

На правах рукописи

ЕЛИСАФЕНКО Татьяна Валерьевна

**БИОЛОГИЯ РЕДКИХ СИБИРСКИХ ВИДОВ
РОДА *VIOLA* L. В КУЛЬТУРЕ**

03.00.05 – “Ботаника”

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Новосибирск
1999

Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск.

Научный руководитель: кандидат биологических наук, ст.н.с.
Семенова Г. П.

Официальные оппоненты: доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Еременко Л. Л.
кандидат биологических наук
Мастинская Р. А.

Ведущая организация: Сибирский ботанический сад Томского государственного университета.

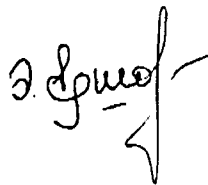
Защита состоится «16» мая 1999 г. в 15⁰⁰ часов на заседании диссертационного Совета Д 002.90.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (3832) 354-986.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан «14» мая 1999 г.

Ученый секретарь
диссертационного Совета
кандидат биологических наук



Э. А. Ершова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Биология редких видов недостаточно изучена, что затрудняет решение задач по разработке научно обоснованных мероприятий по их охране, интродукции и реинтродукции. Мало сведений по биологии редких сибирских видов рода *Viola* L. Изучение биологии этих видов представляет большое теоретическое и практическое значение для понимания их распространения и устойчивости в природных фитоценозах.

Научная новизна. Впервые у сибирских видов рода *Viola* L. в условиях культуры изучены: онтогенез, сезонный ритм развития, биология цветения; установлено преобладание клейстогамии над хазмогамией; отмечена зависимость семенной продуктивности от клейстогамного цветения; показана успешность интродукции для сохранения этих видов.

Цель и задачи исследования. Основная цель данной работы — изучение эколого-биологических особенностей редких сибирских видов рода *Viola* L. (*V. alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *V. dactyloides* Schult., *V. incisa* Turcz., *V. irtutiana* Turcz. для разработки мероприятий по их охране.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- создать коллекцию редких сибирских видов рода *Viola* L.;
- изучить жизненные формы, онтогенез, возрастную структуру, жизнеспособность интродукционных популяций;
- исследовать особенности биологии цветения и размножения редких сибирских видов рода *Viola* L. в условиях ботанического сада;
- выделить критерии успешности интродукции этих видов;
- дать рекомендации по охране редких видов рода *Viola* L.

Защищаемые положения. Ускоренные темпы развития, преобладание клейстогамии над хазмогамией, длительное плодоношение, высокая семенная продуктивность и прорастание семян в грунте с июня по сентябрь позволяют редким сибирским видам рода *Viola* L. существовать в фитоценозах и культуре.

Практическое значение работы. Результаты исследований позволяют выработать конкретные научно обоснованные рекомендации по охране редких видов рода *Viola* L., которые представляют научный интерес как редкие, эндемичные для флоры Сибири,

а также как декоративные для озеленения. Виды с ускоренными темпами развития — удобный объект для изучения вопросов размножения и интродукции редких видов. Данная работа может быть полезна для изучения других редких растений.

Апробация работы. Результаты исследований биологии видов представлены на международной конференции «Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических садах Евразии» (Киев, 1993), на X Совещании по семеноведению интродуцентов «Особенности развития и прорастания семян интродуцентов» (Чебоксары, 1994), на международной конференции «Роль ботанических садов и арборетумов в изучении и сохранении биоразнообразия растительного мира» (Новосибирск, 1996), на 1-й межрегиональной научно-практической конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири» (Кемерово, 1997).

Публикации. Основные результаты по теме диссертации опубликованы в 5 работах.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 172 страницах машинописного текста, содержит 36 таблиц и 27 рисунков. Список литературы включает 143 наименования, из них 20 иностранных.

ГЛАВА 1. ОБЪЕКТ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, ХАРАКТЕРИСТИКА КЛИМАТА РАЙОНОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ И РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

Объекты исследования — четыре редких сибирских вида рода *Viola* L.: *V. alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *V. dactyloides* Schult., *V. incisa* Turcz., *V. irtutiana* Turcz. Эти виды включены в региональный список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980), *V. incisa*, кроме этого, — в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988). *V. alexandrowiana*, *V. incisa* и *V. irtutiana* имеют статус государственной охраны, *V. dactyloides* — статус местной охраны. *V. alexandrowiana* — эндемик Центральной Сибири с дизъюнктивным ареалом (Юзепчук, 1949). *V. dactyloides* — третий реликт с восточноазиатским ареалом (Ревердатто, 1940),

V. incisa — эндемик Южной Сибири с дизъюнктивным ареалом (Зуев, 1996). *V. irtutiana* — эндемик Прибайкалья (Иванова, 1988).

Все исследованные виды интродуцированы в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск) с 1979 г. (Семенова, 1993): *V. alexandrowiana* из Иркутской области и Бурятии, *V. dactyloides* из Якутии, *V. incisa* из Красноярского края, *V. irtutiana* из Иркутской области. В районе интродукции, по многолетним данным, суммы положительных температур выше 0, 5 и 10° С больше по сравнению с районами природных местообитаний, что является благоприятным фактором для выращивания интродуцируемых растений. По количеству осадков за вегетационный период (397 мм) район интродукции различается с Якутией (280 мм), Бурятией (486 мм) и Красноярским краем (469 мм).

Работа проводилась в 1993-1998 гг. по общепринятым методам: ценопопуляционно-онтогенетическому методу (Работнов, 1950), фенологическому методу (Бейдеман, 1974), антэкологическому методу (Пономарев, 1960). Жизнеспособность пыльцы определяли по методике И.Н. Голубинского (1974). При изучении семенной продуктивности, морфологии плодов и семян, определении качества семян использовали "Международные правила определения качества семян" (1969), "Методические указания по семеноведению" (1980). Для обработки полученных результатов использовали метод вариационной статистики при 20-кратной повторности. Определяли: M — среднюю арифметическую, $\pm m$ — ее ошибку, V — коэффициент вариации, t_{05} — критерий Стьюдента при 5%-ном уровне значимости (Зайцев, 1990; Плохинский, 1980; Доспехов, 1972).

ГЛАВА 2. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

В семействе *Violaceae* около 850 видов (Тахтаджян, 1966), из них 40 видов рода *Viola* L. — в Сибири (Зуев, 1996). Исследованные виды из подрода *Nomimium*, секции *Violidium* относятся: *V. alexandrowiana*

к группе *Phalacrocarpae*; *V. dactyloides* и *V. incisa* — к *Pinnatae*; *V. ircutiana* — к *Variegatae*. Центром происхождения рода *Viola* считают Южную и Центральную Америку, центры видовой разнообразия — Северная Америка, Восточная Азия и Средиземноморье (Clausen, 1929). *V. dactyloides* встречается в Сибири, на Дальнем Востоке, в Японии и Китае (Зуев, 1996), остальные виды — только в Сибири. *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides* и *V. incisa* относятся к мезофитной экологической группе, *V. ircutiana* — к мезоксерофитной.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ, ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ

По классификации моделей побегообразования виды относятся к двухосным моноподиальным розеточным растениям с полициклическими розеточными побегами. По высоте надземной части виды можно разделить на две группы. Первая группа (*V. dactyloides* и *V. incisa*) — высокорослые растения (высотой 15-20 см), вторая группа (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*) — низкорослые растения (5-15 см). Виды имеют ортотропное эпигеогенное корневище с придаточными корнями. Контрактильные корни втягивают очередной прирост корневища в почву. Корневая система — кистекорневая и смешанного типа. Все виды — гемикриптофиты. Вегетативные и генеративные почки — открытого типа. Прилистники выполняют функцию защиты в вегетативной почке, молодые, еще недоразвитые листья защищают генеративную почку. Отмечено 2 генерации листьев: весенняя и летне-осенняя. Листья весенней генерации закладываются осенью, летне-осенней — весной и летом. Изученные виды — многолетние поликарпика, полителическое, интеркалярное соцветие представляет собой фрондозную кисть (Troll, 1964).

Все виды имеют однотипный онтогенез. В большом жизненном цикле видов в условиях культуры мы выделили четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и восемь возрастных состояний: покоящиеся семена, проростки, ювенильные растения, виргинильные (молодые и взрослые вегетативные) растения, молодые генеративные растения, средневозрастные генеративные растения, старые генеративные растения, субсенильные (старые вегетативные) растения.

Латентный период. Семязачатки многочисленные, анатропные красинуцелятные. Семена мелкие (1,4-2,3 мм длиной) с оттенками цвета от светло- до темно-коричневого. Имеется присемянник типа элайосомы. По размеру семян виды разделены на две группы: первая группа — семена больше 2 мм, масса 1000 семян более 1 г (*V. dactyloides* и *V. incisa*); вторая группа — семена меньше 2 мм, масса 1000 семян менее 1 г (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*). Эндосперм — обильный, белый. Зародыш — крупный, прямой, лопатовидный, хорошо дифференцированный, белый или зеленоватый. Длина зародыша у всех видов составляет около 80% от длины семени. Размер и масса семян от хазмогамных цветков больше на 5-10%, чем у семян от клейстогамных цветков. Масса семян от клейстогамных цветков, собранных в начале плодоношения, выше, чем в другие сроки сбора. Семена имеют неглубокий тип покоя. Для прорастания семян необходима высокая температура (22-30° С) и свет. Лабораторная всхожесть семян более 80%, грунтовая всхожесть низкая — от 14 (*V. ircutiana*) до 26% (*V. incisa*), из-за отсутствия полива посевов. Жизнеспособность семян при длительном хранении в комнатных условиях сохраняется от 3 до 7 лет.

Прегенеративный период. *Проростки* — растения с семядолями и одним настоящим листом, более упрощенной организации по сравнению с листьями ювенильного типа, который появляется у *V. alexandrowiana*, *V. incisa*, *V. ircutiana* на 5-6-й день после прорастания семян, у *V. dactyloides* на 17-й день. Уже в стадии проростка начинается формирование придаточных корней. *Ювенильные растения* имеют семядоли и 2-4 настоящих листа. *Виргинильные растения* — особи с засыхающими семядолями, листья имеют признаки листьев средневозрастных генеративных растений, в пазухе 1-2-го листа формируется побег 2-го порядка. *Молодые генеративные растения* — растения первого года жизни с 1-9-ю цветоносами. Цветки образуются в пазухах листьев, начиная с 3-4-го листа, у *V. dactyloides*, *V. incisa* на фазе 7-8-го листа, у *V. alexandrowiana*, *V. ircutiana* — 5-6-го. Цветение клейстогамных цветков начинается на 40-60-й день после прорастания семян. *Средневозрастные генеративные растения* (таблица) — особи с развитым корневищем. Это наиболее длительное возрастное состояние. В этот период растения имеют максимальный прирост биомассы и семенной продуктивности. Наблюдается частичная партикуляция, в центре особи появляются

Характеристика средневозрастных генеративных растений видов рода *Viola* L.
Экспозиция ботанического сада. Новосибирск, 20 августа 1996 г.

Вид	<i>V. alexandrowiana</i>		<i>V. dactyloides</i>		<i>V. incisa</i>		<i>V. ircutiana</i>	
	M	V	M	V	M	V	M	V
Высота по листьям, см	14,80	15,1	17,65	20,6	21,26	15,1	12,00	16,2
побегов	10,95	27,9	1,85	53,4	3,78	17,4	7,35	34,3
листьев	126,25	31,8	22,53	47,6	36,2	56,0	104,65	40,1
цветков и плодов*	93,40	36,8	14,00	63,4	32,05	64,0	65,80	36,0
Самый крупный лист, см	длина черешка		длина		ширина			
	7,47	17,9	11,73	20,3	12,62	23,1	5,64	25,1
	8,30	8,7	8,24	37,2	8,43	16,1	5,73	18,5
	4,79	8,5	13,13	29,7	8,19	17,8	5,09	17,4

6

Примечание: * — число цветков и плодов на особи во время наблюдения; M — средняя арифметическая, V — коэффициент вариации, %; n = 15.

отмершие части побеговой и корневой систем. *Старые генеративные растения* — особи с полной или частичной партикуляцией, с листьями ювенильного типа, с разрушающимся корневищем. Для них характерно резкое снижение втягивающей силы корней и приподнятое над почвой корневище, что вызывает иссушение меристематических тканей почек возобновления и гибель многих растений.

Постгенеративный период. *Субсенильные растения* — обособленные партикулы с удлиненным корневищем, с 1-3 листьями ювенильного типа; сокращается число корней и пазушных почек, возможность побегообразования снижена.

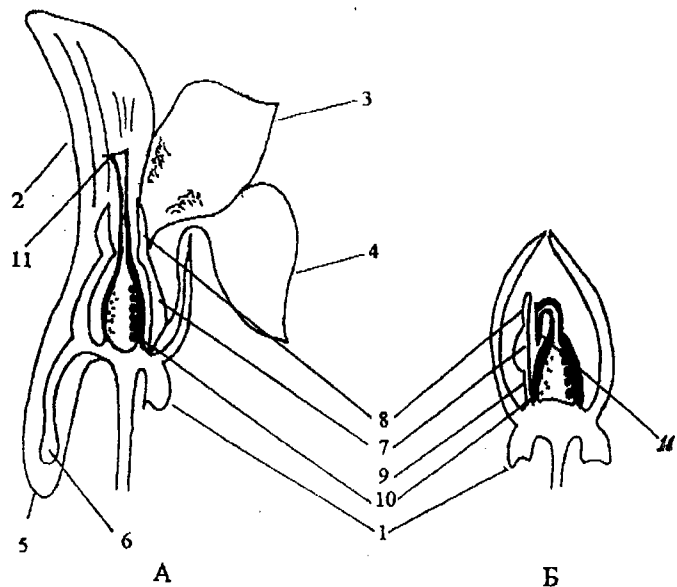
За большой жизненный цикл каждая особь проходит следующие морфогенетические этапы: первичный побег, куст, компактный клон, партикула. Для видов рода *Viola* L. в условиях культуры характерен ускоренный онтогенез: ювенильное и виргинильное состояния сближены, не выделяются иматурные особи; реверсия представлена неглубоким омоложением. Большой жизненный цикл непродолжительный (до 9 лет).

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ

У всех изученных видов два типа цветения: хазмогамное и клейстогамное. Клейстогамия — это состояние цветка, когда он не раскрывается, но образует семена, благодаря самоопылению. Клейстогамия весьма распространенное явление. Виды являются амфигамными, на одном растении встречаются как хазмогамные, так и клейстогамные цветки.

Морфология хазмогамного цветка, исследованных видов (рисунок), свидетельствует об адаптации к энтомофильному опылению (зигоморфный цветок, окраска венчика, наличие нектарников и аромата, строение гинецея). За период наблюдений отмечено, что плодоношение клейстогамных цветков слабо зависит от погодных условий, благодаря специфическому строению цветка: плотно сомкнутые чашелистики защищают андроцей и гинецей от неблагоприятных абиотических и биотических факторов; столбик клейстогамного цветка не суживается у завязи, как в хазмогамных цветках, а наклоняется на 90°, так что рыльцевая впадина лежит смежно с нижними тычинками и весь столбик закрыт ими; пыльцевые трубки

7



Строение хазмогамного (А) и клейстогамного (Б) цветков редких сибирских видов рода *Viola* L.

1 - чашелистик; 2 - нижний непарный лепесток; 3 - боковой парный лепесток; 4 - верхний парный лепесток; 5 - шпорец; 6 - нектарник; 7 - пыльник; 8 - придаток связника тычинки; 9 - тычиночная нить; 10 - завязь; 11 - рыльце.
2-6 - у клейстогамного цветка отсутствуют.

прорастают непосредственно из пыльника в рыльцевую полость, что гарантирует опыление. Клейстогамное цветение — энергетически более выгодно, чем хазмогамное (клеистогамные цветки в 2-3 раза меньше, чем хазмогамные, за счет редукции лепестков; андроцей не пентамерный, а димерный; пыльник нижней тычинки у клейстогамных цветков в 2-4 раза меньше, чем у хазмогамных; нектарники отсутствуют). J. C. Th. Uphof (1938), Ч. Дарвин (1948) и Е.М. Lord (1981) отметили, что при неблагоприятных условиях, в бедных местообитаниях реализуется клейстогамия.

Кроме клейстогамных и хазмогамных цветков встречаются промежуточные формы. Промежуточные формы цветков имеют, чаще всего, только один хорошо развитый шпорцевый лепесток, цветок полузакрытый. Андроцей и гинецей, в основном, клейстогамного типа. Такие цветки очень редко завязывают плоды, и если это происходит, то только по клейстогамному типу.

Механизм опыления у изученных видов не отличается от общей схемы опыления видов рода *Viola*. Для хазмогамных цветков характерна протерандрия, у клейстогамных цветков происходит синхронное развитие пыльцы и зародышевых мешков (Верещагина, 1980). Пыльцевые зерна изученных видов округлые, молочного цвета, трехпоровые, в одну из пор прорастает пыльцевая трубка. Пыльцу проращивали в 15%-ном водном растворе сахарозы. По доле жизнеспособной пыльцы от клейстогамных цветков можно выделить две группы видов: *V. dactyloides* и *V. irtutiana* (прорастает менее половины пыльцы), *V. alexandrowiana* и *V. incisa* (прорастает более половины пыльцы). У *V. dactyloides* и *V. incisa* процент проросшей пыльцы из нижних тычинок не зависел от типа цветка. У хазмогамных цветков *V. dactyloides* доля жизнеспособной пыльцы верхней тычинки в 2 раза ниже, чем у других тычинок. Цветки переходного типа могут быть стерильны (как у *V. dactyloides*) или фертильны (как у *V. incisa*). У *V. dactyloides* жизнеспособность пыльцы клейстогамных цветков не зависела от года сбора цветков, а у *V. incisa* в 1996 г. была в 1,5 раза выше. Процент жизнеспособной пыльцы — нестабильный признак, коэффициент вариации достаточно высокий — от 35 до 120%.

Плод видов рода *Viola* — паракарпная трехчленная одногнездная многосеменная коробочка с тремя парietальными плацентами, loculicидного типа. Относительно размера плода виды делятся на две

группы: крупноплодные (*V. dactyloides* и *V. incisa*) — длина плода более 1 см и мелкоплодные (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*) — длина плода менее 1 см. На верхушке плода от хазмогамного цветка находится прямой столбик, а на верхушке плода от клейстогамного цветка — маленький столбик, согнутый крючком. За вегетационный сезон на особи средневозрастного генеративного состояния образуется от 30 (*V. dactyloides*) до 150 плодов (*V. dactyloides*) от клейстогамных цветков. Низкорослые многопобеговые виды, более 5 побегов (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*) — многоплодные, а высокорослые малопобеговые виды, менее 5 побегов (*V. dactyloides* и *V. incisa*) — малоплодные. Не удалось установить связь между колебаниями размера плода и погодными условиями в период формирования плодов.

Наличие двух типов цветков у изученных видов обуславливает особый ритм сезонного развития. Образование хазмогамных и клейстогамных цветков у многих видов рода *Viola* связывают с продолжительностью фотопериода. Мы предполагаем, что для изученных видов, основными факторами начала образования почек хазмогамных цветков являются продолжительность фотопериода и температура окружающей среды. Наши наблюдения по фенологии и биологии цветения выявили у видов двойственное отношение к длине фотопериода. Редкие сибирские виды рода *Viola* в фазе формирования хазмогамных цветковых почек можно отнести к длинно-короткодневной стенофотопериодической группе, в фазе формирования клейстогамных цветковых почек их можно отнести к нейтральной группе по классификации Н.П. Аксеновой с соавторами (1973). Фотопериод, температура и возраст растения определяют тип цветка.

Сезонный ритм развития у исследованных видов однотипный: весенне-осеннехазмогамноцветущие, весенне-летне-осенне-клейстогамноцветущие, длительновегетирующие. Цветки закладываются и цветут в акропетальной последовательности. Хазмогамные цветки закладываются во второй половине лета, цветут при теплой погоде в конце августа — начале сентября, при неблагоприятных условиях (низкая температура, повышенная влажность) цветут весной. Клейстогамные цветки закладываются в течение всего вегетационного сезона: цветки сформированные осенью перезимовывают и появляются в конце мая — начале июня, сформированные

весной и летом цветут до заморозков. Продолжительность жизни хазмогамного цветка 7-10 дней, период цветения популяции весной — 10-20, осенью 20-40 дней. Установлено, что на начало цветения у исследованных видов влияет сумма температур выше 5° С. Генеративная почка почти полностью сформирована осенью и возможно раннее цветение, дата цветения весной зависит от температурного режима.

Диссеминация плодов от хазмогамных и клейстогамных цветков начинается через месяц после цветения. Плодоношение клейстогамных цветков продолжается до конца вегетационного периода, до заморозков. Процент плодоцветения хазмогамных цветков выше во время осеннего цветения.

Изученные виды рода *Viola* могут уходить под снег на самых разных этапах развития: бутонизирующими, цветущими, с незрелыми и зрелыми плодами. Как указывает В.Н. Ворошилов (1960), это связано с тропическим происхождением семейства.

ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ РЕДКИХ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA* L.

Для видов характерно семенное размножение. Виды по типу распространения семян относятся к диплохорам (баллисты и мирмекохоры). Наибольшая дальность полета семян от клейстогамных цветков была обнаружена у крупноплодных видов: *V. dactyloides* и *V. incisa* (до 3,5-4,0 м). У мелкоплодных видов (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*) семена рассеивались до 2,5 м. Диссеминация у изученных видов начинается рано утром, раньше вскрываются плоды у мелкоплодных видов. В нашем опыте растрескивание коробочек у *V. alexandrowiana* и *V. ircutiana* началось через 20 минут после сбора плодов, у *V. dactyloides* и *V. incisa* — через 60 минут, основной критерий зрелости плода — вертикальное положение плодоножки и плода. Таким образом, диссеминация по типу баллистов и мирмекохоров позволяет редким видам рода *Viola* удерживать территорию произрастания.

Основной вклад в семенное размножение вносят плоды от клейстогамных цветков — до 100%. У амфигамных видов в отдельные годы семена образуют только клейстогамные цветки.

Так, у *V. alexandrowiana* в 1993-1998 гг. семенное размножение осуществлялось за счет семян от клейстогамных цветков, т.к. весной хазмогамные цветки замерзали из-за весенних заморозков, а осенью хазмогамное цветение отсутствовало. Длительная репродукция за счет клейстогамии в течение вегетационного сезона приводит к одновременному и постоянному пополнению банка семян в почве, что способствует длительному сохранению вида как в монокультуре, так и в естественных фитоценозах. Коэффициент завязывания в плоде клейстогамных цветков был высокий у всех видов — более 70%. У *V. dactyloides* и *V. incisa* коэффициент завязывания семян в плоде клейстогамных цветков в 1,5-2 раза больше, чем хазмогамных, у *V. ircutiana* близкие показатели. Реальная семенная продуктивность у особей второго года жизни от 1194 (*V. dactyloides*) до 6872 (*V. alexandrowiana*) семян на особь за период плодоношения. Общее число семян, число семян и коэффициент завязывания семян в плоде достоверно не отличались в годы наблюдения (1993-1995 гг.), несмотря на резкое различие погодных условий. Для видов характерен массовый самосев. При благоприятных погодных условиях (высокая температура, умеренная влажность) семена от самосева прорастают с июня по сентябрь.

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ И ОХРАНА

Учитывая различные системы оценки интродукции представленные в литературе (Карпионова, 1985; Трулевич, 1991; Данилова, 1993; Семенова, 1997), мы выделили следующие критерии для исследованных видов: продолжительность большого жизненного цикла; устойчивость сезонного ритма развития; жизненное состояние популяции (мощность растений, возрастной спектр популяции, интенсивность отпада особей на ранних этапах онтогенеза, морозо- и зимостойкость); семенное размножение (семенная продуктивность, наличие самосева, грунтовая и лабораторная всхожесть семян, жизнеспособность семян при длительном хранении); устойчивость к болезням и вредителям; длительность существования в коллекции.

Редкие сибирские виды рода *Viola* L. — перспективны для интродукции по следующим биологическим признакам: устойчивый

сезонный ритм развития; высокое жизненное состояние популяций и зимостойкость; высокая семенная продуктивность (1000-6000 семян на особь) и высокая лабораторная всхожесть (более 80%); длительное сохранение жизнеспособности семян (от 3 до 7 лет); обильный самосев; устойчивость к болезням и вредителям; склонность к сорничеству; длительное существование в коллекции (около 20 лет).

Основными мерами охраны редких видов растений является охрана видов на заповедных территориях и в условиях культуры.

Необходимо дальнейшее комплексное биологическое и биолого-химическое исследование данных видов для научно-теоретических и практических целей. Виды являются декоративными и могут использоваться в озеленении.

ВЫВОДЫ

1. Редкие сибирские виды рода *Viola*: *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa* и *V. ircutiana* — амфигамные виды, перспективные для интродукции благодаря сочетанию ксеногамии и автогамии и размножению видов за счет семян от клейстогамных цветков.

2. Все изученные виды — низкорослые многолетние травянистые розеточные растения, короткокорневищные гемикриптофиты. За большой жизненный цикл особь проходит морфогенетические этапы: первичный побег, куст, компактный клон, партикула.

3. Для всех видов в условиях культуры характерен однотипный, ускоренный онтогенез. Большой жизненный цикл от 5 (*V. ircutiana*) до 9 лет (*V. alexandrowiana*).

4. По сезонному ритму виды являются весенне-осеннехазмогамноцветущими и весенне-летне-осеннеклеистогамноцветущими; длительно-вегетирующими с непрерывной репродукцией в период вегетации, с длительной (до 120 дней) диссеминацией.

5. Клейстогамные цветки в 2-3 раза меньше хазмогамных из-за редукции лепестков и нектарников; андроцей, в основном, — димерный. Процент жизнеспособной пыльцы не зависит от типа цветка и составляет более 40%.

6. Для всех видов характерно семенное размножение, высокая семенная продуктивность и высокий коэффициент завязывания семян в плоде. Семена прорастают при температуре 22–30° С на свету, имеют лабораторную всхожесть более 80%.

7. Критериями успешной интродукции являются: устойчивый сезонный ритм развития, высокое жизненное состояние популяций и зимостойкость, высокая семенная продуктивность и лабораторная всхожесть, длительное сохранение жизнеспособности семян, обильный самосев, устойчивость к болезням и вредителям, длительное существование в коллекции.

8. Действенными мерами охраны являются: сохранение видов на заповедных территориях и в условиях культуры, где за короткий период (2 года) можно создать многочисленные популяции, ежегодно получать большое количество семян, которые можно использовать для расширения культивируемого ареала и реинтродукции.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Семенова Г.П., Елисафенко Т.В. Онтогенез редкого Сибирского растения *Viola alexandroviana* (W. Beck.) Juz. в условиях сада // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических садах Евразии. Киев: Изд-во Центр. бот. сада АН Украины, 1993. С. 163-164.

2. Елисафенко Т.В. Морфология семян редких сибирских видов рода *Viola* L. // Особенности развития и прорастания семян интродуцентов: Тезисы докл. X Совещания по семеноведению интродуцентов. М., 1994. С. 10-11.

3. Елисафенко Т.В. Хазмогамное и клейстогамное цветение редких сибирских видов рода *Viola* L.: Материалы 1-й Межрегион. научно-практич. конф. Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири (май 1997 г.). Кемерово, 1997. С. 155-156.

4. Елисафенко Т.В. Эколого-биологические особенности интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сибирский экологический журнал. 1997. № 1. С. 71-76.

5. Елисафенко Т.В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журнал. 1998. Т. 83. № 6. С. 66-73.