

© Т. В. Елисафенко, Е. В. Жмудь

## СОСТОЯНИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *VIOLA INCISA* (*VIOLACEAE*) В ЮЖНОЙ СИБИРИ

T. V. ELISAFENKO, E. V. ZHMUD'. THE STATE OF NATURAL POPULATIONS  
OF *VIOLA INCISA* (*VIOLACEAE*) IN SOUTH SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101  
Тел. (383)3344567  
Факс (383) 3301986  
E-mail: tveli@csbg.nsc.ru  
Поступила 25.02.2010  
Окончательный вариант получен 02.08.2010

Проведена оценка состояния популяций и морфологическая характеристика растений *Viola incisa* Turch. в Иркутской области и Республике Алтай. Изучен онтогенез растений в популяции Иркутской обл. Выделены критерии для определения возрастных состояний. Определена демографическая структура популяции. Высказана гипотеза о возможных путях формирования устойчивой популяции в Иркутской обл. Необходим мониторинг исследованных сообществ и организация охраны популяции *V. incisa* в Республике Алтай.

**Ключевые слова:** редкий вид, *Viola incisa*, онтогенез, онтогенетический спектр, демографические индексы, Иркутская обл., Республика Алтай.

*Viola incisa* Turch. фиалка надрезанная — эндемик Южной Сибири, нуждается в государственной охране. Охраняется в Хакасском заповеднике и в шести ботанических садах. Вид включен в Красную книгу Российской Федерации (2008), список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980) и семь сибирских региональных Красных книг. *V. incisa* — травянистый поликарпический розеточный, короткокорневищный многолетник, мезоксерофит. Это горно-степной вид с южно-сибирским дизъюнктивным ареалом. Растет по песчаным берегам озер и рек, тенистым каменистым склонам, солончаковым лугам, опушкам сосновых лесов, встречается в лесостепных районах (Редкие.., 1980).

Впервые Н. С. Турчанинов описал вид *V. incisa* в 1838 г. Он был обнаружен на берегу оз. Байкал в окр. с. Большое Голоустное. В настоящее время в литературе постоянно появляются сведения о новых местонахождениях этого вида, значительно удаленных друг от друга (Иванова, Азовский, 1998). Помимо классического местообитания отмечены местонахождения в Алтайском крае (в окр. пос. Белокуриха), Кемеровской обл., Красноярском крае (на берегу оз. Инголь, окр. с. Есаулово), Новосибирской обл. (в окр. пос. Колывань), Республике Алтай (в окр. г. Горно-Алтайска и в Шебалинском р-не на берегу р. Сема в окр. с. Черга), Республике Бурятия (на побережье оз. Байкал, на берегу р. Молокон), Республике Тыва (в Улаг-Хемском р-не, в окр. г. Кызыл), Республике Хакасия (в долинах рек Немир, Камышта, Абакан, в окр. г. Абакан), Казахстане (на Нарымском хребте) (Иванова и др., 1993; Шауло, 1995; Утемова, 2000; Семенова, 2007; Красная.., 2008). Несмотря на то что местонахождений указано немало, повторный поиск некоторых из них оказался безрезультатным. Нами не найдены популяции в Новосибирской обл. и Алтайском крае. Имеются сведения об отсутствии популяций в окр. оз. Инголь и окр. с. Черги (Польникова, 2001). М. М. Иванова с соавт. (1993) считают, что приведены ошибочные сведения о местонахождении этого вида в долине р. Молокон в Республике Бурятия.

К настоящему времени в литературных источниках имеются сведения об онтогенезе (Семенова, 1991; Польникова, 2001) и репродуктивной биологии (Семенова,

1993; Елисафенко, 1998, 2001) *V. incisa* в культуре. Недостаточно сведений о состоянии популяций этого вида в естественных условиях, имеется только описание популяции в Иркутской обл. из окр. с. Большое Голоустное (Иванова и др., 1993).

Цель данного исследования — оценка состояния популяций *V. incisa* в естественных условиях.

## Материал и методика

Нами были изучены популяции *Viola incisa* в Республике Алтай (2 VII 2009) и в Иркутской обл. (15 VIII 2009). Популяция *V. incisa* в Республике Алтай найдена в окр. г. Горно-Алтайск на горе Тугояк ( $N 51^{\circ}57.727'$ ;  $E 85^{\circ}56.617'$ ) в лесопарковой зоне, расположенной по обеим сторонам пешеходной тропы под пологом лиственного леса. Она занимает около  $10\text{ m}^2$ . В состав древостоя входят *Sorbus sibirica* Hedl., *Padus avium* Mill., *Quercus robur* L., *Acer negundo* L., *Malus baccata* (L.) Borkin, образующие сомкнутый полог. Ярус кустарников представлен *Rubus idaeus* L., он содержит также подрост *Pinus sylvestris* L. и лиственных пород, достигающий 50—70 см в высоту. Общее проективное покрытие составляет около 25 %. Травяной покров представлен *Rubus saxatilis* L., *Fragaria vesca* L., *Polygonatum officinale* All., *Cacalia hastata* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Astragalus glycyphyllos* L., *Primula macrocalyx* Bunge, *Achillea millefolium* L., *Viola prionantha* Bunge., *V. dissecta* Ledeb., *V. hirta* L. Единично произрастают *Phlomis tuberosa* L. и *Viola incisa* Turcz.

Популяция *V. incisa* в Иркутской обл. находится на участке пересохшего галечного русла р. Голоустная, между окраиной с. Большое Голоустное и берегом оз. Байкал ( $N 52^{\circ}03.098'$ ;  $E 105^{\circ}26.028'$ ), на высоте 479 м над ур. м. Общее проективное покрытие травостоя на исследуемой площади составляет около 20 %. В травостое преобладают *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Galium verum* L., *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *T. pavlovii* Serg., *Poa botryoides* Roshev., *Potentilla fragellaris* Willd. ex Schlecht., *Oxytropis deflexa* (Paii.) DC, *Artemisia frigida* Willd., *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge. Довольно часто встречается вид *Trifolium lupinaster* L., *Viola dissecta* Ledeb., *V. gmeliniana* Roemer et Schultes.

При исследовании использовали ценопопуляционно-онтогенетический метод А. А. Уранова (Заугольнова и др., 1988). Демографические индексы определяли по методике Л. А. Жуковой (Жукова, 1987). Так же учитывали экологическую плотность (Одум, 1986) и эффективную плотность (Животовский, 2001). Площадки закладывали случайно-регулярным способом. Трансекты (от 2 до 4) располагались друг от друга на расстоянии 1 м. В каждой трансекте выделяли 10 площадок по  $1\text{ m}^2$ . Для определения онтогенетического состояния опирались на ранее разработанную схему (Семенова, 1991; Елисафенко, 1999), т. е. учитывали количественные признаки (число и размер листьев, число побегов) и качественные признаки (наличие прошлогодних листьев, мощность корневой системы, наличие отмерших частей корневища, степень изрезанности листовой пластинки). В связи с тем, что вид включен в Красную книгу Российской Федерации, выкапывание растений было исключено. В каждом онтогенетическом состоянии описано от 3 до 20 экз. растений, в основном, по надземной части, при необходимости слегка подкапывая их для определения состояния корневища и наличия партикуляции. В Иркутской обл. популяция являлась локальной, но была представлена большим количеством особей, что позволило сделать описание возрастных состояний. В Республике Алтай популяция была малочисленна, поэтому не было возможности провести детальное описание онтогенетических состояний. Для обработки полученных результатов ис-

пользовали метод вариационной статистики. Определяли:  $M$  — среднее арифметическое,  $m$  — его ошибка,  $V$  — коэффициент вариации,  $t_{05}$  — критерий Стьюдента при 95%-м уровне вероятности (5%-м уровне значимости) (Лакин, 1973).

## Результаты и обсуждение

*Viola incisa* — розеточное растение с моноподиальным нарастанием, которое было описано у *V. hirta* L. И. Г. Серебряковым (1952). Годичный побег представлен укороченными междуузлями и ассимилирующими листьями, в пазухах которых находятся сериальные почки генеративного побега и вегетативного побега следующего порядка. Генеративные почки, заложившиеся весной и летом, развиваются в этот же год, а сформированные в августе и позже — на следующий год. Почки возобновления могут быть спящими неопределенно долгое время. При повреждении главного побега они трогаются в рост.

В литературе у этого вида отмечается два типа корневой системы — стержне-корневая (Зуев, 1996) и придаточная (Семенова, 2007). Действительно, для вида характерен полиморфизм биоморф в зависимости от условий произрастания и возрастного состояния. В условиях культуры в виргинильном возрастном состоянии формируется корневая система смешанного типа, в дальнейшем главный корень часто отмирает, и тогда корневая система становится придаточной. При этом наблюдается мощное побегообразование из почек возобновления, вследствие чего формируется куст. В природной популяции в Иркутской обл. мы наблюдали развитие иной биоморфы, для которой было характерно наличие удлиненных годичных приростов ортотропных корневищ, завершающихся формированием короткокорневищного розеточного побега. По-видимому, такая биоморфа связана со специфическими условиями произрастания (рис. 1, 2). На галечнике, регулярно затапливаемом весной, верхушечная почка, вероятно, механически повреждается или засыпается, что стимулирует развитие ортотропных корневищ из спящих почек.

Для вида характерно развитие двух типов цветков — хазмогамных и клейстогамных. Массовое хазмогамное цветение наблюдается весной, у отдельных особей еще и в течение сезона, а клейстогамное — в течение всего вегетационного периода (Елисафенко, 1998). У особей алтайской популяции отсутствовали признаки хазмогамного цветения, а в иркутской популяции был найден только один бутон хазмогамного типа. У него были сложенные окрашенные лепестки, удлиненный столбик гинецея, рыльце располагалось над тычинками. Все эти признаки характерны для хазмогамного цветка. Для алтайской популяции Е. Н. Польникова (2001) отмечает хазмогамное цветение в мае и сентябре. Такой же феноритм соответствует популяции *V. incisa*, культивируемой в Центральном Сибирском ботаническом саду (ЦСБС) (г. Новосибирск), интродуцированной из Красноярского края (берег оз. Ингольь).

В природных популяциях в онтогенезе *V. incisa* мы выделили 3 онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 7 онтогенетических состояний (ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное и субсенильное) (рис. 2). Латентный период не изучался, так как в обеих популяциях нами не обнаружены плоды, а найденные клейстогамные цветки их не образовывали. В иркутской популяции в 1991 г. М. М. Ивановой с соавт. (1993) за весь вегетационный сезон также не найдено плодов, а для алтайской популяции Е. Н. Польникова (2001) отмечает наличие



Рис. 1. *Viola incisa*.

Иркутская обл., окр. с. Большое Головастное, 15 VIII 2009.

диссеминации. Действительно, наличие двух типов цветков определяет специфичность семенной размножки у видов рода *Viola* (Елисафенко, 1997, 1999). Образование плодов у хазмогамных цветков сильно зависит от экологических факторов, и обычно они не завязывают плоды. Функционирование клейстогамных цветков меньше зависит от экологических факторов, и отсутствие плодов от клейстогамных цветков в обеих популяциях выглядит несколько странным.

В исследованных популяциях нами не были обнаружены проростки (особи с 2 семядолями без настоящих листьев). М. М. Иванова с соавт. (1993) указывала на наличие проростков в иркутской популяции, но так как при этом ими не найдено за весь вегетационный сезон ни одного плода, то авторы делают предположение о спорадическом плодоношении растений. По их предположениям, это означает, что в 1991 г. проросли семена прошлых лет, находившиеся в почве. В наших исследованиях особи пресенеративного периода иркутской популяции имели удлиненные ортотропные корневища, что свидетельствовало об их вегетативном происхождении. Мы предполагаем, что растения иркутской популяции не способны к форми-



Рис. 2. Схема онтогенеза *Viola incisa*, окр. с. Большое Голоустное.

*j* — ювенильное растение, *im* — имматурное растение, *v* — виргинильное растение, *g<sub>1</sub>* — молодое генеративное растение, *g<sub>2</sub>* — зрелое генеративное растение, *g<sub>3</sub>* — старое генеративное растение, *ss* — субсенильное растение.  
 1 — конус нарастания, 2 — отмерший конус нарастания, 3 — отмерший лист, 4 — годичный прирост корневища,  
 5 — клейстогамный цветок, 6 — отмершие части корневища.

рованию плодов, а проростки, отмеченные в 1991 г., возможно, являлись проростками двух других видов, произраставших совместно с *V. incisa*, — *V. dissecta* или *V. gmeliniana*, так как в этом онтогенетическом состоянии виды слабо дифференцированы.

Ювенильные особи были представлены растениями с 1—2 маленькими настоящими листьями, при этом максимальный лист достигал 4 см (среднее значение  $3.2 \pm 0.7$ ). Листовая пластинка составляла 40 % от длины листа, ширина листовой пластинки — 80 % от ее длины.

Имматурные растения имели сформированный розеточный побег, следы прошлогодних листьев, от 1 до 2 (более половины изученных особей) зеленых листьев. Размер крупного листа равнялся от 3.6 до 5.6 см (среднее значение  $4.53 \pm 0.38$ ), листовая пластинка составляла 28 % от длины листа, ширина листовой пластинки — 84 % от ее длины. В этом онтогенетическом состоянии длина листа значительно больше, чем у ювенильных растений за счет более длинного черешка. Коэффициент вариации всех признаков (кроме ширины листа) был ниже в 2 раза, чем у растений предыдущего онтогенетического состояния (14—26 и 31—58 % соответственно).

У виргинильных растений наблюдалось начало ветвления, листья заметно отклонялись от вертикальной оси, и диаметр надземной части (проективное покрытие) составлял  $4.69 \pm 0.49$  см. Число листьев на побеге возрастало от 3 до 5 (в среднем  $3.67 \pm 0.24$  листа). Размер максимального листа у виргинильных и имматурных растений не отличался и равнялся в среднем  $4.50 \pm 0.36$ . Наблюдалось увеличение листовой пластинки относительно длины черешка. Ширина листовой пластинки также составляла 84 % от ее длины. Не все особи имели 2 побега, в связи с чем вариабельность признака «число листьев на особь» была больше в 2 раза у виргинильных растений, чем у имматурных. Коэффициент вариации для признака «длина черешка» также был в 2 раза выше по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием (44 и 25 % соответственно). Основным качественным признаком виргинильных особей являются распостертые листья и наличие большого количества остатков листьев прошлых лет.

Генеративный период для растений иркутской популяции *V. incisa* подразделен нами на три онтогенетических состояния. Молодые генеративные растения представлены особями с 1—2 побегами, из которых один несет пазушный генеративный побег с одним цветком. Диаметр надземной части был больше на 1 см, чем у виргинильных растений, и в среднем составил  $6.0 \pm 1.0$  см. Число листьев на побег и на особь у молодых генеративных и виргинильных особей незначительно отличалось и было больше в среднем на 1 лист. Максимально развитый лист длиной до  $5.87 \pm 0.74$  см, размер листовой пластинки составил 50 % от всей длины листа, при этом ее форма более вытянутая, чем у растений, находящихся в ранее описанных онтогенетических состояниях, ширина листовой пластинки в среднем составила 72 % от ее длины.

У зрелых (средневозрастных) генеративных растений наблюдалось максимальное развитие вегетативной сферы, диаметр розетки увеличился до 14.5 см, число побегов достигало 5, но встречались особи и с одним побегом (табл. 1). Число листьев на побеге в некоторых случаях составило 18, а на особь — 37. Наиболее облиственным был главный побег. В этом возрастном состоянии лист приобрел характерную форму: более половины его длины составила листовая пластинка, которая имела узкотреугольную форму. На особи встречалось до 6 цветков и плодов.

На старых генеративных растениях развивались 1—2 побега, наблюдалось множество остатков листьев прошлых лет и утолщенное полуразрушенное корневище.

ТАБЛИЦА 1  
Биометрическая характеристика зрелых генеративных растений *Viola incisa*

	Диаметр растения, см	Высота растения, см	Число побегов	Число листьев		Наибольший лист						Число цветков и плодов на особь	
				на особь	на побег	длина, см	длина черешка, см	листовая пластинка, см		длина листовой пластинки / длина листа	ширина листовой пластинки / длина листовой пластинки		
								длина	ширина				
Иркутская область, 15 VIII 2009													
<i>M</i>	8.89	3.76	1.58	11.42	7.47	5.58	2.39	3.19	2.06	0.59	0.64	3.31	
<i>m</i>	0.54	0.48	0.26	1.93	0.65	0.35	0.28	0.14	0.11	0.02	0.02	0.28	
<i>V, %</i>	26.37	55.91	71.02	73.62	47.67	27.33	50.26	19.67	23.82	17.03	13.39	34.37	
min	4.80	1.50	1.00	5.00	3.00	2.80	0.80	2.00	1.20	0.37	0.50	2.00	
max	14.50	9.00	5.00	37.00	18.00	9.20	5.20	4.40	3.00	0.71	0.83	6.00	
Республика Алтай, 2 VII 2009													
<i>M</i>	—	—	—	4.13	—	21.31	13.57	7.74	4.82	0.37	0.63	1.89	
<i>m</i>	—	—	—	1.89	—	1.61	1.10	0.58	0.32	0.01	0.03	0.20	
<i>V, %</i>	—	—	—	129.31	—	23.94	25.73	23.60	21.06	10.97	15.94	31.81	
min	—	—	—	1.00	—	14.00	8.30	4.50	3.50	0.32	0.53	1.00	
max	—	—	—	24.00	—	26.80	17.50	10.00	6.00	0.46	0.89	3.00	
Иркутская область, 12 VII 1991													
<i>M</i>	—	—	—	—	7.90	5.30	2.20	3.00	2.10	0.57	0.54	3.10	
<i>m</i>	—	—	—	—	0.37	0.21	0.14	0.13	0.07	—	—	0.29	
<i>V, %</i>	—	—	—	—	33.70	20.70	31.40	21.40	16.40	—	—	64.30	
min	—	—	—	—	4.00	3.30	1.20	2.10	1.60	—	—	1.00	
max	—	—	—	—	12.00	7.50	3.80	4.10	3.10	—	—	10.00	
<i>t<sub>1</sub></i>	—	—	—	—	0.58	0.70	0.61	1.00	0.32	—	—	0.52	
<i>t<sub>2</sub></i>	—	—	—	2.70	11.49	9.53	9.83	7.64	8.12	8.55	0.27	4.09	

Примечание. *t* — критерий достоверности разности; *t<sub>1</sub>* — между признаками 1991 и 2009 гг., *t<sub>2</sub>* — между признаками у растений популяций Республики Алтай и Иркутской обл. в 2009 г. (*t<sub>ref</sub>* = 2.03 (n = 38) для 5%-го уровня значимости), прочерк — отсутствие данных.

На побеге насчитывалось от 4 до 7 листьев и от 1 до 4 цветков и плодов. Лист по форме соответствовал листу зрелых генеративных растений. В течение генеративного периода наблюдалась партикуляция со значительным омоложением партикул за счет отмирания корневища. Некоторые особи представляли собой группу розеточных побегов, связанных между собой через основное, часто практически разрушенное, корневище удлиненными ортотропными побегами, на которых образуется собственная корневая система, и растения функционируют независимо друг от друга. Мы считаем это образование клоном, сформированным в результате партикуляции.

Растения постгенеративного периода по размерам приближались к растениям молодого генеративного или виргинильного онтогенетического состояния. Это были особи с одним побегом, 5—10 листьями, листовая пластинка широкотреугольной формы соответствовала 60 % от длины листа, ширина составляла 85 % от ее длины. От прегенеративного состояния растения отличались утолщенным корневищем. М. М. Иванова с соавт. (1993) отмечали наличие 4 и более побегов для постгенеративных особей. Учитывая партикуляцию в генеративном периоде, мы считаем, что в этом онтогенетическом состоянии особи являются однобеговыми партикулами.

Таким образом, в течение онтогенеза наиболее стабильным был признак «отношение листовой пластинки к длине листа». Его максимальное варьирование колебалось в пределах 29—31 % и наблюдалось у виргинильных и молодых генеративных растений. У особей других онтогенетических состояний это отношение составило менее 22 %. Отношение ширины листовой пластинки к ее длине — также достаточно стабильный признак, коэффициент вариации которого не превышал 20 %. Было обнаружено, что наиболее вариабельными признаками являются: высота растения, число побегов и число листьев, особенно у генеративных растений. С возрастом у растений *V. incisa* увеличивалось число листьев и листовая пластинка достигала 70 % длины листа, форма листовой пластинки изменялась от широкотреугольной (ширина 80 % от длины) до узкотреугольной (64 %). В постгенеративном периоде, напротив, длина листовой пластинки уменьшалась до 60 % от длины листа и формировались листья широкотреугольной формы. Для генеративного периода характерна партикуляция с омоложением особи от ювенильного до молодого генеративного онтогенетического состояния.

Сравнительный анализ (табл. 1) результатов биометрических признаков у зрелых генеративных растений изученной нами иркутской популяции с данными, полученными для этой же популяции в 1991 г. М. М. Ивановой с соавт. (Иванова и др., 1993), не показал достоверных различий по изученным признакам ( $t_{05} < 2.03$ ). Это свидетельствует о стабильном состоянии популяции.

Сравнительный биометрический анализ популяций из Иркутской обл. и из Республики Алтай показал достоверное различие между ними по всем изученным признакам, кроме признака «отношения ширины листовой пластинки к ее длине». В данном случае основным экологическим фактором, повлиявшим на различие в росте и развитии растений, явился фактор освещенности. Так, особи из горноалтайской популяции, выросшие под пологом леса, имели меньшую облиственность. Размер максимального листа у них был в 4 раза больше, чем у растений иркутской популяции, причем увеличение происходило за счет удлинения черешка в 6 раз, длина и ширина листовой пластинки увеличивалась в 2.5 раза. Таким образом, в результате уменьшения светового обеспечения у особей горноалтайской популяции сформировался более крупный лист за счет удлинения черешка; ширина листовой пластинки увеличивалась пропорционально длине. Листовая пластинка у растений, произрастающих под пологом леса, составила 37 % от длины листа, на солнечном участке — 60 %.

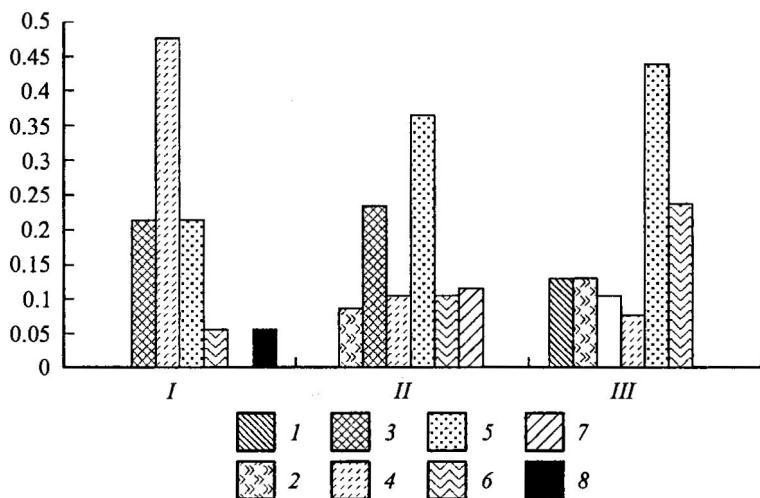


Рис. 3. Онтогенетические спектры популяций *Viola incisa*.

По оси ординат — доля особей, %; по оси абсцисс: онтогенетическое состояние особей. I — Алтай, 2 VII 2009; II — Иркутская обл., 15 VIII 2009; III — Иркутская обл., 12 VII 1991. 1 — проростки, 2 — ювенильное, 3 — имматурное, 4 — виргинильное, 5 — молодое генеративное, 6 — зрелое генеративное, 7 — старое генеративное, 8 — субсенильные растения.

Анализ онтогенетических спектров показал, что во всех случаях онтогенез был неполночленным, одновершинным (рис. 3). В 2009 г. в обеих популяциях не найдены проростки; у иркутской популяции за время наблюдений не отмечены субсенильные особи. В 1991 г. в прегенеративном периоде М. М. Иванова с соавт. (1993) не определяли имматурное возрастное состояние. В иркутской популяции преобладали генеративные растения, что характерно для нормальной популяции, а в алтайской популяции — виргинильные особи. Анализируя демографические показатели исследованных популяций по критерию «дельта—омега», мы определили горноалтайскую популяцию как молодую, иркутскую в 1991 г. как зреющую, в 2009 г. — как молодую (табл. 2). Индекс старения во всех случаях очень низкий. Вероятно, многие особи не достигали субсенильного онтогенетического состояния. Индекс

ТАБЛИЦА 2  
Демографическая характеристика популяций *Viola incisa*

Параметры	Республика Алтай, 2 VII 2009	Иркутская обл.	
		15 VIII 2009	12 VII 1991
Экологическая плотность	1.90	5.35	0.03
Эффективная плотность	0.91	3.04	0.02
Дельта	0.20	0.26	0.25
Омега	0.48	0.57	0.62
Тип популяции по классификации «дельта—омега»	Молодая	Молодая	Зреющая
Индекс восстановления	2.60	0.73	0.49
замещения	2.17	0.73	0.49
старения	0.05	0.00	0.00
Процент генеративных особей	26.32	57.94	67.27

**старения и индекс замещения в иркутской популяции одинаков, несмотря на значительное различие в экологической и эффективной плотности, что подтверждает ее устойчивое состояние.**

По результатам наших исследований, учитывая, что растения в обеих популяциях не образовали плоды в годы проведенных исследований, мы предполагаем, что *V. incisa* — вид гибридогенного происхождения. Возникает вопрос — каким образом сформировалась устойчивая иркутская популяция *V. incisa* на площади 2400 м<sup>2</sup>? Вероятно, ее формированию способствовали специфический характер местообитания и биология этого вида, создавшие предпосылки для роста растений с низкой конкурентной способностью, какими явились виды рода *Viola* (Елисафенко, Семенова, 2004). Во-первых, данное сообщество представляет собой слабо задернованный галечник с редким травяным покровом. Общее проективное покрытие составляло не более 50 %, что, возможно, связано с сухостью субстрата, скученностью фрагментов почвы и интенсивным выпасом скота. Во-вторых, так как пойма неоднократно затапливается, верхушечные почки оказывались засыпанными или поврежденными, что способствовало развитию спящих почек с формированием удлиненных ортотропных корневищ. Последующая партикуляция обеспечивала вегетативное размножение. В-третьих, возможна неоднократная спонтанная гибридизация, при которой образовывались новые особи. Мы предполагаем, что последнее событие — довольно редкое явление (Елисафенко, 2009), и первые два фактора являются, скорее всего, определяющими для успешного существования растений данной популяции.

По результатам исследования, в 1991 г. было сделано заключение, что иркутская популяция *V. incisa* находилась под угрозой исчезновения (Иванова и др., 1993). Участок не был защищен от вытаптывания и поедания скотом. Непосредственно по участку проходила пешеходная тропа. Рекомендовалось применить методы охраны в виде создания памятника природы и ограждение участка (Иванова и др., 1993). Однако наши исследования показали, что состояние популяции устойчивое, несмотря на отсутствие предлагаемых мер и на наличие антропогенного воздействия.

## **Заключение**

Проведенное исследование *V. incisa* показало, что такие диагностические признаки, как «длина листа», «соотношение длины листовой пластинки и листа», «форма листовой пластинки», зависят от онтогенетического состояния растений и освещенности.

С возрастом увеличивается число листьев, и листовая пластинка удлиняется, достигает 70 % от длины листа, и ее форма изменяется от широкотреугольной (ширина составляла 80 % от длины) до узкотреугольной (64 %). При уменьшении светового обеспечения лист значительно увеличивается за счет удлинения черешка, а ширина листовой пластинки увеличивается пропорционально длине. Биометрический и демографический анализ иркутской популяции *V. incisa*, проведенный в 1991 и 2009 гг., показал ее устойчивое состояние даже при отсутствии рекомендованных мер охраны. Существование устойчивой популяции, вероятно, гибридного происхождения, требует дальнейших исследований и мониторинга. В Республике Алтай популяция на четверть состоит из генеративных растений, причем плоды не образуются, но в отличие от иркутской конкуренция в этом сообществе значительно выше и нет повреждения точек роста, что стимулировало бы развитие спящих

почек. Все вышесказанное вызывает опасение за сохранение горноалтайской популяции и подтверждает, что гибридогенные популяции неустойчивы в природе и склонны к элиминации. Необходим мониторинг обоих сообществ и по возможности организация охраны популяции *V. incisa* в Республике Алтай.

## Благодарности

Исследования выполнены при поддержке гранта № 23 по программе президиума РАН «Биологическое разнообразие» и Интеграционному проекту СО РАН № 28.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Елисафенко Т. В. Эколого-биологические особенности интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сибирский экологический журнал. 1997. № 1. С. 71—76.
- Елисафенко Т. В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 66—73.
- Елисафенко Т. В. Биология редких сибирских видов рода *Viola* L. в культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999.
- Елисафенко Т. В. Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сибирский экологический журнал. 2001. № 6. С. 711—716.
- Елисафенко Т. В. К вопросу о гибридизации в роде *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. VIII Междунар. науч.-практич. конф. Барнаул, 2009. С. 289—291.
- Елисафенко Т. В., Семенова Г. П. Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) в культуре // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 986—999.
- Животовский А. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
- Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1987. 32 с.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнов О. В. Ценопопуляция растений ( очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.
- Зуев В. Б. Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. С. 82—99.
- Иванова М. М., Азовский М. Г., Моложников В. Н. О второй находке *Viola incisa* (*Violaceae*) в Центральной Сибири // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 121—124.
- Иванова М. М., Азовский М. Г. Флористические находки в Бурятии и Иркутской области // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 119—124.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 342 с.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. М., 1986. 376 с.
- Польникова Е. Н. Экология и биология некоторых реликтовых и эндемичных видов растений на юго-востоке Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2001. 16 с.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.
- Семенова Г. П. *Viola incisa* (*Violaceae*) — редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 572—582.
- Семенова Г. П. Плоды и семена фиалки надрезанной // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 168. С. 140—144.
- Семенова Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
- Утемирова Л. Д. Род *Viola* во флоре Хакасии // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. II Рос. науч. конф., посв. 150-летию со дня рожд. П. Н. Крылова. Томск, 2000. С. 148—149.
- Шауло Д. Н. Род *Viola* L. в Кемеровской области // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1995. С. 108—110.

## SUMMARY

*Viola incisa* Turch. is included in the Russian and many regional Red Data Books. The state of its populations was estimated in the Irkutsk Region and in the Altai Republic. The ontogenesis of the Irkutsk population was studied. Mature generative plants have the greatest number of leaves (up to 24 leaves) and the longest leaves (up to 26.5 cm), their leaf blade being longer than a half of the whole leaf. Blade shape in juvenile and subsenile plants is broadly triangular, that of generative plants is narrowly triangular. The particularity with significant rejuvenation was observed. Based on morphological and demographic analyses, the studied populations were determined as young. The Irkutsk population had stable status even in the absence of recommended measures. Lack of fruits in two populations is possibly connected with hybrid origin of *V. incisa*. Possible ways of formation of the stable population in Irkutsk Region were suggested. Monitoring of the studied communities and measures for conservation of the *V. incisa* population in the Altai Republic are necessary.

УДК 582.682.5

Бот. журн., 2011 г., т. 96, № 5

© В. Ф. Таракевич,<sup>1</sup> В. М. Леунова<sup>2</sup>

## ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *CORYDALIS*, *FUMARIA* И *FUMARIOLA* (FUMARIACEAE) И ИХ РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ

V. F. TARASEVICH, V. M. LEUNOVA. POLLEN MORPHOLOGY IN SOME MEMBERS OF *CORYDALIS*, *FUMARIA* AND *FUMARIOLA* (FUMARIACEAE) AND THEIR RELATIONSHIPS

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2  
E-mail: tarasevichvf@mail.ru

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
119992 Москва, Воробьевы горы  
E-mail: www.dashal@mail.ru

Поступила 12.04.2010

Окончательный вариант получен 22.11.2010

Изучена пыльца представителей 3 родов из сем. Fumariaceae: *Corydalis* Vent. (29 видов) из трибы *Corydaleae*, *Fumaria* L. (7 видов) и *Fumariola* Korsh. (1 вид) из трибы *Fumarieae*. На основании морфологических особенностей видов выделено 2 типа пыльцевых зерен. К 1-му типу принадлежит пыльца *Corydalis*, а ко 2-му — *Fumaria* и *Fumariola*. Различия между типами касаются строения апертур.

Пыльцевые зерна *Corydalis* сфероидальные, обычно 6-р угловые, редко 12-р угловые; крупные, (21) 25—50.5 мкм в диам. Изучение поверхности текстума в СЭМ выявило 4 типа скелетики: перфорированный, перфорированно-морщинистый, морщинисто-перфорированно-буторчатый и перфорированно-буторчатый. Пыльцевые зерна *Fumaria* сфероидальные, 6—12-р угловые, крупные, 28—44.5 мкм, имеющие буторчатую скелетику, бугры округлые или несколько овальные. Экзина утолщается вдвое в предапертурной области. Род *Fumariola*, представленный единственным видом *Fumariola turkestanica* Korsh., по морфологии пыльцы сходен с *Fumaria*.

Ультраструктура экзины *Corydalis* и *Fumaria*, выявленная в ТЭМ, свидетельствует о большом сходстве в ее строении. Текстум мощный, часто с крупными буграми, инфратектатный слой очень узкий, состоящий из колумел и частых гранул. Подстилающий слой толстый, непрерывный. Эндэкзина прерывистая, состоящая из расставленных, коротких, довольно толстых ламелл.

Пыльца родов *Fumaria* и *Fumariola* является уникальной по строению и отличается значительно от других родов, входящих в сем. Fumariaceae. С эволюционной точки зрения, роды *Fumaria* и *Fumariola* являются более продвинутыми по сравнению с родом *Corydalis*.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, морфология, ультраструктура, эволюция, Fumariaceae.

Сем. Fumariaceae входит в состав порядка Papaverales и включает 18 родов и 530 видов (Takhtajan, 2009). Его представители являются травянистыми однолет-