6
Cb-10	30	0,31	0,14	44,93	0,03	0,1	0,6	Cb-10	30	0,54	0,17	31,95	0,03	0,3	0,9
Cb-11	30	0,39	0,15	37,73	0,03	0,1	0,8	Cb-11	30	0,76	0,18	24,22	0,03	0,5	1,2
Cb-12	28	0,28	0,14	50,17	0,03	0,1	0,7	Cb-12	29	0,58	0,12	20,55	0,02	0,4	1
Cb-13	30	0,47	0,14	29,42	0,03	0,2	0,7	Cb-13	29	0,72	0,14	19,41	0,03	0,5	1
Cb-14	28	0,68	0,20	29,87	0,04	0,4	1	Cb-14	29	1,33	0,37	27,47	0,07	0,7	2,1
Cb-15	30	0,58	0,14	23,52	0,02	0,2	1,2	Cb-15	31	0,60	0,15	25,04	0,03	0,4	0,9
Cb-16	26	0,82	0,30	36,50	0,06	0,4	1,3	Cb-16	24	1,00	0,20	20,40	0,04	0,6	2
x9 – длина прикорневой чешуи								x12 – длина отгиба венчика							
Cb-1	29	1,31	0,33	25,30	0,06	0,8	2,6	Cb-1	30	2,05	0,19	9,13	0,03	1,6	2,4
Cb-2	29	1,54	0,37	24,29	0,07	1	2,4	Cb-2	28	1,95	0,22	11,36	0,04	1,5	2,4
Cb-3	30	1,53	0,31	20,17	0,06	1	2	Cb-3	19	1,96	0,14	7,04	0,03	1,1	2,2
Cb-4	26	1,20	0,23	18,87	0,04	0,8	1,7	Cb-4	24	1,80	0,29	16,22	0,06	1,1	2,3
Cb-5	25	1,50	0,31	20,36	0,06	0,9	2,1	Cb-5	24	1,88	0,20	10,46	0,04	1,2	2,4
Cb-6	12	1,64	0,41	24,84	0,12	1,2	2,9	Cb-6	4	1,65	0,21	12,62	0,10	1,4	1,9
Cb-7	28	1,24	0,26	20,94	0,05	0,8	1,8	Cb-7	2	1,55	0,35	22,81	0,25	1,3	1,8
Cb-8	24	1,76	0,40	22,87	0,08	0,9	2,3	Cb-8	30	2,02	0,16	8,07	0,03	1,7	2,4
Cb-9	27	1,24	0,32	25,41	0,06	0,5	1,9	Cb-9	24	1,68	0,21	12,29	0,04	1,1	2,1
Cb-10	28	1,14	0,18	15,69	0,03	0,8	2	Cb-10	30	1,43	0,37	25,65	0,07	0,7	2
Cb-11	29	1,39	0,21	14,90	0,04	1	2,2	Cb-11	28	1,69	0,16	9,71	0,03	1,3	2,3
Cb-12	28	1,23	0,18	14,83	0,03	0,8	1,8	Cb-12	28	1,65	0,19	11,25	0,04	1,3	2,1
Cb-13	30	1,31	0,22	16,57	0,04	1	1,7	Cb-13	26	1,80	0,16	8,69	0,03	1,3	2,1
Cb-14	28	1,34	0,23	16,89	0,04	0,7	2	Cb-14	2	1,6	0	0	0	1,6	1,6
Cb-15	31	1,70	0,27	16,01	0,05	1,2	2,2	Cb-15	29	1,72	0,15	8,72	0,03	1,1	2
Cb-16	25	1,48	0,27	18,48	0,05	1	2,6	Cb-16	15	1,60	0,15	9,45	0,04	1,3	1,9

Продолжение приложения Б

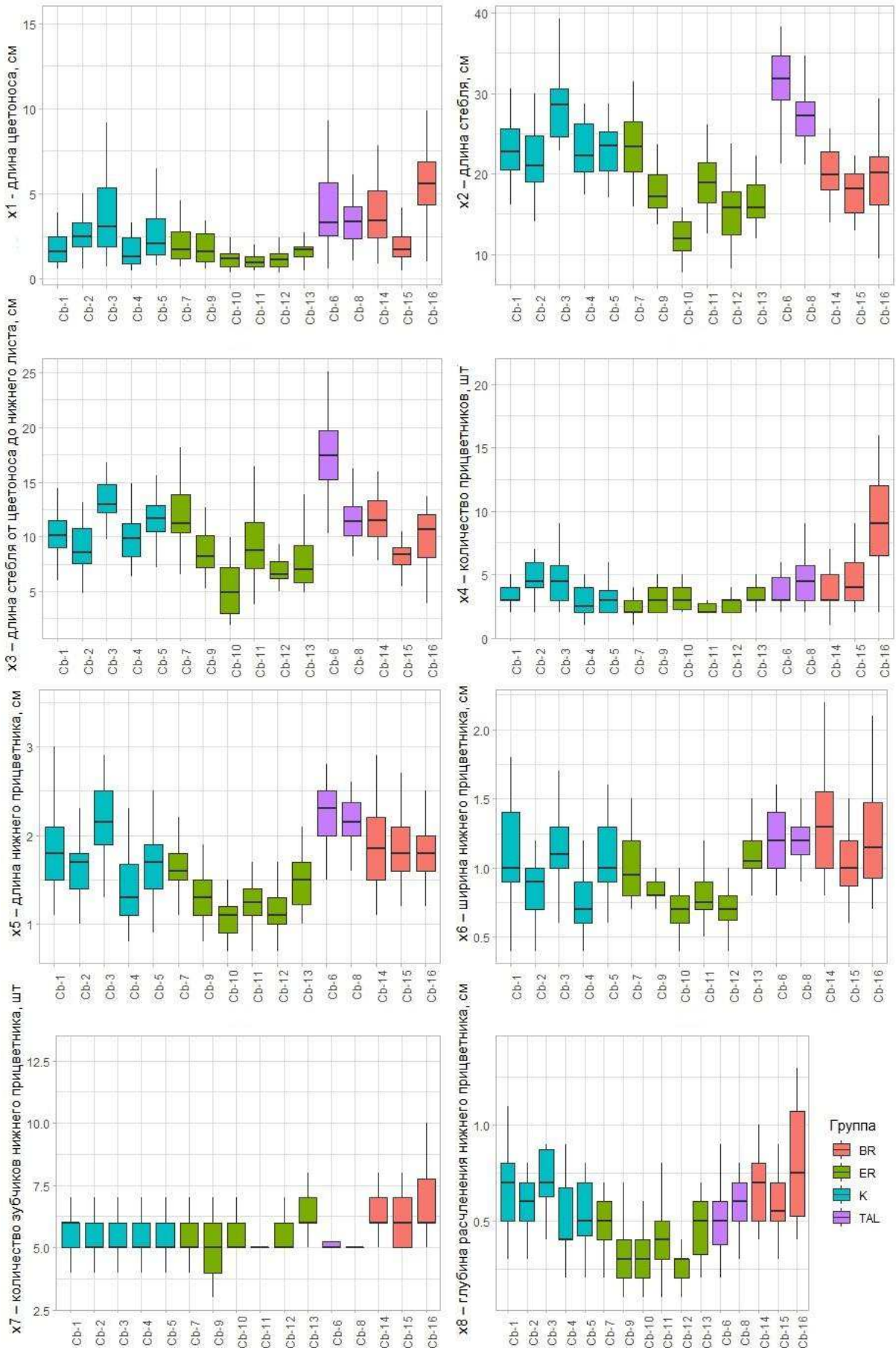
Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max	Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max
x13– длина шпорца венчика								x16 – длина растения							
Cb-1	30	1,74	0,22	12,87	0,04	1,3	2,2	Cb-1	30	25,12	4,53	18,05	0,83	16,8	34,2
Cb-2	27	1,79	0,14	7,88	0,03	1,5	2,1	Cb-2	30	24,46	5,22	21,35	0,95	14,7	37,9
Cb-3	20	1,70	0,13	7,87	0,03	1,5	2	Cb-3	30	32,17	5,36	16,67	0,98	24,4	48,1
Cb-4	23	1,82	0,19	10,46	0,04	1,2	2,1	Cb-4	30	24,47	3,94	16,10	0,72	17,9	31,1
Cb-5	25	1,72	0,20	11,51	0,04	1,3	2,1	Cb-5	30	25,68	3,61	14,05	0,66	19,1	32,8
Cb-6	5	1,80	0,12	6,80	0,05	1,7	2	Cb-6	30	35,43	4,95	13,98	0,90	24,1	44,4
Cb-7	2	1,45	0,07	4,88	0,05	1,4	1,5	Cb-7	30	25,63	4,48	17,47	0,82	17,3	33,1
Cb-8	30	1,69	0,12	7,01	0,02	1,5	1,9	Cb-8	30	30,54	4,23	13,86	0,77	22,4	39,4
Cb-9	24	1,60	0,17	10,48	0,03	1,2	1,9	Cb-9	30	19,86	3,49	17,56	0,64	14,5	28,6
Cb-10	30	1,34	0,42	31,52	0,08	0,5	2	Cb-10	30	14,30	4,82	33,68	0,88	8,3	29,2
Cb-11	30	1,78	0,22	12,25	0,04	1,4	2,2	Cb-11	30	19,94	3,57	17,92	0,65	13,2	28,5
Cb-12	28	1,73	0,19	11,01	0,04	1,4	2,1	Cb-12	30	16,53	4,29	25,93	0,78	8,7	26,8
Cb-13	27	1,69	0,15	8,81	0,03	1,4	2	Cb-13	30	18,18	3,59	19,73	0,65	12,5	26,2
Cb-14	2	1,6	0	0	0	1,6	1,6	Cb-14	30	24,24	5,60	23,11	1,02	14,8	39,4
Cb-15	30	1,48	0,22	14,61	0,04	1,1	2	Cb-15	32	19,83	2,93	14,79	0,52	14,6	24,7
Cb-16	15	1,51	0,16	10,48	0,04	1,2	1,8	Cb-16	27	25,57	5,95	23,27	1,15	12,6	35,8
x14 - длина клубенька в пазухе прикорневого листа								x17 – отношение длины цветоноса к длине стебля							
Cb-1	13	0,48	0,42	88,19	0,12	0,2	1,8	Cb-1	30	0,09	0,06	64,94	0,01	0,03	0,24
Cb-2	23	0,45	0,16	34,56	0,03	0,2	0,7	Cb-2	30	0,12	0,04	33,92	0,01	0,04	0,20
Cb-3	28	0,54	0,24	44,95	0,05	0,2	1,2	Cb-3	30	0,14	0,09	63,50	0,02	0,02	0,39
Cb-4	19	0,42	0,16	38,04	0,04	0,15	0,7	Cb-4	29	0,07	0,04	53,94	0,01	0,03	0,14
Cb-5	25	0,61	0,25	40,82	0,05	0,2	1,2	Cb-5	30	0,11	0,07	58,17	0,01	0,03	0,30
Cb-6	11	0,78	0,38	48,14	0,11	0,3	1,5	Cb-6	30	0,13	0,08	64,37	0,01	0,02	0,35
Cb-7	27	0,54	0,28	51,03	0,05	0,2	1,3	Cb-7	29	0,09	0,05	56,89	0,01	0,03	0,23
Cb-8	23	0,84	0,38	45,13	0,08	0,2	1,7	Cb-8	30	0,14	0,07	50,61	0,01	0,04	0,32
Cb-9	23	0,45	0,22	49,42	0,05	0,2	1	Cb-9	30	0,11	0,06	58,91	0,01	0,04	0,33
Cb-10	12	0,37	0,15	40,84	0,04	0,2	0,7	Cb-10	30	0,09	0,04	43,05	0,01	0,03	0,17
Cb-11	6	0,32	0,18	57,94	0,07	0,2	0,6	Cb-11	30	0,06	0,02	38,71	0,00	0,02	0,11
Cb-12	6	0,32	0,12	36,92	0,05	0,2	0,5	Cb-12	30	0,07	0,03	37,54	0,01	0,04	0,14
Cb-13	10	0,54	0,22	41,13	0,07	0,3	1	Cb-13	30	0,11	0,04	38,11	0,01	0,03	0,21
Cb-14								Cb-14	29	0,20	0,13	64,35	0,02	0,05	0,63
Cb-15								Cb-15	32	0,12	0,07	60,60	0,01	0,03	0,33
Cb-16								Cb-16	27	0,30	0,12	41,38	0,02	0,08	0,52
x15 - ширина клубенька в пазухе прикорневого листа								x18 – форма нижнего прицветника (отношение длины к ширине)							
Cb-1	13	0,35	0,11	32,55	0,03	0,2	0,6	Cb-1	28	1,79	0,48	26,91	0,09	1,11	2,82
Cb-2	23	0,35	0,12	34,11	0,03	0,2	0,6	Cb-2	29	2,00	0,34	17,22	0,06	1,30	2,57
Cb-3	28	0,43	0,14	33,04	0,03	0,2	0,7	Cb-3	30	1,98	0,47	23,96	0,09	1,45	3,25
Cb-4	19	0,37	0,12	31,58	0,03	0,15	0,6	Cb-4	30	1,91	0,28	14,58	0,05	1,36	2,43
Cb-5	25	0,48	0,18	36,54	0,04	0,15	0,7	Cb-5	30	1,66	0,41	24,67	0,07	0,75	2,56
Cb-6	11	0,60	0,20	33,33	0,06	0,3	0,9	Cb-6	29	1,84	0,31	17,12	0,06	1,21	2,36
Cb-7	27	0,43	0,19	43,41	0,04	0,1	0,8	Cb-7	30	1,66	0,34	20,26	0,06	0,92	2,38
Cb-8	23	0,48	0,16	32,72	0,03	0,2	0,8	Cb-8	30	1,83	0,33	18,11	0,06	1,36	2,88
Cb-9	23	0,37	0,13	35,61	0,03	0,1	0,6	Cb-9	28	1,57	0,31	19,89	0,06	1,00	2,25
Cb-10	12	0,28	0,10	36,35	0,03	0,2	0,5	Cb-10	30	1,46	0,25	17,17	0,05	1,08	1,88
Cb-11	6	0,18	0,10	53,63	0,04	0,1	0,3	Cb-11	30	1,63	0,37	22,81	0,07	1,07	2,50
Cb-12	6	0,25	0,08	33,47	0,03	0,2	0,4	Cb-12	30	1,52	0,27	18,07	0,05	1,15	2,33
Cb-13	10	0,41	0,15	37,17	0,05	0,2	0,7	Cb-13	30	1,39	0,23	16,35	0,04	1,00	1,88
Cb-14								Cb-14	28	1,42	0,21	14,81	0,04	1,11	1,82
Cb-15								Cb-15	32	1,83	0,34	18,73	0,06	1,21	2,44
Cb-16								Cb-16	26	1,59	0,30	18,90	0,06	1	2,25

Окончание приложения Б

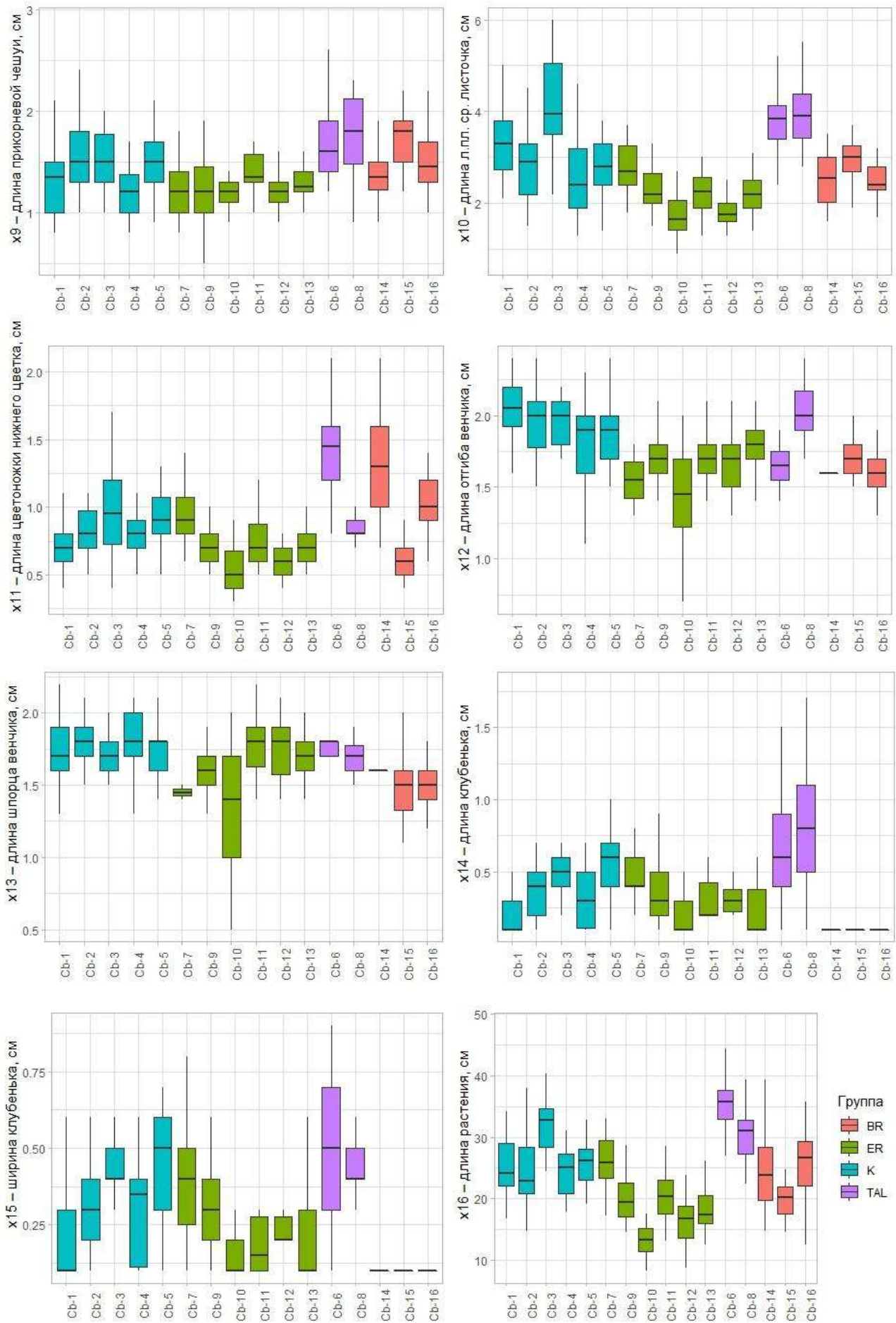
Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max	Pop	N	M	Б2	V	mM	Min	Max
x19 – площадь нижнего прицветника (произведение длины и ширины)								x22 – отношение длины отгиба цветка к длине шпорца							
Cb-1	28	2,09	1,08	51,62	0,20	0,44	4,76	Cb-1	30	1,19	0,12	10,43	0,02	1,00	1,54
Cb-2	29	1,50	0,56	37,49	0,10	0,4	2,76	Cb-2	27	1,09	0,13	11,78	0,02	0,88	1,29
Cb-3	30	2,53	0,94	37,04	0,17	0,78	5,25	Cb-3	20	1,13	0,14	12,63	0,03	0,73	1,33
Cb-4	30	1,15	0,60	52,32	0,11	0,32	2,42	Cb-4	24	1,01	0,12	12,10	0,02	0,75	1,22
Cb-5	30	1,86	0,78	41,81	0,14	0,63	3,5	Cb-5	25	1,07	0,17	16,24	0,03	0,71	1,54
Cb-6	29	2,78	0,88	31,80	0,16	0,99	4,48	Cb-6	4	0,92	0,10	11,43	0,05	0,82	1,06
Cb-7	30	1,69	0,66	38,77	0,12	0,7	3,45	Cb-7	2	1,06	0,19	18,03	0,14	0,93	1,20
Cb-8	30	2,70	0,74	27,30	0,13	1,44	4,8	Cb-8	30	1,20	0,09	7,86	0,02	1,00	1,38
Cb-9	28	1,06	0,34	31,89	0,06	0,36	2,52	Cb-9	25	1,05	0,16	14,91	0,03	0,81	1,40
Cb-10	30	0,84	0,35	41,80	0,06	0,28	1,7	Cb-10	30	1,10	0,19	17,33	0,03	0,88	1,63
Cb-11	30	1,06	0,44	41,95	0,08	0,42	2,4	Cb-11	30	0,96	0,11	11,13	0,02	0,80	1,27
Cb-12	30	0,95	0,46	48,28	0,08	0,28	1,98	Cb-12	28	0,96	0,08	8,24	0,01	0,79	1,14
Cb-13	30	1,72	0,73	42,13	0,13	0,6	3,4	Cb-13	27	1,05	0,11	10,11	0,02	0,89	1,36
Cb-14	28	2,61	1,36	51,95	0,26	0,88	6,38	Cb-14	2	1	0	0	0	1	1
Cb-15	32	1,99	0,92	46,44	0,16	0,72	5,2	Cb-15	30	1,16	0,14	12,05	0,03	0,9412	1,5
Cb-16	26	2,40	1,26	52,34	0,25	0,84	5,58	Cb-16	15	1,07	0,10	9,24	0,03	0,8235	1,2
x20 – степень расчленения нижнего прицветника (отношение степени расчленения прицветника к его длине)								x23 – размер клубенька в пазухе прикорневой чешуи (произведение длины и диаметра)							
Cb-1	28	0,39	0,10	26,70	0,02	0,23	0,67	Cb-1	13	0,19	0,23	120,6	0,06	0,04	0,9
Cb-2	29	0,36	0,05	13,93	0,01	0,26	0,48	Cb-2	23	0,17	0,10	57,1	0,02	0,04	0,36
Cb-3	30	0,34	0,07	20,07	0,01	0,19	0,47	Cb-3	28	0,26	0,18	71,7	0,03	0,04	0,72
Cb-4	30	0,35	0,09	25,99	0,02	0,20	0,60	Cb-4	19	0,17	0,10	58,8	0,02	0,0225	0,36
Cb-5	30	0,33	0,10	30,88	0,02	0,12	0,67	Cb-5	25	0,33	0,22	68,0	0,04	0,04	0,84
Cb-6	28	0,23	0,08	35,17	0,02	0,12	0,40	Cb-6	11	0,52	0,35	68,0	0,11	0,09	1,05
Cb-7	30	0,32	0,10	30,33	0,02	0,13	0,58	Cb-7	27	0,27	0,25	89,3	0,05	0,02	1,04
Cb-8	30	0,27	0,06	23,08	0,01	0,15	0,44	Cb-8	23	0,44	0,30	67,9	0,06	0,04	1,12
Cb-9	29	0,24	0,08	32,50	0,01	0,07	0,44	Cb-9	23	0,19	0,14	75,9	0,03	0,02	0,54
Cb-10	30	0,29	0,12	42,59	0,02	0,11	0,63	Cb-10	12	0,12	0,09	78,3	0,03	0,04	0,35
Cb-11	30	0,31	0,09	30,36	0,02	0,08	0,53	Cb-11	6	0,07	0,07	102,3	0,03	0,02	0,18
Cb-12	30	0,26	0,12	44,78	0,02	0,08	0,55	Cb-12	6	0,09	0,06	72,5	0,03	0,04	0,2
Cb-13	30	0,31	0,07	23,18	0,01	0,17	0,47	Cb-13	10	0,25	0,19	76,4	0,06	0,08	0,6
Cb-14	28	0,37	0,07	18,06	0,01	0,23	0,48	Cb-14							
Cb-15	32	0,32	0,07	20,73	0,01	0,17	0,44	Cb-15							
Cb-16	26	0,43	0,10	23,00	0,02	0,27	0,65	Cb-16							
x21 – длина венчика нижнего цветка								x24 – расположение нижнего листа на стебле (x3/x2)							
Cb-1	30	3,79	0,37	9,87	0,07	2,9	4,5	Cb-1	30	0,46	0,12	26,89	0,02	0,33	0,96
Cb-2	27	3,74	0,30	8,13	0,06	3,2	4,4	Cb-2	29	0,41	0,07	17,26	0,01	0,28	0,65
Cb-3	20	3,62	0,31	8,58	0,07	2,6	4,1	Cb-3	30	0,48	0,09	18,08	0,02	0,29	0,68
Cb-4	24	3,60	0,47	13,13	0,10	2,3	4,4	Cb-4	30	0,43	0,08	17,63	0,01	0,30	0,58
Cb-5	25	3,55	0,38	10,77	0,08	2,5	4,2	Cb-5	30	0,51	0,07	14,32	0,01	0,35	0,68
Cb-6	5	3,12	0,78	25,07	0,35	1,8	3,7	Cb-6	30	0,56	0,10	18,06	0,02	0,44	0,85
Cb-7	2	3,00	0,42	14,14	0,30	2,7	3,3	Cb-7	30	0,52	0,10	20,27	0,02	0,30	0,72
Cb-8	30	3,71	0,24	6,47	0,04	3,3	4,2	Cb-8	30	0,44	0,08	18,08	0,01	0,29	0,69
Cb-9	25	3,24	0,35	10,64	0,07	2,4	3,7	Cb-9	30	0,49	0,09	18,17	0,02	0,32	0,67
Cb-10	30	2,77	0,77	27,81	0,14	1,3	3,8	Cb-10	30	0,41	0,15	36,61	0,03	0,16	0,82
Cb-11	30	3,47	0,38	10,98	0,07	2,7	4,3	Cb-11	30	0,48	0,11	22,76	0,02	0,25	0,82
Cb-12	28	3,38	0,35	10,36	0,07	2,7	4	Cb-12	30	0,44	0,08	18,98	0,02	0,32	0,69
Cb-13	27	3,47	0,29	8,22	0,05	2,7	4	Cb-13	30	0,46	0,09	18,73	0,02	0,35	0,65
Cb-14	2	3,2	0	0	0	3,2	3,2	Cb-14	30	0,58	0,08	13,11	0,01	0,45	0,72
Cb-15	30	3,19	0,37	11,50	0,07	2,2	4	Cb-15	32	0,47	0,10	21,22	0,02	0,33	0,71
Cb-16	15	3,11	0,27	8,64	0,07	2,5	3,6	Cb-16	27	0,51	0,08	15,64	0,02	0,36	0,68

Приложение В

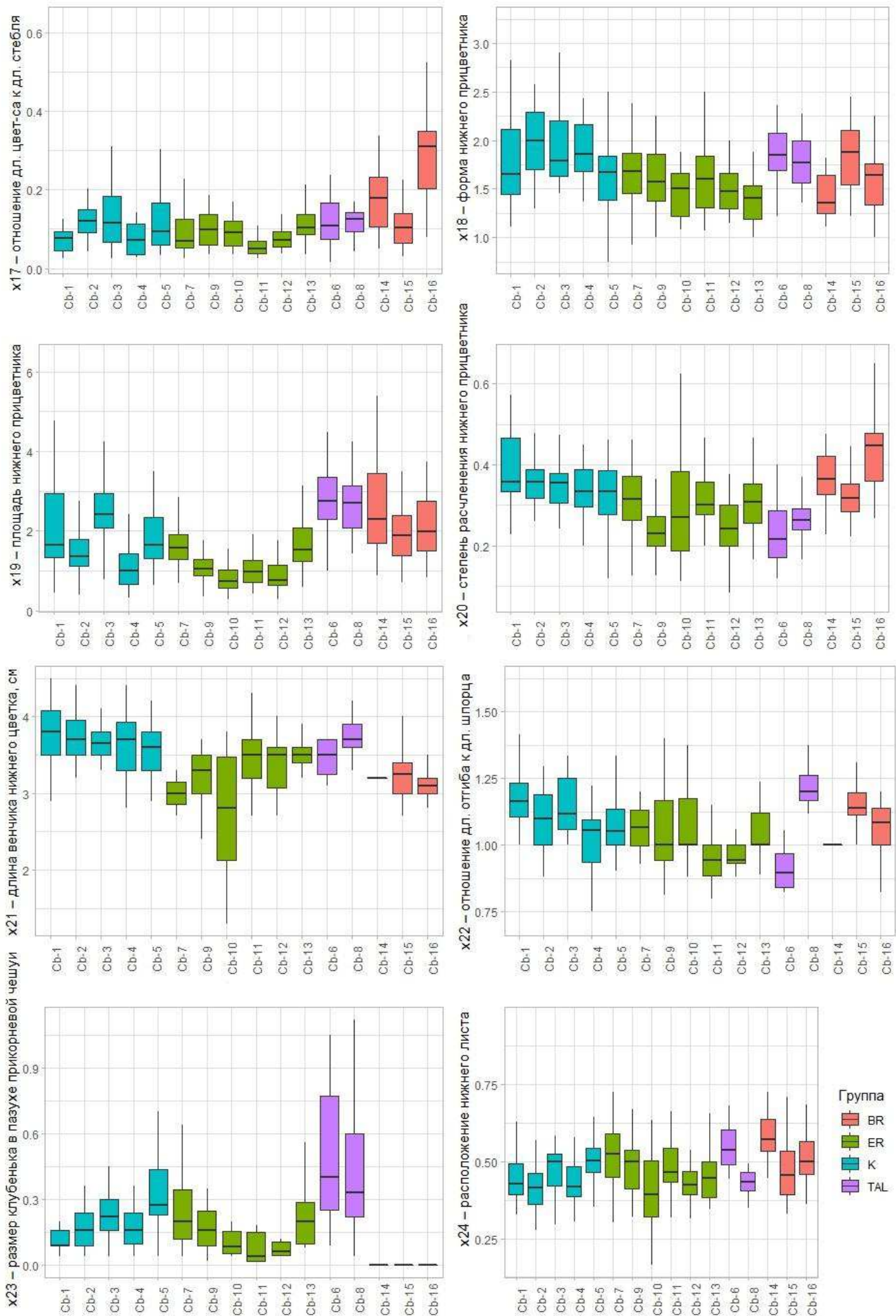
Среднепопуляционные значения признаков *Corydalis bracteata* со стандартными ошибками среднего



Продолжение приложения В

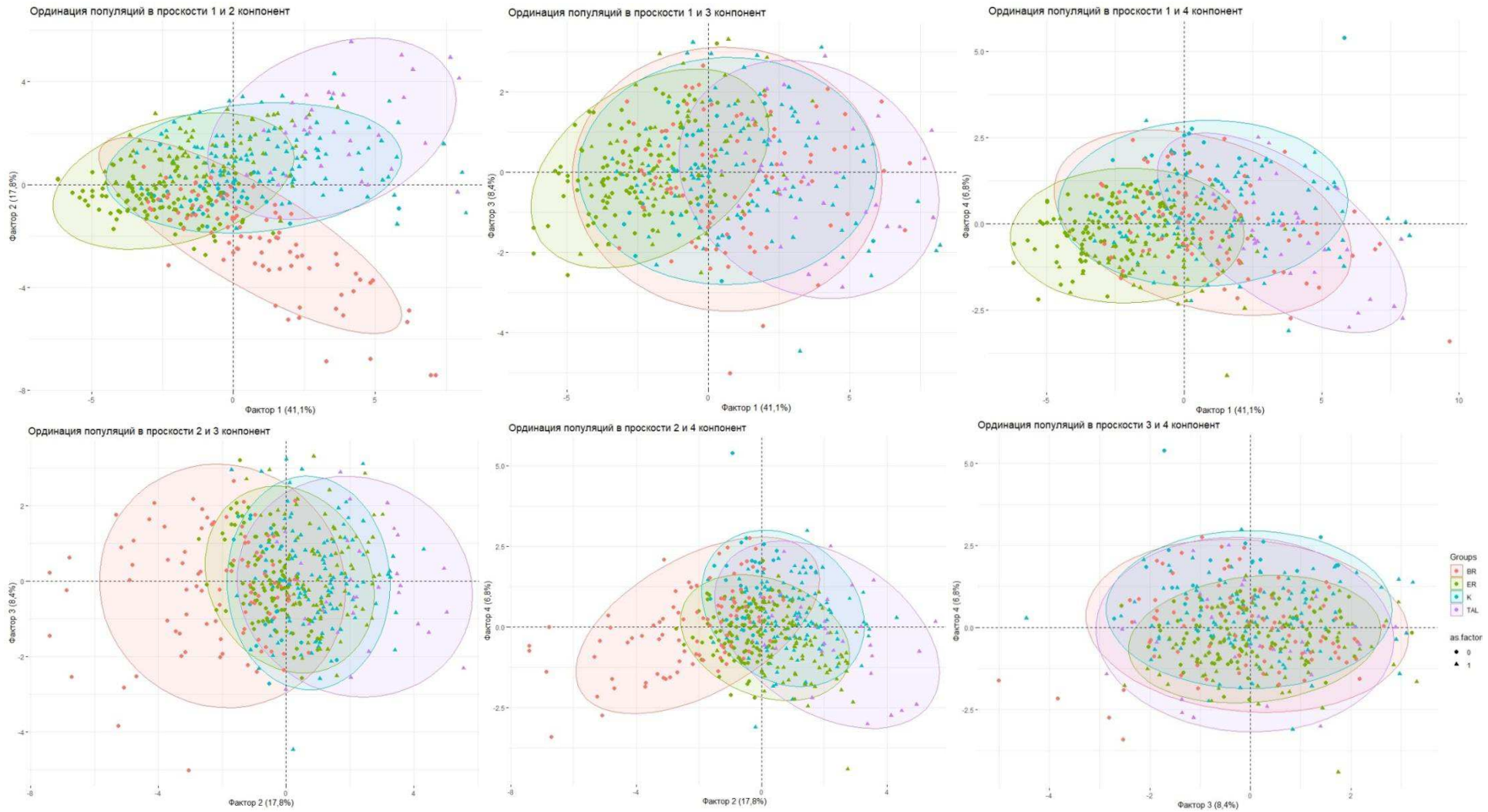


Окончание приложения В



Приложение Г


Ординация групп популяций в плоскостях основных компонент



Федеральное государственное автономное образовательное
Учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра геномики и биоинформатики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой


подпись

И.Е. Ямских
Инициалы, фамилия

« 25 » июня 2021 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Морфолого-генетический анализ видов рода *Corydalis* DC (Papaveraceae) в
Южной Сибири

Направление подготовки 04.06.01 – Биология

Профиль 06.04.01.06 – Геномика и биоинформатика


Научный
руководитель:


подпись, дата

профессор, д.б.н.
должность

Ямских И.Е.
фамилия, инициалы

Студент:


подпись, дата

ББ19-06М
номер группы

Рябова К.К.
фамилия, инициалы

Красноярск 2021