



ЕЛИСАФЕНКО Татьяна Валерьевна

**РОД *VIOLA* L. В СИБИРИ (БИОЛОГИЯ, СОХРАНЕНИЕ
ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ)**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Новосибирск – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный консультант – Дорогина Ольга Викторовна,
доктор биологических наук, профессор.

Официальные оппоненты: Абрамова Лариса Михайловна,
доктор биологических наук, профессор,
заслуженный деятель науки Республики Башкортостан,
Южно-Уральский ботанический сад-институт
обособленное структурное подразделение ФГБНУ
Уфимского федерального исследовательского
центра РАН, главный научный сотрудник;
Эбель Александр Леонович,
доктор биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский
Томский государственный университет», профессор;
Новоселова Лариса Викторовна,
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Пермский государственный
национальный исследовательский университет»,
профессор.

Ведущая организация – ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН.

Защита состоится « » марта 2019 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101. Факс: (383) 330-19-86. E-mail: botgard@ngs.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Храмова Елена Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Интродукция растений природной флоры в настоящее время проводится независимо от экономической ценности вида, так как биология, а тем более полезные свойства (декоративные, лекарственные, кормовые) многих видов еще не изучены. В Сибири произрастает почти половина российских видов рода *Viola*, из которых 43 % включены в Красные книги различного уровня: это эндемики, реликты и виды, имеющие дизъюнктивный ареал. Род *Viola* многообразен и уникален: многие виды являются диморфными, имеют два типа цветков (клеистогамные и хазмогамные). Литературные сведения по биологии многих сибирских видов рода *Viola* фрагментарны или отсутствуют. Интродукция растений методом родовых комплексов позволяет создать резервный интродукционный фонд многоцелевого использования: изучение биологии видов, решение спорных таксономических вопросов, выявление филогенетических связей и эволюционных тенденций, определение экономической ценности (декоративность, химический состав), формирование базы для реконструкции природных популяций и расширения культигенного ареала. Для некоторых видов, существование которых в природных условиях по ряду причин стало невозможным, интродукция может оказаться единственным способом их сохранения.

Цель работы. Изучить биологические особенности сибирских видов рода *Viola*, выявить их адаптационные признаки и разработать подходы для их сохранения в условиях интродукции и в природе.

В связи с этим были поставлены следующие **задачи**:

1. На основе экологической и фитоценотической приуроченности сибирских видов рода *Viola* дать для них интродукционный прогноз в лесостепной зоне, в условиях Центрального сибирского ботанического сада;
2. Определить разнообразие жизненных форм и типов побегообразования у сибирских видов рода *Viola* в природе и выявить биоморфологические признаки в интродукционном эксперименте;
3. Изучить особенности онтогенеза и ритма сезонного развития сибирских видов рода *Viola* в условиях интродукции;
4. Выявить репродуктивные адаптационные признаки на основе сравнительно-морфологического анализа хазмогамных и клеистогамных цветков, изучения ритма цветения и репродуктивной способности видов;
5. Исследовать особенности семенного размножения. Изучить морфологию плодов и семян, биологию прорастания семян. Определить влияние условий и срока хранения семян на их долговечность;
6. Модифицировать систему оценки результатов интродукционного эксперимента на примере сибирских видов рода *Viola*;
7. Выявить комплексы адаптационных признаков и основные направления их формирования в генезисе сибирских видов рода *Viola*;
8. Разработать способы сохранения разнообразия видов рода *Viola* в Сибири.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Для большинства сибирских видов рода *Viola* характерна экологическая пластичность, что обуславливает возможность расширения их культигенного ареала и сохранения в условиях интродукции.

2. Основная репродуктивная стратегия в роде *Viola* – увеличение продолжительности репродуктивного периода в течение вегетационного сезона и повышение вероятности оплодотворения. Это привело к длительному цветению, появлению бутонной автогамии в хазмогамных цветках и клейстогамии, что позволило представителям рода занять новые экологические ниши и в целом расширить ареал рода.

3. Поддержание гомеостаза на популяционном и видовом уровнях в роде *Viola* обусловлено адаптацией организма к условиям среды за счет клейстогамии, бутонной автогамии, диплохории, особенностей морфологии и биологии прорастания семян, интенсивного семенного размножения и быстрой смены поколений.

Научная новизна. Разработаны подходы для изучения интродукционных популяций в культуре и семенного размножения травянистых растений на примере сибирских видов рода *Viola*. Выявлены адаптационные признаки для видов рода, разработаны критерии оценки акклиматизации и адаптации, предложена терминология, применяемая при реконструкции природных популяций, и проведены соответствующие мероприятия. Впервые у сибирских видов рода *Viola* L. выявлены особенности онтогенеза, жизненные формы в условиях культуры, определены модели побегообразования, изучены размножение и биология цветения, проведено детальное описание морфологии семян и ультраскульптуры поверхности семенной кожуры, определены условия прорастания семян, биологическая и интродукционно-рентабельная долговечность для большинства сибирских видов, проведен анализ чисел хромосом. Описан новый вид для флоры Сибири – *V. taynensis* T. Elisafenko et Ovczinnikova.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований позволяют выработать конкретные научно-обоснованные рекомендации по сохранению генофонда 38 изученных видов рода *Viola* L., включающих редкие и эндемичные для флоры Сибири, а также декоративные и лекарственные виды. Разработанные методы изучения сибирских видов рода *Viola* применимы для изучения интродуцентов. Уточнена терминология, используемая при восстановлении природных популяций.

Методология и методы. В работе применен комплексный подход, включающий разнообразные методы исследования. Основу составляет интродукционный эксперимент методом родовых комплексов (Русанов, 1950), многие методические приемы адаптированы для изучения видов рода *Viola*, разработаны собственные схемы исследований, уточнены некоторые понятия.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены в форме докладов на 33 конференциях, из которых 24 международного уровня, и на 4 съездах Русского ботанического общества.

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами. Работа отвечает основному направлению деятельности ЦСБС СО РАН «Биоразнообразие растительного мира Сибири, его структурно-динамическая организация; разработка концепции сохранения биоразнообразия на различных уровнях его организации» и проводилась в рамках проектов: «Оценка современного состояния, устойчивое использование и сохранение генофонда *ex situ* редких и ресурсных видов растений Северной Азии», № гос. регистрации 01201282765 и «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами», № гос. регистрации АААА-А17-117012610051-5. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: «Адаптационный потенциал сибирских видов рода *Viola* L.» (№ 13-04-00351) и экспедиционного (№ 14-04-10051 к).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 64 работы, из них 19 статей в печатных изданиях, рекомендованных ВАК РФ, результаты представлены в 5 коллективных монографиях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из 2 томов: основные результаты изложены на 408 стр. в 1-м томе, который включает введение, восемь глав, заключение, выводы, списки литературы, сокращений, условных обозначений, терминов, иллюстраций, а также 49 таблиц и 79 рисунков; 2-й том содержит 10 приложений на 275 стр. Список литературы включает 466 наименований, 89 из которых – на иностранных языках. Большинство иллюстраций (схемы, рисунки, фотографии) оригинальные, выполнены автором.

Благодарности. Глубоко признательна своему первому наставнику к.б.н. Галине Павловне Семеновой за помощь и поддержку в выполнении работы, научному консультанту д.б.н., проф. Ольге Викторовне Дорогиной за продуктивное обсуждение теоретических вопросов и всемерное содействие. Благодарна за профессиональные консультации сотрудникам: МГПУ – д.б.н. В.Н. Годину, БСИ ДВО РАН – к.б.н. Т.А. Безделева, АГУ – д.б.н. М.М. Силантьевой, ЦСБС – д.б.н. В.А. Черемушкиной, руководителю Центра коллективного пользования ЦСБС А.А. Красникову и многим другим специалистам в различных областях ботаники, а также всем коллегам за помощь в создании коллекции и организации экспедиционных работ: сотрудникам ЦСБС – д.б.н. Н.И. Макуниной, д.б.н. А.Ю. Королюку, Ю.В. Овчинникову, к.б.н. Е.В. Жмудь, И.Н. Кубан; СИФиБР – к.б.н. С.Г. Казановскому, к.б.н. А.В. Верхозиной, к.б.н. Д.А. Кривенко; ботанического сада Амурского филиала БСИ – д.б.н. В.М. Старченко и Г.Ф. Дарман. Признательна моим родным за терпение, помощь и поддержку при выполнении работы.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА, ГЕОГРАФИЯ, ЭКОЛОГИЯ РОДА *VIOLA* L.

1.1. История изучения рода *Viola*

Род *Viola* L. принадлежит к семейству Violaceae Batsch. Автором рода является К. Линней, впервые описавший его в 1754 г. (Linne, 1754), номенклатурный тип рода – *V. odorata* L. Исследование рода *Viola* продолжается более 250 лет. В

главе рассмотрены 5 этапов изучения рода. Несмотря на такой длительный период, многие вопросы остаются не решенными, это связано с высоким полиморфизмом видов, малочисленностью популяций, затруднением культивирования большинства видов. Всё это обуславливает фрагментарную изученность рода в области онтогении, анэкологии, репродуктивной биологии, фитохимии.

1.2. Современная система сибирских видов рода *Viola*

Род *Viola* включает 550 видов (Ballard, 1999) и издавна признан сложным в таксономическом отношении по причине межвидовой гибридизации и полиморфизма, что затрудняет идентификацию видов (Федченко, 1915; Юзепчук, 1949). Менее половины (38 %) сибирских видов фиалок встречается в европейской части России, 11 % – выходит за пределы Евразии, четверть являются узкими или региональными эндемиками. Мы придерживаемся общепринятой системы С.В. Юзепчука (1949) и М.В. Клокова (1949) с учетом доработки В.В. Зуева (1996, 2012) и принимаем во внимание, что гибридизация в роде не слишком частое явление, исходя из биологии видов рода *Viola* и их жизненной стратегии. В дальнейшее изучение нами включены 46 видов, признанных большинством специалистов, представленных в Конспекте флоры Азиатской России (Зуев, 2012), с учетом работ К.С. Байкова (2005), В.В. Никитина и М.М. Силантьевой (2006) и описанного нами вида *V. taynensis*.

Подрод *Nomimium*. Секция *Viola*: *V. collina* Bess., *V. hirta* L., *V. taynensis* T. Elisafenko et Ovczinnikova. **Секция *Mirabiles*:** *V. mirabilis* L., *V. subglabra* (Ledeb.) Baikov. **Секция *Rosulantes*:** *V. arenaria* DC, *V. mauritii* Tepl., *V. sacchalinensis* Boiss. **Секция *Arosulatae*:** *V. accrescens* Klok., *V. acuminata* Ledeb., *V. canina* L., *V. elatior* Fries., *V. nemoralis* Kütz., *V. stagnina* Kit., *V. vadimii* Vl. Nikit. **Секция *Plagiostigma*:** *V. epipsila* Ledeb., *V. epipsiloides* A. et D. Löve, *V. palustris* L. **Секция *Violidum*:** *V. alexandrowiana* (W. Becker) Juz., *V. brachyceras* Turcz., *V. czemalensis* Zuev, *V. dactyloides* Schultes, *V. dissecta* Ledeb., *V. gmeliniana* Roem et Schultes, *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz., *V. irinae* N. Zolot., *V. jeniseensis* Zuev, *V. macroceras* Bunge, *V. milanae* Vl. Nikit., *V. patrenii* Ging., *V. selkirkii* Pursh, *V. trichosepala* (W.Becker) Juz., *V. variegata* Fisch. ex Link. **Секция *Arction*:** *V. langsдорфii* Fischer ex Ging. **Секция *Bilobatae*:** *V. amurica* W. Becker. **Подрод *Dischidium*:** *V. biflora* L. **Подрод *Chamaemelianum*:** *V. fischeri* W. Becker, *V. laszczynskyi* (Zuev) Baikov, *V. uniflora* L. **Подрод *Melanium*. Секция *Novercula*:** *V. arvensis* Murray, *V. atrovioleacea* W. Becker, *V. disjuncta* Becker, *V. tricolor* L., *V. × tigirekica* Vl. Nikit. **Секция *Caudicales*:** *V. altaica* Ker-Gawl.

1.3. Фитоценотическая и эколого-географическая характеристика сибирских видов рода *Viola*

Ареал сибирских видов рода *Viola* разнообразен: от узколокального до гольарктического. В настоящее время на территории Сибири встречается 12 эндемиков, большинство из секции *Violidum*. Максимальная видовая насыщенность

наблюдается на юге Сибири. Более половины, 27 видов, являются мезофитами, 12 видов – ксеромезофиты, два вида (представители подрода *Nomimium*) отнесены к мезоксерофитам, 5 видов – к мезогигрофитам, причем 3 из них представители одной секции *Plagiostigma*. Для большинства сибирских видов характерна экологическая пластичность, так как некоторые виды можно отнести к нескольким экологическим группам по признаку увлажнения (2–5) по сведениям авторов из разных регионов России (Куминова, 1960; Секретарева, 2004; Королук, 2006; Селедец, 2011), что может служить предпосылкой для интродукции видов методом родových комплексов в условиях лесостепной зоны г. Новосибирска.

ГЛАВА 2. ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В интродукционных центрах возможно решение широкого спектра задач, для выполнения которых используются разнообразные методы исследования. В основу работы взят метод родových комплексов Ф.Н. Русанова (1950), позволяющий выявить адаптационные признаки у видов. Для прогноза интродукции использовали: метод эколого-исторического анализа М.В. Культиасова (1953), флорогенетический метод выбора интродуцентов К.А. Соболевской (1963), метод прямого эксперимента. Коллекция формировалась с учетом экологической приуроченности видов, поэтому создавались микроэкологические условия для конкретных популяций. Для создания интродукционных популяций руководствовались лабораторно-теплично-грунтовым методом (Дюрягина, 1982), формировали деланки монокультуры (Доспехов, 1972). В дальнейшем был использован интегрированный подход для исследования рода в природных условиях и в условиях культуры. Для изучения биологических особенностей сибирских видов рода *Viola* применялись разнообразные методы на популяционном, организменном, органном и клеточном уровнях.

Для исследования семян и цветков использовали оборудование Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН – стереомикроскоп Carl Zeiss Stereo Discovery V12 и сканирующий микроскоп Hitachi TM-1000 при увеличении от 60 до 3000 раз. Для изучения семенного размножения применяли методики по семеноведению (Методические указания, 1980; Флоря, 1987; Николаева и др., 1999; Ишмуратова, Ткаченко, 2009). При описании морфологии семян использовали терминологию З.М. Артющенко и Ал.А. Федорова (1986, 1989), W. Barthlott (1981), А.Л. Буданцева (1993), Э.С. Терехина (1996). Нами сформирована фото-тека гербарных образцов фиалок крупнейших гербариев страны: ALT (АГУ, г. Барнаул), IRK (СИФИБР, г. Иркутск), LE (БИН, г. Санкт-Петербург), MHA (ГБС, г. Москва), MOSP (МПУ, г. Москва), MW (МГУ, г. Москва), NS и NSK (ЦСБС, г. Новосибирск), ТК (ТГУ, г. Томск), VBGI (БС ДВО РАН, г. Владивосток.), VLA (БПИ, г. Владивосток). При определении цикличности развития растений приняли схему, предложенную И.Г. Серебряковым (1952, 1964). При описании соцветия использовали классификацию Т.В. Кузнецовой с соавторами (1992), моделей побегообразования для рода *Viola* – классификацию

Т.И. Серебряковой и Т.В. Богомоловой (1984) с учетом рекомендаций Н.П. Савиных (2012). Жизнеспособность пыльцы определяли по методике И.Н. Голубинского (1974). Наблюдения за сезонным ритмом развития у интродукционных популяций проводили используя фенологический метод (Бейдеман, 1974) и классические работы (Борисова, 1972; Карписонова, 1985). Оценку результатов интродукционной работы выполняли по оригинальной схеме (Елисафенко, 2009), созданной на основе работы Р.А. Карписоновой (1985). Для получения данных о плоидности изучаемых видов использовали кариологический метод (Абрамова и др., 1981). Для обработки полученных результатов применяли метод вариационной статистики (Доспехов, 1972; Лакин, 1973; Плохинский, 1980; Зайцев, 1990).

Исследования проводились как с использованием классических методов и методик, адаптированных нами для изучения рода *Viola*, так и оригинальных подходов. Разработаны схемы по изучению интродукционных популяций и семенного размножения, предложены новые критерии для описания биологии семян: интенсивность энергии прорастания, интродукционно-рентабельная долговечность, уточнена терминология, используемая при восстановлении природных популяций.

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.

3.1. Состав коллекции «*Violaceae*» в Центральном сибирском ботаническом саду

Интродукция видов рода *Viola* в ЦСБС была начата в 1979 г. Г.П. Семеновой при создании коллекции «Редкие и исчезающие виды растений Сибири» (Семенова, 2001, 2007), которая включала 8 видов фиалок. Основное пополнение коллекции происходило с 2001 по 2015 гг. Большинство видов представлены материалом из природных популяций из Республики Алтай. В настоящее время коллекция состоит из 55 видов и гибридов рода *Viola* (154 популяции). Из них 38 видов (132 популяции) встречаются на территории Сибири, что составляет 83 % сибирских фиалок.

3.2. Характеристика климата районов естественных местообитаний сибирских видов рода *Viola* и района интродукции

Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск) расположен в лесостепной зоне Западной Сибири и находится в умеренно теплом, недостаточно увлажненном агроклиматическом районе (Шашко, 1985). Разнообразие климатических условий природных местообитаний видов, отражает адаптивные возможности рода *Viola*, который является космополитом. В районе интродукции более раннее установление снежного покрова, чем в 13 районах естественного произрастания, в остальных районах – примерно в те же сроки, что благоприятно сказывается на перезимовке растений. Климат Новосибирской области

отличается резкой континентальностью. Зима холодная и продолжительная, лето короткое и жаркое, весна и осень короткие. Характерной особенностью климата является неустойчивость погоды, особенно весной и осенью, а также сильная ее изменчивость по годам (Киселева, Днепровский, 1977). Начинается вегетационный период в конце апреля. Средняя продолжительность вегетационного периода – 155 дней. По многолетним данным среднегодовая температура – 0,88 °С. Среднее количество осадков – 457 мм. Распределение осадков неустойчивое. Сравнительный анализ агроклиматических данных природных местообитаний интродуцированных популяций с районом интродукции показал, что последний по температурному режиму и влагообеспечению относительно благоприятен для интродуцируемых растений.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA*

4.1. Морфология основных вегетативных структур

Корневая система сибирских видов рода *Viola* чаще представлена системой главного корня, а также могут развиваться и кладогенные (придаточные) корни на корневище, в исключительном случае – в узлах и междоузлиях столонов. Степень ветвления побега зависит от экологических условий произрастания. В условиях культуры годичный побег ветвится до 2–3-го порядка. Для 40 сибирских видов рода *Viola* (78 %) характерно формирование укороченных скелетных побегов, у 6 сибирских видов (13 %) образуются только удлиненные побеги (секция *Arosulatae*, кроме *V. acuminata*). Морфологическая структура листьев обладает большой изменчивостью в пределах рода. В большинстве случаев листья цельные, исключение составляют *V. dactyloides* (пальчато-рассеченная листовая пластинка), *V. dissecta* и *V. milanae* (глубоко рассеченная листовая пластинка), *V. incisa* (надрезанная листовая пластинка). Форма листовой пластинки разнообразна – от почковидной до узко треугольной: встречаются округлые, округло-почковидные, сердцевидно-округлые, широкотреугольные, широкояйцевидные, треугольно-яйцевидные, яйцевидные, яйцевидно-ланцетные, овальные, эллиптические, ланцетные. Окраска листовых пластинок у изученных видов имеет различные оттенки зеленого цвета. У видов *V. arenaria*, *V. variegata*, *V. ircutiana* листовые пластинки с нижней стороны вдоль жилок часто с фиолетовой, антоциановой окраской. У большинства видов листья с выраженным черешком. У растений с удлиненными и розеточными побегами длина черешков нижних стеблевых и розеточных листьев часто превышает длину листовых пластинок, в то время как в верхней части удлиненного побега равны им или же черешок не выражен и лист почти сидячий. Все листья имеют прилистники. Прилистники выполняют функцию защиты вегетативной и генеративной почки, чаще всего листовая пластинка листьев весенней генерации недоразвита до такой степени, что прилистники превосходят ее по размеру. Черепитчатое почкосложение и складчатое листосложение повышают эффективность функции защиты

почки. У некоторых видов (секция *Arosulatae*, секция *Mirabiles*, подрод *Chamaemelanium*) в базальной части моноциклического побега или годичного прироста полициклического побега формируются чешуевидные листья.

4.2. Модели побегообразования сибирских видов рода *Viola*

Одна из основных характеристик модели побегообразования (МП) у видов рода *Viola* – расположение цветков относительно скелетного побега, соответственно которому выделяются двухосные и трехосные растения (Серебрякова, Богомолова, 1984). На основании этого свойства и типа нарастания системы скелетных побегов нами выявлено 4 типа МП и один промежуточный тип для сибирских видов рода *Viola*. В моноподиальной розеточной модели выделено 3 варианта. Преобладающая модель – моноподиальная розеточная, двухосная.

Тип 1 – моноподиальная розеточная модель.

Вариант 1. Двухосная моноподиальная розеточная модель. Подрод *Nomimium*, секция *Viola* – *V. collina*, *V. hirta*; вся секция *Violidum* – *V. alexandrowiana*, *V. brachyceras*, *V. czemalensis*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. gmeliniana*, *V. incisa*, *V. ircutiana*, *V. irinae*, *V. jenseiensis*, *V. macroceras*, *V. milanae*, *V. patrenii*, *V. selkirkii*, *V. trichosepala*, *V. variegata*; секция *Caudicales* – *V. altaica*.

Вариант 2. Трехосная моноподиальная розеточная модель. Подрод *Nomimium*: секции *Bilobatae* – *V. amurica*; *Rosulantes* – *V. mauritii*, *V. arenaria*, *V. sacchalinensis*; подрод *Dischidium* – *V. biflora*; подрод *Chamaemelanium* – *V. fischeri*, *V. laszinskyi*, *V. uniflora*.

Вариант 3. Двухосно-трехосная моноподиальная розеточная модель. Подрод *Nomimium*, секции *Viola* – *V. taynensis* и *Plagiostigma* – *V. palustris*.

Тип 2 – моноподиальная полурозеточная модель. Двухосно-трехосная. Подрод *Melanium*, секция *Novercula* – *V. arvensis*, *V. tricolor*.

Тип 3 – моноподиальная длиннопобеговая модель. Двухосная. Подрод *Nomimium*, секция *Plagiostigma* – *V. epipsiloides*, *V. epipsila*.

Тип 4 – симподиальная длиннопобеговая модель. Двухосная. Подрод *Nomimium*, секция *Arosulatae* – *V. accrescens*, *V. acuminata*, *V. canina*, *V. elatior*, *V. nemoralis*, *V. stagnina*; подрод *Melanium*, секция *Novercula*: *V. disjuncta*, *V. atroviolacea*.

Промежуточный тип. Двухосно-трехосная модель с чередованием моноподиального и симподиального нарастания системы скелетных побегов. Подрод *Nomimium*, секции *Mirabiles* – *V. mirabilis*, *V. subglabra* и *Arction* – *V. langsдорфii*.

Нами выявлены основные принципы побегообразования, характерные для видов рода *Viola*. В пазухах низовых ассимилирующих и чешуевидных листьев закладывается почка возобновления, из нее формируется побег последующего порядка, но она может переходить в спящую почку. В пазухах срединных ассимилирующих листьев заложены две сериальные почки, из которых развиваются следующие типы побегов. Из нижней генеративной почки образуются специализированные генеративные побеги (у трехосных растений) или одиночные цветки с прицветниками (у двухосных растений). Из второй почки, в зависи-

мости от вида растения развиваются: у моноциклических специализированных генеративных побегов и однолетников – генеративные удлиненные побеги следующего порядка; у розеточных полициклических побегов – генеративно-вегетативные побеги последующего порядка, повторяющие структуру главного побега, или становится спящей почкой. В природе ветвление скелетной системы побегов необильно. Побеги последующих порядков образуются из спящих почек на корневище ниже розетки листьев текущего года. В условиях культуры почки возобновления могут трогаться в рост в тот год, когда сформировались, после того как засохнет генеративный побег. Боковые генеративные побеги моноциклические. На корневище всегда имеется много жизнеспособных спящих почек. Моноциклические генеративные побеги ветвятся только до 3-го порядка. В природе моноциклические побеги редко ветвятся. В условиях культуры в многолетней системе корневищ наблюдается неоднократное перевершинивание. В условиях культуры у видов секций *Mirabiles* и *Arosulatae* выявлено большое число адвентивных почек на корнях, которые не реализуются.

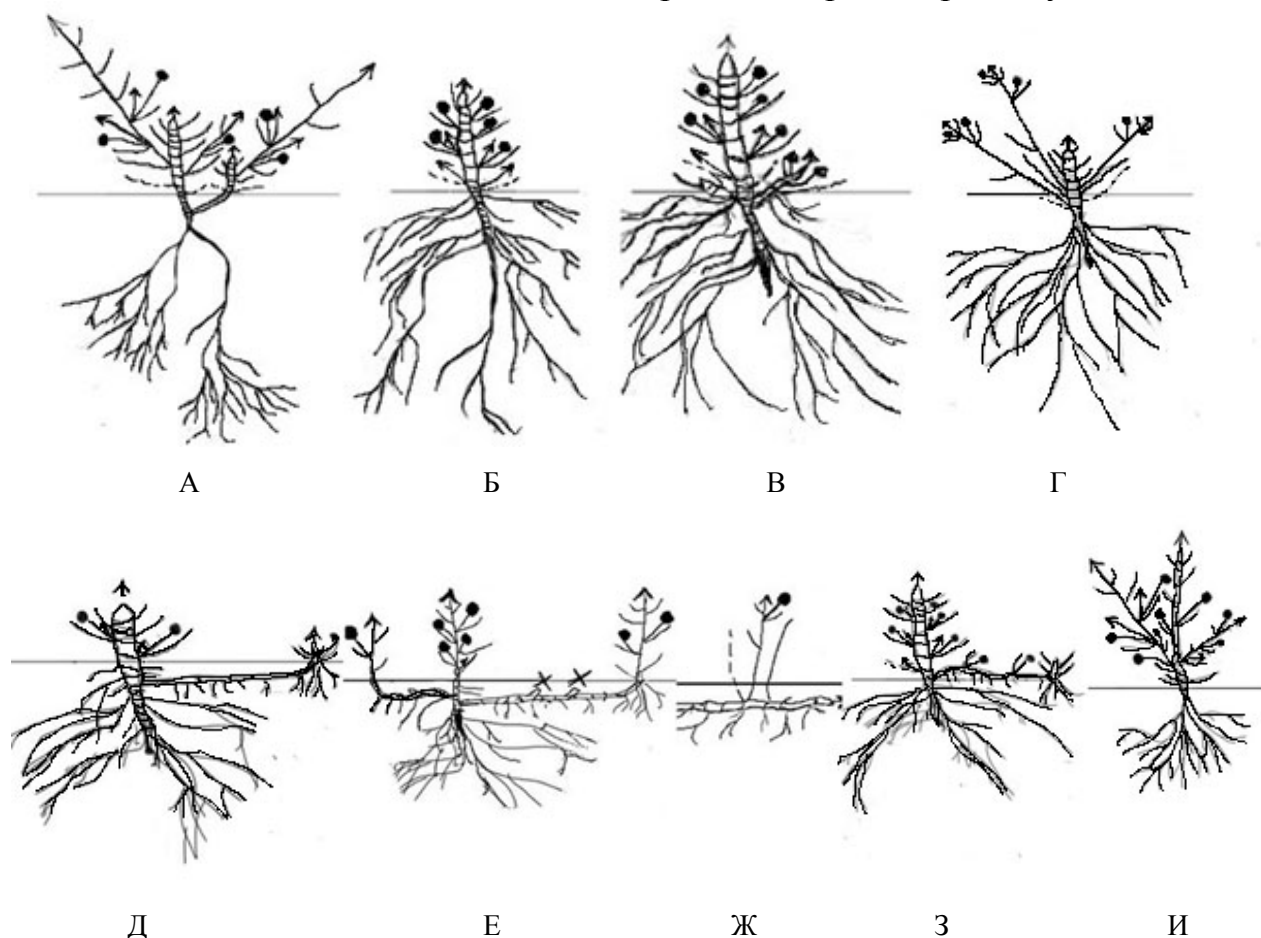


Рисунок 1 – Основные жизненные формы сибирских видов рода *Viola*.

А-З – многолетники: А – стержнекорневые, Б – короткокорневищно-стержнекорневые моноподиально нарастающие; В – короткокорневищные с пазушными цветками; Г – короткокорневищные с удлиненными генеративными побегами; Д – длиннокорневищные с пазушными цветками; Е – длиннокорневищные с плагиотропным скелетным побегом; Ж – длиннокорневищные с удлиненными специализированными генеративными побегами; З – столонообразующие; И – однолетники. ↑ – конус нарастания, - - - - отмерший лист, ● – плод или цветок, Х – отмерший конус нарастания, — — — лист

4.3. Морфология соцветия

Наиболее подробно в рамках изучения моделей побегообразования морфология соцветия на примере европейских фиалок рассмотрена Т.И. Серебряковой и Т.В. Богомоловой (1984). В условиях культуры у изученных видов нами выделено три структурных типа соцветий согласно работам Серебряковой и Богомоловой (1984), а также Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимонина (2017).

1. Открытая, интеркалярная, фрондозная кисть, встроенная в полициклический розеточный побег. Флоральная единица – редуцированная кисть до одиночного цветка. Подрода *Nomimium* (секции – *Plagiostigma*, *Viola*, *Violidum*), подрод *Melanium* (секция *Caudicales*) (Рисунок 1, Б).

2. Открытая, интеркалярная, фрондозная двойная или тройная кисть, встроенная в полициклический розеточный побег, причем специализированные генеративные побеги – псевдотерминальная кисть (простая или двойная). Подрод *Nomimium* (секции *Arction*, *Bilobatae*, *Mirabiles*, *Rosulantes*), подрод *Dischidium* (Рисунок 1, А). В условиях культуры у видов секции *Novercula* (подрод *Melanium*) разветвление может происходить в базальной части до 3-го порядка, в результате образуется метелка.

3. Открытая псевдотерминальная простая или двойная кисть с ограниченным ростом на моноциклических удлинённых побегах. Подрод *Nomimium* (секции *Arosulatae*), подрод *Chamaemelanium* (Рисунок 1, Ж).

4.4. Жизненные формы

Анализ жизненных форм (ЖФ) сибирских видов проведен на основе собственных исследований, созданной фототеки рода *Viola* из крупнейших гербариев страны и литературных данных. Для рода *Viola* характерно разнообразие ЖФ, выделено 10 основных биоморф:

Тип I. Травянистые поликарпики.

Класс 1. Стержнекорневые многолетники.

Подкласс 1. Стержнекорневые (*V. arenaria*).

Подкласс 2. Короткокорневищно-стержнекорневые.

Группа 1. Моноподиальное нарастание системы скелетных побегов (*V. dissecta*)

Группа 2. Симподиальное нарастание скелетных побегов (*V. nemoralis*).

Класс 2. Короткокорневищные многолетники.

Группа 1. Моноподиальное нарастание системы скелетных побегов (*V. hirta*).

Группа 2. Чередование моноподиального и симподиального нарастания системы побегов (*V. mirabilis*).

Класс 3. Длиннокорневищные многолетники (*V. epipsila*).

Класс 4. Столонообразующие многолетники (*V. taynensis*).

Класс 5. Корнеотпрысковые многолетники (*V. stagnina*).

Тип II. Травянистые монокарпики (*V. arvensis*).

Группа 1. Озимые.

Группа 2. Яровые.

Большинство сибирских видов рода являются поликарпиками (44 вида – 96 %), у растений 37 видов (80 %) может образовываться розетка листьев, 2 вида являются столонообразующими многолетниками, 8 длиннокорневищных и 9 корнеотпрысковых видов. Генеративные побеги – моноциклические, отмирают на зиму (кроме видов секции *Rosulantes*). В условиях культуры большинство видов являются гемикриптофитами. Разнообразие ЖФ для сибирских видов рода в целом, и изменчивость признаков биоморфы в зависимости от условий произрастания позволило занять разные экологические ниши представителям рода в сообществах умеренных широт. Нами отмечены следующие изменения признаков биоморфы в условиях интродукции: длинное корневище → короткое корневище; корнеотпрысковость → большое число адвентивных почек переходит в состояние спящих; стержнекорневая система → развитие большого числа придаточных корней на вертикальном корневище с выраженным главным корнем и короткое корневище с придаточными корнями, главный корень не выражен; многолетники → малолетники; полицентричность → моноцентричность; геофиты → гемикриптофиты.

У сибирских видов данного рода выявлены признаки, связанные у одних – с произрастанием предковых форм в теплом климате (зимнезеленность, длительный рост побегов до конца вегетационного сезона с образованием клейстогамных цветков, часто – открытые почки), у других – с приспособлением к более умеренному сезонному климату и разнообразным ценотическим условиям (переходы к летнезеленности, образование почечных чешуй, геофитизация).

4.5. Онтогенез

В большом жизненном цикле растений сибирских видов рода *Viola* в условиях культуры, мы выделили четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и восемь возрастных состояний: покоящиеся семена, проростки, ювенильное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное, субсенильное. Для изученных видов в условиях культуры характерен ускоренный и неполный онтогенез по сравнению с онтогенезом в природных условиях: не выделяется имматурное онтогенетическое состояние, отсутствуют растения сенильного состояния. У растений большинства видов (секции *Viola*, *Rosulantes*, *Violidum*) прегенеративный период проходит в течение первого года. У растений секций *Mirabiles* и *Arosulatae* генеративный период наступает на второй год. Для многих видов онтогенез в условиях культуры заканчивается в генеративном периоде. Несмотря на разнообразие онтогенеза у большинства видов разных секций, каждая особь проходит следующие морфогенетические этапы: первичный побег, куст, рыхлый куст или компактный клон. Партикуляция особей выражена не во всех секциях. Характерно, что число метамеров моноциклических генеративных побегов в условиях культуры не отличается от растений природных популяций. Ассимиляционный аппарат увеличивается за счет числа побегов и порядка ветвления. В естественных сообществах ветвление скелетных побегов из спящих почек позднее и нерегулярное, в культуре этот процесс регулярный и ранний, начинается на 1–2-й год.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA*

5.1. Клейстогамия

Для представителей двух подродов – *Nomimium* и *Dischidium* характерно наличие двух типов цветков – клейстогамные (КЦ) и хазмогамные (ХЦ) (Рисунок 2), это диморфные виды, у видов других подродов (*Chamaemelianum* и *Melianium*) образуется один тип цветков – хазмогамные, это мономорфные виды. Клейстогамия – это состояние цветка, когда он не раскрывается, но образует семена, благодаря самоопылению, крайней форме автогамии. Клейстогамия широко распространена у дикорастущих и культурных растений. Она обнаружена у 287 видов однодольных (24 рода из 6 семейств) и двудольных (42 рода из 23 семейств) растений, что составляет 0,06 % видов среди покрытосеменных (Lord, 1981). У рода *Viola* – облигатная клейстогамия.

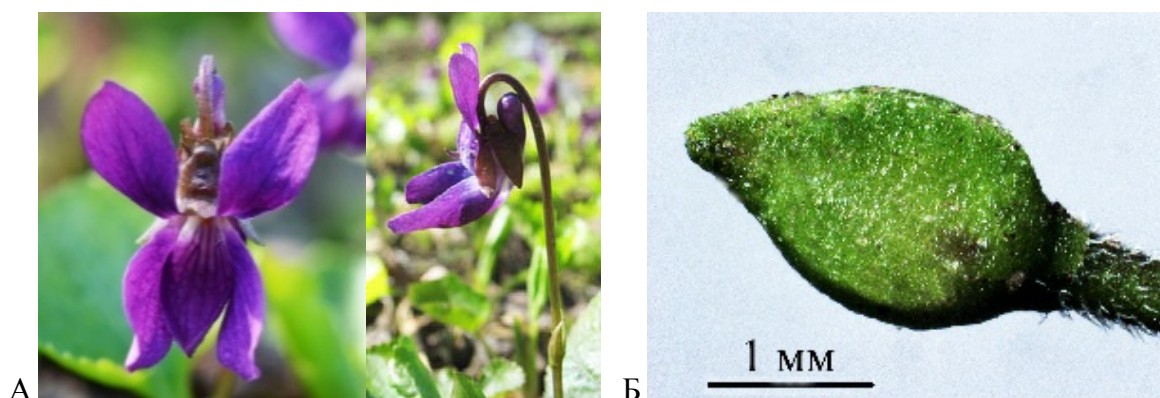


Рисунок 2 – Хазмогамный (А) и клейстогамный (Б) цветки *V. taynensis* (секция *Viola*)

5.2. Сравнительно-морфологический анализ хазмогамных и клейстогамных цветков

Генеративная почка у большинства фиалок открытого типа защищена от неблагоприятных факторов (пониженные температуры, фитофаги) только прицветничками и формирующимся листом с прилистниками, которые выполняют защитную функцию. Бутон ХЦ яйцевидной формы, рыхлый с тупой верхушкой из-за хорошо развитого венчика, а бутон КЦ и цветок могут быть плотными и узкими (секции *Mirabiles*, *Rosulantes*, *Arosulatae*), треугольными и продолговатыми (секция *Plagiostigma*, подрод *Dischidium*) или яйцевидными (секции *Viola*). Узкие бутоны КЦ и цветки имеют плотно сомкнутые чашелистики часто с пленчатой мембраной по краю, что обеспечивает более плотное прилегание чашелистиков друг к другу и предотвращение значительного понижения влажности внутри цветка. В результате внутри КЦ формируется микроклимат, благоприятный для прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок из тычинок. У видов секций *Arosulatae* и *Violidum* (большинство видов) чашечка

сложена из черепитчато расположенных чашелистиков, а у видов секций *Viola* и *Mirabiles*, подродов *Dichidium*, *Chemamelanium*, *Melanium*, некоторых видов секции *Violidum* чашелистики имеют створчатое расположение. Диаметр чашечки варьируется от 0,7 (*V. ircutiana*) до 2,4 см (*V. dissecta*). Значения этого признака у хазмогамных и клейстогамных цветков либо не имеют достоверных различий, как у большинства видов секции *Violidum*, либо у хазмогамных цветков он на 3–4 мм больше, чем у клейстогамных, как у видов секций *Mirabiles* и *Rosulantes*. Нижние чашелистики у хазмогамных цветков отогнуты вниз, так как между ними проходит шпорец, у клейстогамных цветков они плотно прижаты к плоду. Данный признак сохраняется при плодоношении, что позволяет отличать плоды, образованные клейстогамными и хазмогамными цветками. Размеры цветка некоторых видов превышают указанные во флористических сводках, что связано с произрастанием в условиях культуры, также несколько различается окраска венчика, которая является либо полиморфным признаком, либо проявлением модификационной изменчивости, так как зависит от условий произрастания. ХЦ состоит из пяти неравных подпестичных свободных лепестков, самый нижний непарный лепесток имеет шпорец, где скапливается нектар, выделяемый двумя нектарниками.

У КЦ происходит редукция лепестков, можно видеть только их зачатки, но у *V. alexandrowiana* и *V. mirabilis* сохраняется и чешуевидный шпорцевый лепесток уменьшенных размеров. Недоразвитый венчик представлен бесцветными или слабо окрашенными лепестками овальной, продолговатой, линейной формы, нитевидными, от пяти (например, секции *Viola* и *Mirabiles*) до полного их отсутствия. Длина КЦ в 2–3 раза меньше, чем ХЦ и определяется длиной самого крупного чашелистика (нижнего).

Андроцей у ХЦ пентамерный, тычинки с двумя пыльниками супротивны чашелистикам, раздвинутые снизу, сомкнутые сверху, сидячие, тычиночные нити сильно укороченные. У КЦ андроцей встречается разной степени редукции: от двух полноценно развитых нижних тычинок до пяти с тремя неполноценно развитыми боковыми и верхней тычинками. Также у КЦ уменьшается размер пыльников, количество пыльцы, формируется тычиночная нить, отсутствуют нектарники.

Гинецей у видов данного рода – паракарпный, состоит из трех сросшихся плодолистиков. Нами установлено, что редукция гинецея у КЦ выражается в отсутствии специфического строения рыльца у всех изученных видов (Рисунок 3, А), столбик крючкообразно изогнут и на дистальном конце формируется отверстие. При этом не образуются разнообразные папиллы на столбике и валикообразные и лопастевидные структуры рыльца как у ХЦ (Рисунок 3, Б). Таким образом, наблюдается единообразие в структуре гинецея у КЦ изученных видов, и видовые диагностические признаки в роде следует основывать на строении ХЦ. Завязь верхняя одногнездная, сидячая трехгранная, округлая или яйцевидная с многочисленными анатропными семязачатками (32–67) на париетальных плацентах. У большинства изученных видов завязь голая, но может быть и опушенная (секция *Viola*, *V. trichosepala*).

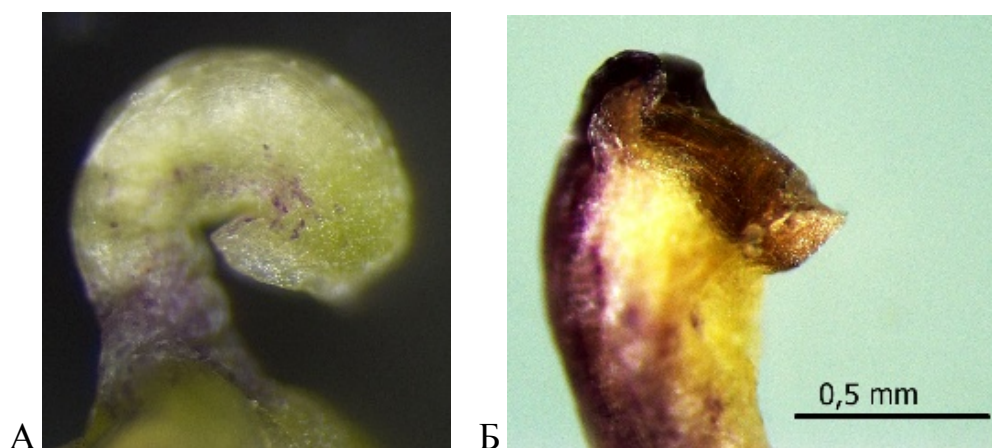


Рисунок 3 – Рыльце клейстогамного (А) и хазмогамного (Б) цветков *V. czemalensis*

Развивая идеи В.В. Никитина о тенденциях морфологической эволюции в роде *Viola* (Никитин, 2002г) и учитывая работы по клейстогамии (Верещагина, 1980; Lord, 1981; Mayers, Lord, 1983), мы выделяем два эволюционных направления в биологии цветения в роде *Viola*. Первое направление ориентировано на энтомофильное опыление. На морфологическом уровне у всех видов для ХЦ характерны черты энтомофилии: визуальные аттрактанты (расположение лепестков, окраска венчика с темными прожилками); химические аттрактанты – аромат; специфические структуры (наличие нектарников, шпорца, бородак на лепестках); пространственная конфигурация андрогнея и гинецея. Второе эволюционное направление связано со снижением энергетических затрат за счет формирования менее энергозатратных КЦ. Клейстогамия для рода *Viola* является альтернативным способом образования семян. Для всех изученных видов при клейстогамии характерны: редукция органов цветка, специфическая структура гинецея и андрогнея, обеспечивающая автофилию и автогамию, а также самосовместимость.

5.3. Опыление и оплодотворение

Общая схема образования пыльцы у КЦ и ХЦ во многих видах рода *Viola* одинакова и подробно изучалась рядом авторов (Верещагина, 1980, 1983; Lord, 1981). Пыльцевое зерно исследуемых видов секции *Violidum* – округлое, молочно-белого цвета, трехпоровое, в одну пору прорастает пыльцевая трубка. Процент жизнеспособной пыльцы среди изученных видов варьировал от 21 до 74. Механизм опыления у изученных видов не отличается от общей схемы опыления видов рода *Viola* (Beattie, 1969). Пыльники у ХЦ вскрываются интрорзно (продольно), при этом конфигурация андрогнея и гинецея препятствует самоопылению. Однако для видов секции *Novercula* подрода *Melanium* характерна бутонная автогамия, а ксеногамия происходит по остаточному принципу. Эмбриологическая особенность клейстогамии – синхронность развития пыльцы и зародышевых мешков (Верещагина, 1980). У КЦ пыльники вскрываются вверху, там же происходит контакт с рыльцем. Пыльцевые трубки проникают непосредственно из пыльника в рыльцевую полость. В КЦ процесс оплодотворения

происходит сразу за опылением. Соотношение числа пыльцевых зерен и числа семязачатков (P/O) у КЦ изученных видов – 6–36, у мономорфного вида *V. arvensis* – 36, что соответствует по шкале R. Cruden (1977) облигатной автогамии (у данного вида – бутонная автогамия). У ХЦ изученных видов выявлены P/O – 256–293, это промежуточные значения между факультативной автогамией и факультативной ксеногамией, что подтверждает наличие смешанного опыления (автогамии и ксеногамии) в хазмогамных цветках.

5.4. Особенности ритма сезонного развития растений в условиях культуры

Отрастание и цветение у двухосных, розеточных и длиннокорневищных растений с полициклическими побегами начиналось раньше (после схода снежного покрова, в конце апреля – начале мая), чем у трехосных, длиннопобеговых растений с моноциклическими побегами (первая половина мая). У сибирских видов генеративные почки почти полностью сформированы осенью, начало цветения весной определяется температурным режимом (сумма положительных температур выше 5 °C). Самыми первыми цвели зимнезеленые розеточные растения. Изученные виды зацветают раньше, чем начинается интенсивный рост листьев. Однако, так как почки открытые и защищены только полусгнившими остатками летних и осенних листьев, бутоны и цветки подвержены влиянию низких температур весной и осенью. Нами установлена длительная продолжительность фенофаз (вегетации, цветения, диссеминации) у сибирских видов рода *Viola*. Подобные особенности отражают тропическое происхождение семейства (Ворошилов, 1960), а также являются следствием процесса адаптации растений в условиях культуры.

Нами установлено, что тип цветения определяется 4 факторами: фотопериодом, температурой, онтогенетическим состоянием и жизненностью растения. Температурный фактор кроме этого влияет на время, период и интенсивность цветения. Так, инициацией формирования ХЦ служит уменьшение фотопериода до 15 ч в середине августа в сочетании с суточными перепадами температуры и заморозками. При благоприятных погодных условиях осенью или при повышении температуры весной реализовалось хазмогамное цветение. Однако наблюдались всплески единичного хазмогамного цветения в начале уменьшения длинного фотопериода. Установлено, что факторами-ингибиторами хазмогамного цветения являются понижение температуры, старое генеративное онтогенетическое состояние растений, гибридное происхождение и смена экологических факторов при переносе в условия интродукции. У мономорфных видов хазмогамные цветки закладываются либо только осенью и зацветают весной (подрод *Chamaemelum*), либо непрерывно в течение всего сезона (подрод *Melanium*). По сезонному ритму большинство изученных видов являются весенне-хазмогамноцветущими или весенне-осенне-хазмогамноцветущими, весенне-летне-осенне-клейстогамноцветущими или весенне-летне-клейстогамноцветущими, длительновегетирующими с непрерывной репродукцией и с длительной диссеминацией (до 120 дней) в период вегетации. Моно-

морфные виды – гемиэфемероиды (подрод *Chamaemelanium*) и однолетники с непрерывным цветением и диссеминацией (секция *Novercula*).

В результате изучения особенностей биологии цветения установлено, что расширение ареала рода от тропического до умеренных широт обусловлено основными двумя эволюционными линиями в биологии цветения: непрерывное хазмогамное цветение с факультативной автогамией и непрерывное клейстогамное цветение с облигатной автогамией в сочетании с кратковременным хазмогамным цветением. Гемиэфемероиды с кратковременным хазмогамным цветением и облигатной ксеногамией явились промежуточной группой. Нами выделены три группы адаптационных преобразований (морфологические, динамические и ритмологические) в этих эволюционных линиях.

Морфологическая группа преобразований наиболее разнообразна. Эволюционное направление, связанное с энтомофилией ХЦ, выражается в увеличении степени зигоморфности, усложнении формы столбика (изгиб, наличие папилл, конфигурация рыльца), окраске венчика, усложнении формы нектарников (папиллы), обилии бородок на лепестках, взаимном расположении андрогнея и гинецея. Все это приводит к увеличению вероятности ксеногамии. Развитие второго эволюционного направления привело к развитию клейстогамии, и основывается на экономии ресурсов для опыления и оплодотворения, а также создании условий для автогамии. Это выражается в редукции всех органов у КЦ, специфической конфигурации андрогнея и гинецея, обеспечивающей контактную автогамию, уменьшении количества пыльцы и величины Р/О (соотношение числа пыльцевых зерен и числа семязачатков), однообразии структуры пыльцевых зерен и уменьшении числа апертур. Специфическое строение чашечки – черепитчатое расположение чашелистиков и мембрана на них, обуславливает плотное прилегание чашелистиков и формирование микроклимата в КЦ. Всё это приводит к значительной энергетической выгоде при образовании семян от КЦ.

Динамическая группа адаптационных преобразований включает разновременное созревание мужских и женских генеративных органов (протандрия) у ХЦ, синхронность развития микро- и мегаспор, последовательное и непрерывное опыление и оплодотворение у КЦ, а также высокий гетероморфизм пыльцы, обуславливающий разное время существования пыльцы, скорость прорастания пыльцы и длину пыльцевой трубки у ХЦ и КЦ.

Ритмологическая группа адаптационных преобразований признаков отражается в специфичности и разнообразии феноритмов. Для изученных диморфных видов характерно двойственное отношение к продолжительности фотопериода. В фазе формирования бутонов хазмогамных цветков в естественных условиях растения можно отнести к длинно-короткодневной стенофотопериодической группе, в фазе формирования бутонов клейстогамных цветков – к нейтральной группе. У мономорфных видов (образуются только хазмогамные цветки) отмечено нейтральное отношение к длине фотопериода для инициации цветения. Повторное цветение ХЦ у диморфных видов также может быть отнесено к адаптационным признакам, так как неустойчивость сроков хазмогамного цветения позволяет расширить периоды ксеногамного

опыления и, таким образом, увеличить разнообразие генотипов. Клейстогамное цветение для рода *Viola* является преобладающим альтернативным способом образования семян. Сочетание ксеногамии и автогамии позволило расширить зону толерантности видов к экологическим факторам и обеспечило их выживание при изменении условий обитания в историческом прошлом и при интродукции в настоящее время.

ГЛАВА 6. РАЗМНОЖЕНИЕ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA*.

Нами определены необходимые приемы для изучения семенного размножения видов рода *Viola* с использованием традиционных методик, модифицированных для конкретных видов.

6.1. Плоды

Плод видов рода *Viola* – паракарпная трехчленная одногнездная многосеменная коробочка от округлой до продолговатой формы с тремя париетальными блестящими зелеными плацентами. В основном, плоды рода *Viola* вскрываются ксерохазически при подсыхании плода по спинным жилкам плодолистиков тремя лодочкообразными створками, которые после растрескивания плода у большинства видов сразу же схлопываются с разбрасыванием семян (кроме секции *Viola*). Нами установлена наибольшая дальность полета семян – 3,5 м. Результативность такого типа распространения семян (автомеханохория) зависит от погодных условий: осенью или после дождя семена осыпаются возле материнского растения, поэтому распространение семян в течение вегетационного сезона охватывает площадь непосредственно от материнского растения до 2,0–3,5 м от него. Плоды видов секции *Viola* не выносятся над подстилкой, а лежат на земле, их створки не схлопываются, вскрывание плода обусловлено расхождением створок из-за увеличения размера семян. У этих видов тип распространения семян – мирмекохория. Привлечением муравьев для распространения семян служит развитый присемянник (ариллоид). Он есть у всех семян в роде *Viola*, но развит в разной степени. У облигатных мирмекохоров (секции *Viola*) он равен длине семени, у остальных видов, которые являются диплохорами, – он менее 1/3 длины семени. Длина плода у изученных видов от 0,3 (*V. arvensis*, *V. irtutiana* и *V. tricolor*) до 2,0 см (*V. dactyloides*). Длина плода почти равна ширине (*V. milanae*, *V. hirta*) или может превышать ширину в 2 раза (*V. acuminata*, *V. dissecta*, *V. elatior*). Отношение ширины к длине плода (I_f) определяет его форму. Мы выделили плоды: округлые – $I_f > 0,8$, овальные – $I_f = 0,4–0,8$ и продолговатые – $I_f = 0,2–0,4$. Плоды одного вида могут значительно варьировать по форме и размерам. У плодов от ХЦ на верхушке находится прямой столбик, которого нет у плодов от КЦ. На верхушке плода от КЦ имеется маленький столбик, согнутый крючком. Более крупная чашечка характерна для ХЦ, а отношение длины плода к диаметру чашечки больше у коробочек от КЦ.

6.2. Семена

В завязях цветков изученных видов семязачатки многочисленные, анатропные краппинуцеллятные. В каждой коробочке имеется от 10 (*V. biflora*) до 70 семязачатков (*V. patrenii*). Семена изученных видов имеют сходное строение (Рисунок 4). Они обратнойцевидной формы разной степени удлиненности, что выражается в разном отношении ширины семени к его длине, которое варьирует от 0,5 до 0,8. Семена от 1,11 (масса 1000 семян – 0,34 г) до 3,00 мм длиной (масса 1000 семян – 5,20 г). Семена блестящие, у некоторых видов ослизняются при намокании (подрод *Melanium*). Цвет семенной кожуры разных оттенков коричневого (от орехового и кремового до темно-каштанового). На семенах сформирован присемянник типа ариллоида (ложный ариллус), относится к каррукуле (находится у микропиле) и является элайсомой, то есть образован структурой, которая служит для привлечения муравьев и, таким образом, способствует мирмекохории. Кроме видов секции *Viola* крупный присемянник выявлен у *V. macroceras* и *V. czemalensis* (секция *Violidum*). Спермодерма (семенная кожура) у большинства видов мягкая. Наиболее плотная кожура у видов подрода *Chamaemelanium* и некоторых видов подрода *Nomimium*. На поверхности спермодермы выделяется халазальная область (напротив микропиле) и отчетливо выражено рафе (семенной шов). Семя с обильным эндоспермом белого цвета, который у большинства видов рыхлый. Эндосперм повторяет форму семени и составляет от 70 до 90 % длины семени. В области халазы на эндосперме имеется группа пигментированных клеток (гипостаза). Она присуща семязачаткам большинства цветковых растений и мультифункциональна (Батыгина, Шамров, 1994).

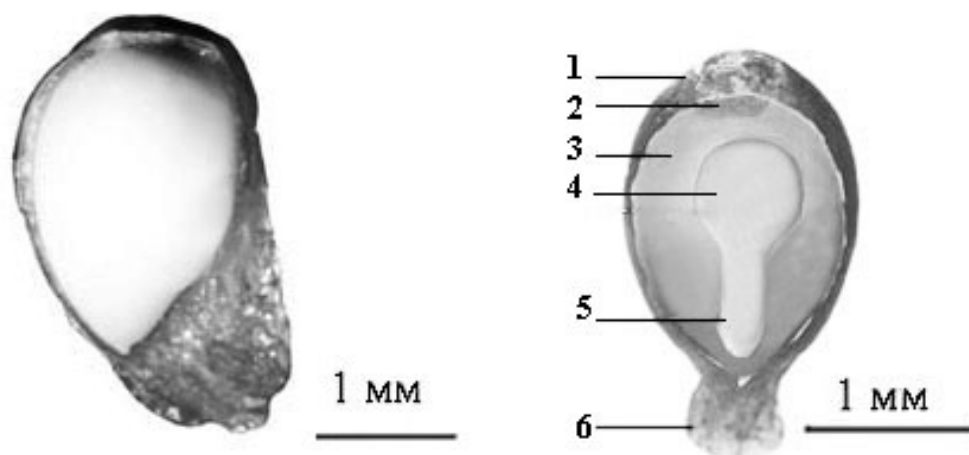


Рисунок 4 – Строение семени видов рода *Viola*.

Условные обозначения: 1 – семенная кожура, 2 – гипостаза, 3 – эндосперм, 4 – семядоли, 5 – радикула (зародышевый корешок), 6 – ариллоид (присемянник)

Зародыш крупный, прямой, от почти палочковидного до лопатовидного, дифференцированный в разной степени, белый или зеленый. Длина зародыша

у большинства семян составляет более 80 % от длины семени. Семядоли сидячие, граница между радикулой (зародышевый корешок) и семядолями не у всех видов четко выражена. Длина семядолей почти равна их ширине у всех видов и составляет половину длины зародыша. Нами установлено, что среди 39 изученных видов в зрелых семенах встречаются как хлорофилльный, так и безхлорофилльный зародыш. У видов большинства секций в зрелых семенах обнаружен хлорофилльный зародыш (20 видов), а у видов секций *Viola*, *Rosulantes*, *Violidum* – белый или светло-зеленый зародыш (19 видов). Установлено, что форма, размеры и дифференцированность зародыша в зрелых семенах не связаны с его окраской. Выявлена изменчивость окраски хлорофилльного зародыша в зрелых семенах. Отмечено, что у большинства видов более интенсивно окрашен зародыш летнего сбора. Установлено для *Viola acuminata*, что хлорофилльный зародыш характерен для свежесобранных семян и сохраняется по крайней мере 6 лет при сухом хранении, что превышает биологическую долговечность семян.

На морфологические признаки у изученных видов срок сбора семян не оказывает значительного влияния. Нами установлено, что нет явной зависимости структуры и размеров семян от ХЦ и КЦ.

6.3. Ультраскульптура поверхности спермодермы

Нами выявлена межпопуляционная изменчивость первичной поверхности спермодермы, но некоторые признаки могут иметь видоспецифический характер внутри секций (удлиненная форма клеток для *V. brachyceras*, сетчатые периклиналильные стенки *V. arenaria* и *V. taynensis*). У семян исследованных видов мы выделили 27 типов клеток экзотесты.

У всех изученных видов на поверхности семени имеются устьица разной формы и в разном количестве. У облигатных мирмекохоров (секция *Viola*), чьи семена после высыпания из коробочки контактируют с подстилкой, незначительное количество устьиц является адаптационным признаком, так как препятствует повреждению грибами. У всех изученных видов были обнаружены призматические кристаллы в нижней части спермодермы.

В результате исследования морфологии семян нами выделено два комплекса признаков. Первый комплекс (секция *Viola*): облигатная мирмекохория, шарообразные плоды, крупный ариллоид, разнообразие клеток экзотесты, незначительное число устьиц на спермодерме, светлая окраска семенной кожуры. Второй комплекс (подрод *Melanium*): автомеханохория, уменьшение ариллоида, упрощение первичной скульптуры спермодермы, незначительное число устьиц на спермодерме, хлорофилльный зародыш, темная окраска семенной кожуры. В остальных секциях проявляются промежуточные признаки или сочетание признаков из этих комплексов. В условиях культуры наблюдается возвратный признак – четырехстворчатые коробочки.

6.4. Семенная продуктивность

Характеристика семенной продуктивности отражает уровень и способность к воспроизведению и поддержанию популяции. Обильное побегообразование и формирование цветков у растений изученных видов в условиях культуры обуславливают высокий репродуктивный потенциал. Процент плодообразования зависит от исходного типа цветка. Почти 100 % КЦ завязывают плоды. В условиях культуры из-за мощного побегообразования и большого числа листьев у розеточных растений процент плодообразования может снижаться, так как некоторые КЦ загнивают при повышенной влажности. У диморфных видов процент плодообразования у ХЦ – 0–64 %, причем этот показатель выше у многих видов во время осеннего хазмогамного цветения. Процент плодообразования у ХЦ диморфных видов значительно варьирует в зависимости от погодных условий года. На формирование плодов от ХЦ весной оказывают влияние два основных фактора: поздние заморозки и отсутствие достаточного количества опылителей или их низкая активность. В результате опыта с изоляцией бутонов хазмогамных цветков у 13 видов различных секций, только у видов секции *Viola* при изоляции образовывались плоды (*V. hirta* – 33 %, *V. collina* – 50 %), возможно из-за автогамии в бутоне или апомиксиса. Для мономорфных видов секции *Novercula* характерна бутонная автогамия, поэтому процент плодообразования у них высокий (до 100 %). Длительное клейстогамное (подрод *Nominium* и *Dischidium*) и длительное хазмогамное цветение (подрод *Melanium*) способствуют продолжительной диссеминации. Установлено, что число семян, как правило, больше у плодов от КЦ, а число семязачатков – от ХЦ. Процент семенификации значительно больше у плодов от КЦ, и у большинства видов значения достоверно различаются. Нами не выявлено явной зависимости процента семенификации от срока сбора семян от КЦ.

Обобщая экспериментальные данные по биологии цветения, можно выделить следующие положения:

- завязывание плодов и семян у ХЦ непосредственно зависит от биотических и абиотических факторов, а у КЦ незначительно зависит от этих факторов, так как гинецей защищен плотно сомкнутыми чашелистиками;

- сочетание ксеногамии и автогамии привело к росту семенной продуктивности у сибирских видов рода *Viola*: повысился процент завязывания семян, удлинился период плодоношения (с июня по октябрь), что привело к разновременному и постоянному поступлению семян в почву и формированию семенного банка в почве;

- клейстогамия явилась необходимым компенсаторным механизмом при изменении условий обитания и потери необходимых опылителей в историческом прошлом.

6.5. Биология прорастания семян

Одним из условий сохранения вида в интродукционных центрах является систематическая смена поколений (через 1–7 лет) путем семенного размножения (Семенова, 2007). Для этого необходимо иметь запас высококачественных семян интродуцированных популяций и знания о биологии прорастания семян. В результате многолетних опытов для большинства видов нами установлены оптимальные условия для прорастания семян в лабораторных условиях (для большинства видов достигнута всхожесть 100 %). На основании требования к температурному режиму и динамики прорастания семян выделены 3 типа (Таблица). Более низкие значения всхожести (менее 100 %) относятся к биологическим особенностям видов. Так, в конце опыта оставшиеся не проросшие семена являются выполненными с хорошо развитым зародышем. Это определяет формирование банка семян в почве.

Семена изученных видов не имеют покоя или имеют комбинированный тип покоя $A_{\phi}-B_1$ или $A_{\phi}-B_2$ (экзогенный физический и эндогенный физиологический неглубокий или промежуточный). Крупные и светлые семена прорастают только после холодной стратификации (секция *Viola*, *Mirabiles*, подрод *Chamaemelum*), в то время как большинство темно окрашенных семян прорастают без стратификации и при высоких температурах (28 °C).

Таблица – Типы семян относительно температурного режима для прорастания

Тип	Условия прорастания	Виды
Термофильный, один этап	23–28 °C	sect. <i>Plagiostigma</i>
		sect. <i>Arosulatae</i> (<i>V. canina</i>)
		sect. <i>Rosulantes</i> (<i>V. mauritii</i> , <i>V. arenaria</i>)
		sect. <i>Violidum</i> (<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. dactyloides</i> , <i>V. dissecta</i> , <i>V. incisa</i> , <i>V. irtutiana</i> , <i>V. irinae</i> , <i>V. milanae</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>V. gmeliniana</i> , <i>V. jeniseensis</i> , <i>V. patrenii</i> , <i>V. trichosepala</i> , <i>V. variegata</i>)
Термо- психрофильный (промежуточный), один или два этапа	Один этап: 23–28 °C (единично); два этапа: 1) 4°C, 2) 23–28 °C	sect. <i>Violidum</i> (<i>V. irinae</i>)
		sect. <i>Novercula</i>
		sect. <i>Rosulantes</i> (<i>V. sacchalinensis</i>)
		sect. <i>Caudicales</i>
Психрофильный, два или три этапа	Два этапа: 1) 4°C, 2) 23–28 °C	sect. <i>Rosulantes</i> (<i>V. mauritii</i> , <i>V. arenaria</i>)
		sect. <i>Arosulatae</i> (<i>V. elatior</i> , <i>V. nemoralis</i>)
	Три этапа: 1) 23–28 °C, 2) 4 °C, 3) 23–28 °C	sect. <i>Violidum</i> (<i>V. alexandrowiana</i>)
		sect. <i>Violidum</i> (<i>V. czemalensis</i> , <i>V. brachyceras</i> , <i>V. macroceras</i> , <i>V. patrenii</i>)
		sect. <i>Arosulatae</i> (<i>V. elatior</i> , <i>V. stagnina</i>)
		sect. <i>Viola</i>
		sect. <i>Mirabiles</i>
		sect. <i>Arction</i>
		subg. <i>Dischidium</i>
		subg. <i>Chamaemelum</i>

В результате многолетних опытов установлено, что наиболее благоприятный срок посева в грунт для психрофильных семян с двухэтапным режимом проращивания – осенний, для термофильных семян срок посева не имеет значения. У представителей секций *Viola*, *Rosulantes*, *Arction*, подродов *Dischidium*, *Chamaemelum* выявлена грунтовая всхожесть ниже 30 %. У большинства остальных видов всхожесть семян 40–65 %. Нами не выявлена связь полевой всхожести с термофильностью семян, с режимом прорастания, с экологической группой.

6.6. Долговечность семян

При хранении качество семян изменяется. Всхожесть снижается в результате экзогенных (в результате действия бактерий и грибов) и эндогенных (существенная перестройка хромосом, изменение химического состава) факторов. Нами изучена долговечность семян у 23 видов рода *Viola* L., которые по классификации И.В. Борисовой (1998) распределены на три группы. Наиболее многочисленный тип – микробиотики (биологическая долговечность 2–5 лет): секции *Viola*, *Arction*, *Mirabilis*, *Rosulante* (*V. sacchalinensis*), *Arosulatae* (*V. acuminata*, *V. elatior*), *Caudicales*, *Violidum* (*V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. irtutiana*, *V. irinae*, *V. selkirkii*, *V. variegata*). Почти 30 % изученных видов относятся к мезобиотикам (биологическая долговечность 6–10 лет): секции *Rosulantes* (*V. arenaria*, *V. mauritii*), *Arosulatae* (*V. nemoralis*, *V. stagnina*), *Violidum* (*V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. incisa*, *V. milanae*). Для семян видов подрода *Melanium* биологическая всхожесть не определена, семена проросли после 10 лет хранения, это третья группа семян. Нами было проведено исследование по влиянию условий хранения семян на их прорастание: лабораторные условия (23 °C), холодильная установка (4 °C), морозильная камера (–18 °C). Отмечено, что для большинства видов условия консервации после 1–2 лет хранения не влияют на прорастание. Нами установлено, что сухое хранение семян *V. elatior* при пониженных температурах в течение 3 лет повлияло на прорастание семян как холодная стратификация.

Для формирования и поддержания семенотеки интродуцированных видов целесообразно использовать период потери половины всхожести семян (P_{50}) и интродукционно-рентабельную долговечность (сохранение всхожести 10 %). Для большинства изученных видов интродукционно-рентабельная долговечность составила 4 года. Интенсивность энергии прорастания семян характеризует динамику прорастания семян. Этот показатель в меньшей степени зависит от срока хранения семян, чем всхожесть и энергия прорастания.

6.7. Вегетативное размножение

Установлено, что во всех секциях подрода *Nominium* и в подроде *Chamaemelum* представлены виды, где кроме семенного, выражено и вегетативное размножение: *V. altaica*, *V. canina*, *V. mirabilis*, *V. palustris*, *V. stagnina*, *V. taynensis*, *V. uniflora*, *V. lasczinskyi*. При этом способ вегетативного размножения

различный: с образованием столонов (*V. taynensis*, *V. palustris*), с формированием длинного корневища (*V. altaica*, *V. lasczinskyi*), корнеотпрысковость (*V. mirabilis*, *V. stagnina*, *V. canina*). В условиях культуры не все виды с вегетативной подвижностью реализуют ее, только *V. taynensis* и *V. palustris* сохраняют способность к вегетативному размножению. Для растений гибридов (цветки которых стерильны) и видов *V. uniflora*, *V. lasczinskyi* вегетативное размножение делением корневища – единственный способ формирования многочисленных интродукционных популяций, причем эффективность такого размножения высокая.

ГЛАВА 7. АДАПТАЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В РОДЕ *VIOLA*

На формирование видового разнообразия фиалок на территории Сибири влияли три основных фактора – температура, влажность и продолжительность фотопериода. Это выразилось в разнообразии жизненных форм в роде, в преобладании автогамии над ксеногамией. Одновременно можно наблюдать специализацию по некоторым признакам (мирмекохория, появление покоя семян, внутривидовая изменчивость хлорофилльности зародыша).

Род *Viola* в сибирской части его ареала представлен в подавляющем большинстве полиплоидными видами, чаще тетраплоидами. Для сибирских видов рода *Viola* основные числа хромосом 5 (секции *Viola*, *Mirabiles*, *Rosulantes*, *Arosulatae*) и 6 (секции *Plagiostigma*, *Violidum*, *Arction*, *Bilobatae*, подрод *Chamaemelum*), гораздо реже 17 (секция *Novercula*, подрод *Dischidium*). Для рода *Viola* отмечается полибазическое состояние для чисел хромосом: $n = 6, 9, 17$ (подрод *Dischidium*), $n = 5, 6, 9$ (секция *Rosulantes*). Спектром основных чисел хромосом (полибазическое состояние) отличаются мономорфные виды (только с хазмогамными цветками) – секции *Novercula* и *Caudicales* подрода *Melum* (*V. altaica*, *V. arvensis*, *V. tricolor*). Установленная полиплоидия и полибазическое состояние являются адаптационными признаками для данного рода, которые способствовали и способствуют становлению видов тропического семейства в новых разнообразных условиях Сибири, с одной стороны, и обуславливают внутривидовую изменчивость, с другой.

Несомненно, популяции с низкой изменчивостью по разным признакам уязвимы при изменении экологических факторов. Поэтому сочетание автогамии и ксеногамии, которое мы наблюдаем у видов рода *Viola*, позволяет популяциям с низкой изменчивостью существовать в стабильных условиях, а ксеногамия, хотя и имеет незначительную долю у диморфных видов, является механизмом для обеспечения разнообразия генотипов.

Учитывая литературные и оригинальные данные, нами составлен список исходных и производных форм признаков для рода *Viola* и проведено их распределение по сибирским видам в соответствие с таксономическим положением. Установлено, что во всех секциях проявляются как исходные, так и производные формы. Мы выделили 4 группы адаптационных признаков. Первая группа самая многочисленная – резкое преобразование исходной формы, вторая группа – незначительная трансформация исходной формы, третья группа – компенсирующий возврат исходной формы (выделяется, если у родственных

видов эта форма не выражена), четвертая группа – остаточность исходной формы. Вероятно, адаптационные преобразования у представителей разных подвидов, секций и групп в роде *Viola* шли параллельно, поэтому можно встретить у отдельных представителей как исходные, так и производные формы признаков, которые разнообразно сочетаются. Характерная для большинства сибирских видов экологическая пластичность (один вид может охватывать от 2 до 5 экологических групп) является результатом интеграции разных групп адаптационных признаков, причем, наибольшей экологической пластичностью обладают виды секции *Violidum* (в этой секции наблюдается максимальное сочетание исходных и производных форм).

В условиях культуры полимеризация побегов, продолжительное цветение и диссеминация, а также короткий прегенеративный период обуславливают высокий репродуктивный потенциал в течение вегетационного периода и приводят к быстрой смене поколений. Преобладание автогамии у видов рода *Viola* является причиной низкой изменчивости генотипов и благополучного существования в стабильных условиях, а ксеногамия, при которой образуется незначительная доля семян у диморфных видов, способствует разнообразию генотипов. Всё это обуславливает успешность интродукции сибирских видов рода *Viola* и поддержание гомеостаза в интродукционных популяциях (Рисунок 5).

ГЛАВА 8. СОХРАНЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA*

8.1. Сохранение сибирских видов рода *Viola*

Вопросы сохранения видов растений должны решаться путем правильного сочетания организации заповедников в естественных экосистемах и создания искусственных резерватов, среди которых ведущая роль принадлежит ботаническим садам.

8.1.1. Сохранение в интродукционных центрах

В настоящее время культивируемый ареал сибирских видов данного рода узок. Из 40 сибирских видов, которые выращиваются в интродукционных центрах, 15 видов представлены только в ЦСБС СО РАН. Адаптивные возможности видов рода *Viola* определяются оценкой акклиматизации в первые годы интродукции, которую проводили по разработанной нами оригинальной схеме. В результате оценки акклиматизации изучаемые виды распределились на перспективные – 16 видов, что составляет 41 %, среднеперспективные – 17 видов (43 %), малоперспективные – один вид и неперспективные – пять видов. Для оценки адаптации проводился сравнительный анализ состояний растений в условиях культуры и в природных условиях. Для большинства видов характерна грандизация – увеличение числа и размеров побегов и листьев, что приводит к развитию большого количества цветков, плодов и повышению семенной продуктивности (Рисунок 6).

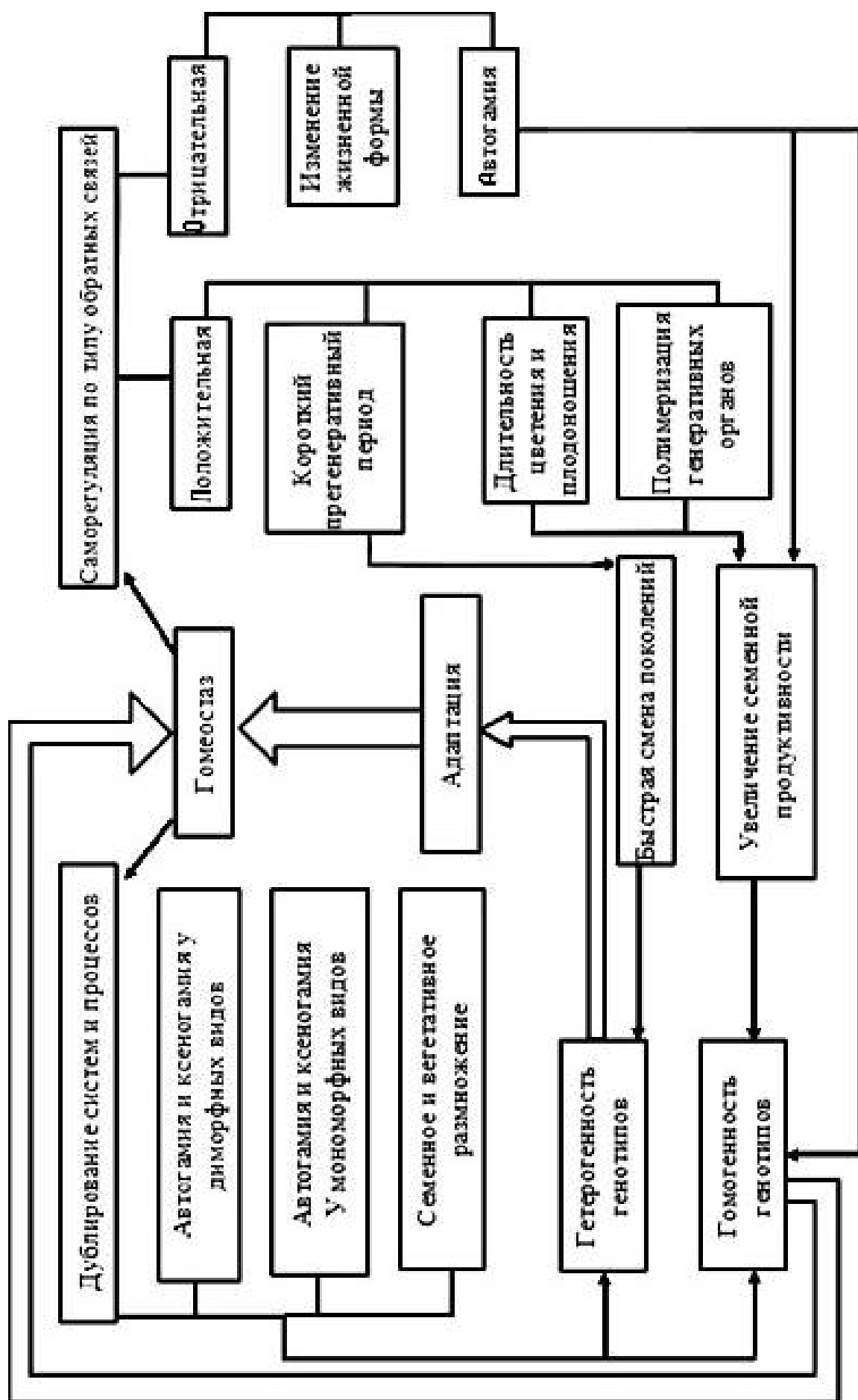


Рисунок 5 – Схема гомеостаза в роде *Viola*



А



Б

Рисунок 6 – Габитус растений *V. ircutiana*.
А – в естественных условиях, Б – в условиях культуры

Виды, для которых была проведена оценка адаптации, распределились как устойчивые и среднеустойчивые. Такая высокая перспективность и устойчивость при оценке адаптации большинства сибирских видов обусловлена длительным цветением и плодоношением (клеистогамия у диморфных видов, бутонная автогамия у мономорфных видов), то есть эволюционно сложившимися особенностями. При отсутствии агротехнических мероприятий для 8 изученных видов установлена тенденция к элиминации в условиях лесостепной зоны г. Новосибирска.

8.1.2. Сохранение в естественных условиях

Одним из способов регламентирования антропогенной деятельности относительно растений является включение видов в списки Красных книг и организация особо охраняемых природных территорий, и это относится к 98 % видов рода *Viola*. Из 46 видов рода 32 (70 %) находятся на территории заповедников, национальных и природных парков. Двадцать видов сибирских фиалок включены в Красные книги регионов Сибири. *V. incisa* включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и вместе с *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides* и *V. ircutiana* в список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980). Большинство видов имеет статус редкости – 3, редкий вид, что может быть связано с небольшим ареалом, эндемизмом, биологическими особенностями, малочисленностью популяций. В естественных условиях популяции редких видов уязвимы из-за стенотопности или повышения уровня антропогенного воздействия. Меры охраны, существующие в настоящее время, имеют в большинстве своем локальный характер, поэтому на большей части ареала популяции могут уменьшаться в численности или исчезнуть. Следовательно, необходимо расширять культигенный ареал видов.

8.1.3. Реконструкция природных популяций

Нами начаты работы по восстановлению природных популяций (реконструкции) трех видов фиалок: *V. dactyloides*, *V. incisa* (2 популяции), *V. taynensis*. Во всех случаях исходный материал для интродукции был получен из восстанавливаемых популяций. Низкая эффективность реконструкции природных популяций *V. taynensis* и *V. incisa*, вероятно, была обусловлена погодными условиями 2014–2015 гг. Для *V. dactyloides* реинтродукция рассадой, а не посевом семян в грунт, является эффективным методом. Установлено, что для восстановления природных популяций видов рода *Viola* необходимы агротехнические мероприятия в первые годы реконструкции, так как в прегенеративном периоде растения уязвимы к неблагоприятным погодным условиям и имеют низкую конкурентоспособность.

8.2. Использование сибирских видов рода *Viola*

Несмотря на то, что фиалки в культуре известны с VI в. (*V. odorata*), оценка декоративности видов этого рода не разработана, это касается и дикорастущих, и садовых форм. Основное внимание было обращено с XVI–XVII в. до настоящего времени на виды подрода *Melanium*, хазмогамное цветение которых длится в течение всего вегетационного сезона. Они являются базовыми для селекции. В результате был выведен ряд высокодекоративных сортов в основном однолетних растений. Незначительный видовой состав рода в интродукционных центрах объясняется недостаточной изученностью их полезных свойств (декоративность, наличие биологически активных веществ).

8.2.1. Фитохимические свойства

Химический состав фиалок практически не изучен. Имеются фрагментарные сведения о химическом составе сибирских видов рода *Viola*. К настоящему времени биологически активные вещества найдены у 18 сибирских видов (Растительные ресурсы России, 2009). Это представители всех подродов (*V. acuminate*, *V. altaica*, *V. arenaria*, *V. arvensis*, *V. biflora*, *V. brachysepalae*, *V. canina*, *V. collina*, *V. eletior*, *V. epipsila*, *V. hirta*, *V. mirabilis*, *V. palustris*, *V. patrinii*, *V. stagnina*, *V. tricolor*, *V. uniflora*, *V. variegata*). Основными группами биологически активных веществ растений рода *Viola* являются фенольные соединения и полисахариды, обладающие различной биологической активностью. Использование растений данного рода перспективно из-за содержания веществ регенерирующего и антиоксидантного действия.

8.2.2. Рекомендации для выращивания в культуре

В естественных условиях виды рода *Viola* проявляют свойства эксплерентов и ценотических пациентов и очень редко являются содоминантами. Растения слабые конкуренты, и в условиях культуры для них требуется ряд мероприятий по агротехнике, в этом случае многие виды проявляют декоративные

свойства. Это выражается в хазмогамном цветении, которое в условиях культуры у ряда видов наблюдается в течение двух периодов – весной и в августе – сентябре, и в декоративной облиственности – оригинальная форма и окраска листовой пластинки (пестрая, надрезанная, рассеченная). Длительная вегетация изучаемых видов позволяет их использовать для озеленения. Нами разработаны рекомендации для интродукции редких сибирских видов рода *Viola*, включающие сроки посевов, площадь делянок, агротехнику. Наилучшим способом размножения является осенний поверхностный посев под снег или лабораторно-теплично-грунтовый метод. Посев производят рядами из расчета 250 семян/м² на хорошо обработанной плодородной почве. Оптимальная плотность популяции 11–18 особей/м². Изученные виды могут быть рекомендованы как почвопокровные (*V. taynensis*), для альпинариев (секции *Rosulantes* и *Violidum*), для бордюров (секции *Mirabiles* и *Violidum*), для посадки по берегам искусственных ручьев и водоемов (секция *Plagiostigma* и подрод *Dischidium*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены обобщающие результаты исследований сибирских видов рода *Viola*, выявлены их адаптационные признаки на основе разработанных подходов для изучения и сохранения в условиях интродукции.

ВЫВОДЫ

1. Расширение ареала рода *Viola* от тропического до умеренных широт привело к развитию двух эволюционных линий в биологии цветения, для которых характерно увеличение продолжительности репродуктивного периода и повышение вероятности оплодотворения. В соответствие с этим выделены два комплекса признаков. Первый: диморфность (образование хазмо- и клейстогамных цветков), облигатная мирмекохория, крупные семена и ариллоид, психрофильность семян. Второй: мономорфность (образование только хазмогамных цветков), бутонная автогамия, автомеханохория, мелкие семена с небольшим ариллоидом, термофильность семян, сокращение продолжительности жизни особи (однолетники) при увеличении биологической долговечности семян и полибазическое состояние числа хромосом.

2. Адаптационные преобразования в генеративной сфере проявились в трех группах признаков. Морфологическая группа выражается в изменении строения цветка у хазмогамных цветков – в направлении энтомофилии, у клейстогамных – в направлении экономии ресурсов. Динамическая группа включает протандрию в хазмогамных цветках и последовательное непрерывное опыление и оплодотворение в клейстогамных цветках. Ритмологическая группа характеризуется специфичностью и разнообразием феноритмов. Инициация типа цветения зависит от 4 факторов: фотопериод, температура, онтогенетическое состояние и жизненность растений. Сочетание ксеногамии и автогамии, преобладание альтернативного способа репродукции (клеистогамии) способствуют успешности интродукции сибирских видов.

3. Семена изученных видов имеют сходное строение: обратнойцевидная форма, присемянник типа ариллоида. Отличительными особенностями семян является наличие устьиц на поверхности семени, клетки с призматическими кристаллами в нижнем слое спермодермы. Для большинства видов установлены оптимальные режимы проращивания семян, у которых смешанный тип покоя (эндогенный физический и эндогенный физиологический), или отсутствует покой. У сибирских видов рода *Viola* биологическая долговечность имеет широкий диапазон: у большинства видов – 4–6 лет, у однолетников – более 10 лет, у многолетников видов секции *Arction* – наименьшая (3 года).

4. Для изученных видов характерно разнообразие жизненных форм. Выделено 10 основных биоморф (2 типа, 6 классов), 4 типа и один промежуточный тип моделей побегообразования. Изменчивость биоморфологических признаков позволила представителям рода адаптироваться к разнообразным экологическим условиям сезонного климата, в том числе к условиям интродукции.

5. У видов рода *Viola* выявлены четыре группы адаптационных признаков: резкое преобразование, незначительная трансформация, возврат и остаточность исходных признаков. Исходные признаки, характерные для предковых видов, произраставших в теплом климате (зимнезеленость, непрерывное цветение, длительная диссеминация, открытые почки), преобразовывались для приспособления к умеренному сезонному климату и разнообразным ценоотическим условиям: переход к летнезелености и эфемероидности, появление однолетников, геофитизация.

6. Сочетание автогамии и ксеногамии у видов рода *Viola* позволяет популяциям, в которых преобладает автогамия и, соответственно, низкая изменчивость генотипов, успешно существовать в стабильных условиях, а ксеногамия, при которой образуется незначительная доля семян у диморфных видов, приводит к разнообразию генотипов и поддержанию гомеостаза на популяционном и видовом уровнях. Полимеризация побегов, продолжительное цветение и диссеминация, а также короткий регенеративный период в условиях культуры обуславливают высокий репродуктивный потенциал в течение вегетационного периода и быструю смену поколений. Всё это способствует успешности интродукции сибирских видов рода *Viola* и поддержанию гомеостаза интродукционных популяций.

7. Сохранение генофонда сибирских видов рода *Viola* целесообразно проводить комплексно: в естественных условиях (ООПТ, Красные книги, реконструкция) и в интродукционных центрах. В условиях интродукции сочетание семенного и вегетативного размножения способствует поддержанию интродукционных популяций многих сибирских видов. В результате оценки акклиматизации изученные виды распределились на перспективные – 16 видов (41 %), среднеперспективные – 17 видов (43 %), малоперспективные – 1 вид и неперспективные – 5 видов. В условиях культуры у многих видов повышается декоративность за счет развития вегетативной сферы и повторного цветения в августе – сентябре. Выявлена возможность реконструкции редких видов рода *Viola* на примере *V. dactyloides*, *V. incisa* и *V. taynensis*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в журналах, входящие в систему Web of Science и Scopus

1. Krivenko, D.A. Poaceae, Violaceae / IAPT/ IOPB Chromosome Data 13 / D.A. Krivenko, **T.V. Elisafenko**, A.A. Krasnikov, O.V. Dorogina // Taxon. – 2012. – V. 61, № 4. – P. 897–898.
2. **Елисафенко, Т.В.** Особенности прорастания семян в разных экологических группах видов секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola* L. (Violaceae) // Сиб. экол. журн. – 2015. – № 4. – С. 630–642.
3. Krivenko, D.A. IAPT/ IOPB Chromosome Data 19 / D.A. Krivenko, V.V. Kotseruba, S.G. Kazanovsky, A.V. Verkhovina, **T.V. Elisafenko**, N.V. Stepanitsova, A.Yu. Belyaev // Taxon. – 2015. – V. 64, № 5. – P. 1071–1073.

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ

4. **Елисафенко, Т.В.** Эколого-биологические особенности интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. / Т.В. Елисафенко // Сиб. экол. журн. – 1997. – Т. 4, № 1. – С. 71–76.
5. **Елисафенко, Т.В.** Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (Violaceae) / Т.В. Елисафенко // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 6. – С. 66–73.
6. **Елисафенко, Т.В.** Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. uralica*) / Т.В. Елисафенко // Раст. ресурсы. – 2001. – Т. 37, вып. 1. – С. 40–46.
7. **Елисафенко, Т.В.** Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов р. *Viola* L. // Сиб. экол. журн. – 2001. – № 6. – С. 711–716.
8. **Елисафенко, Т.В.** Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* L. (Violaceae) в культуре / Т.В. Елисафенко, Г.П. Семенова // Бот. журн. – 2004. – Т. 89, № 6. – С. 986–996.
9. **Елисафенко, Т.В.** Биологические особенности *Viola prionantha* Bunge в интродукции (Центральный сибирский ботанический сад) / Т.В. Елисафенко // Бот. журн. – 2008. – № 3. – С. 439–449.
10. **Елисафенко, Т.В.** Оценка результатов интродукционной работы на примере редких видов сибирской флоры / Т.В. Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2009. – № 2. – С. 89–95.
11. **Елисафенко, Т.В.** Адаптационный потенциал видов рода *Viola* L. / Т.В. Елисафенко // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2010. – № 12. – С. 42–51.
12. **Елисафенко, Т.В.** Состояние природных популяций *Viola incisa* (Violaceae) в Южной Сибири / Т.В. Елисафенко, Е.В. Жмудь // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, № 5. – С. 622–633.
13. **Елисафенко, Т.В.** Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabiles* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян / Т.В. Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2012. – № 2. – С. 66–72.
14. **Елисафенко, Т.В.** Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabilis* рода *Viola* (Violaceae). II. Морфология семян / Т.В. Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2013. – № 1 – С. 7–12.

15. Дорогина, О.В. Роль Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск) в сохранении редких и исчезающих видов растений Азиатской России / О.В. Дорогина, **Т.В. Елисафенко** // Раст. мир Азиатской России. – 2014. – № 1. – С. 77–84.
16. **Елисафенко, Т.В.** Новый вид рода *Viola* (Violaceae) из Сибири / Т.В. Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2015. – № 1. – С. 20–25.
17. **Елисафенко, Т.В.** Лектотипификация *Viola taynensis* (Violaceae) / Т.В. Елисафенко, С.В. Овчинникова // Раст. мир Азиатской России. – 2015. – № 4. – С. 12–13.
18. **Елисафенко, Т.В.** Значение коллекции «Редкие исчезающие виды растений Сибири» в Центральном сибирском ботаническом саду / Т.В. Елисафенко, О.В. Дорогина // Hortus bot. – 2017. – Т. 12. – С. 115–125.
19. **Елисафенко, Т.В.** Сохранение генофонда сибирских видов рода *Viola* L. / Т. В. Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2017. – № 4. – С. 17–29.

Монографии

20. Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов и дендрариев. – М.: ГБС РАН; Тула: ИПП «Гриф и К», 2005. – 144 с.
21. Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 220 с.
22. Дорогина, О.В. Некоторые аспекты изучения биологии прорастания семян редких и исчезающих видов / О.В. Дорогина, **Т.В. Елисафенко** // Криохранение семян: итоги и перспективы. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – С. 92–99.
23. Интродукция растений природной флоры Сибири. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2017. – 495 с.
24. Красноборов, И.М. Фиалка надрезная – *Viola incisa* Turcz. / И.М. Красноборов, **Т.В. Елисафенко**, Е.Н. Польникова // Красная книга Республики Алтай (растения). – Горно-Алтайск, 2017. – С. 157–158.

Статьи в прочих изданиях

25. **Elisafenko, T.V.** Conservation of rare siberian species of genus *Viola* L. ex situ / T.V. Elisafenko, G.P. Semenova // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. – V. 2. – Novosibirsk, 2000. – P. 58–60.
26. **Елисафенко, Т.В.** Принципы изучения и сохранения редких и исчезающих видов растений Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск) / Т.В. Елисафенко, Е.В. Жмудь, И.Н. Кубан, О.В. Дорогина // Труды Томского государственного университета. Серия биологическая. – Томск, 2010. – Т. 274. – С. 155–157.
27. **Елисафенко, Т.В.** Особенности латентного периода видов секции *Mirabiles* рода *Viola* L. (Violaceae) / Т.В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. X Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 24–27 октября 2011 г.) – Барнаул: АРТИКА, 2011. – С. 44–47.
28. **Елисафенко, Т.В.** Разнообразие жизненных форм у сибирских видов рода *Viola* L. / Т.В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XI Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 28–31 августа 2012 г.) – Барнаул: АРТИКА, 2012. – С. 83–85.

29. **Елисафенко, Т.В.** Проблемы реинтродукции и реставрации на примере видов рода *Hedysarum* L. и *Viola* L. / Т.В. Елисафенко, О.В. Дорогина, А.А. Ачимова, М.Б. Ямтыров // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XII Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 28–30 октября 2013 г.) – Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2013. – С. 232–234.

30. **Елисафенко, Т.В.** Влияние экологических факторов на прорастание семян видов рода *Viola* L. (*V. hirta*, *V. mirabilis*) / Т.В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XIII Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 20–23 октября 2014 г.) – Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2014. – С. 75–79.

31. **Елисафенко, Т.В.** Сохранение биоразнообразия видов рода *Viola* L. в Алтайском крае и Республике Алтай / Т. В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XIV Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 25–28 мая 2015 г.) – Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2015. – С. 496–500.

32. **Елисафенко, Т.В.** Молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода *Viola* L. / Т.В. Елисафенко, И.Н. Кубан, О.В. Дорогина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XV Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 23–26 мая 2016 г.) – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 123–130.

33. **Елисафенко, Т.В.** Особенности ритма сезонного развития сибирских видов рода *Viola* L. (Violaceae) в интродукции (г. Новосибирск) / Т.В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XVI Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 5–8 июня 2017 г.) – Барнаул: Концепт, 2017. – С. 113–116.

34. **Елисафенко, Т.В.** Влияние условий хранения семян некоторых видов рода *Viola* L. на прорастание семян / Т.В. Елисафенко // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: матер. VI Междунар.-науч. конф. (Томск, 24–26 октября 2017 г.) – Томск: Издательский дом ТГУ, 2017. – С. 199–201.

35. **Елисафенко, Т.В.** Некоторые морфологические особенности строения семян видов рода *Viola* L. / Т.В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по матер. XVII Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 24–27 мая 2018 г.) – Барнаул: Изд-во АНУ, 2018. – С. 190–194.

36. **Елисафенко, Т.В.** Пути сохранения редких и исчезающих видов растений Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду / Т.В. Елисафенко, О.В. Дорогина, Т.И. Новикова // Ботаника в современном мире: труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.) – Махачкала: АЛЕФ, 2018. – Т. 2. – С. 257–260.