

Кариологические исследования сибирских видов рода *Viola* L.

Karyological studies of Siberian species of the genus *Viola* L.

Елисафенко Т. В.

Elisafenko T. V.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: tveli@ngs.ru
Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. На основании многочисленных литературных источников и оригинальных данных представлен анализ хромосомных чисел у сибирских видов рода *Viola* (40 видов из 12 секций), а также изучены гибридные формы с коллекционного участка «Редкие и исчезающие виды растений» Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Исследовали как корешки проросших семян, так и корешки взрослых растений с участка открытого грунта. Изучены образцы разного происхождения: Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Белоруссия, Корея, Япония, Кавказ, у некоторых таксонов из отдаленных точек ареала (например, *V. selkirkii*). Это позволило выявить вариабельность чисел хромосом для некоторых видов. Хромосомы у видов данного рода мелкие, длиной 0,8–1,2 мкм, что затрудняет их подсчет. Установлено наличие миксоплоидов в некоторых секциях и полибазическое состояние хромосомных чисел для ряда видов. Для полиморфных видов в секции *Violidium* характерны полиплоидные расы. Вариабельность чисел хромосом в таксонах отражают их способность к гибридизации, а так же процессы видообразования. Однако преобладание автогамии для большинства видов рода препятствует интенсивной гибридизации. Для эндемиков и третичных реликтов характерно стабильное число хромосом и они являются тетраплоидами.

Ключевые слова. Гибридизация, полиплоиды, числа хромосом, *Viola*.

Summary. The article presents an analysis of chromosome numbers in Siberian species of the genus *Viola* (40 species from 12 sections) based on numerous literary sources and original data. In addition, hybrid forms from the collection site “Rare and endangered Plant Species” of the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk) were analyzed. Just as the roots of germinated seeds, so the roots of adult plants from an open ground area were studied. Samples of different origins were investigated: Siberia, the Far East, Mongolia, Belarus, Korea, Japan, the Caucasus, in some taxa from remote points of the area (for example, *V. selkirkii*). This allowed us to reveal the variability of the chromosome numbers for some species. Chromosomes in species of this genus are small, 0.8–1.2 mkm long. This involves difficulties to count them. The presence of mixoploids in some sections and the polybasic state of chromosome numbers for a number of species were established. Polymorphic species in the *Violidium* section are characterized by polyploid races. The variability of chromosome numbers in taxa reflects their ability to hybridize, as well as the processes of speciation. However, the predominance of autogamy for most species of the genus prevents intensive hybridization. Endemic and tertiary relicts are characterized by a stable number of chromosomes and they are tetraploids.

Key words. Chromosome numbers, hybridization, polyploids, *Viola*.

Род *Viola* L. в семействе *Violaceae* Batsch самый объемный по видовому составу (более 400 видов) и является космополитом. Филогенетические связи в роде, как и его происхождение, давно привлекали исследователей. Популярно мнение в литературе о наличии интенсивной гибридизации в роде не только между близкородственными видами, но и между секциями (Никитин, 2007). Однако, учитывая особенности биологии цветения (буточная автогамия и облигатная клейстогамия), несовпадение периода хазмогамного цветения у видов разных секций, сомнительно, что гибридизация в этом роде – частое явление. Кроме этого для видов рода характерен полиморфизм (Клоков, 1949; Юзепчук, 1949), который выражается в генетической и модификационной изменчивости (Елисафенко и др., 2016). Поэтому изучение чисел хромосом является необходимым направлением в комплексном изучении рода.

Числа хромосом в роде *Viola* активно изучались во всем мире, начиная с первых работ по кариологии растений (Clausen, 1929). Диплоидный набор в роде представлен широким спектром значений $2n = 10-128$. У фиалок мировой флоры чаще всего встречается диплоидный набор 24 и 20 хромосом, затем в порядке убывания частоты встречаемости: 54, 12, 40, 48 (Пробатова и др., 2001). На основании анализа многочисленных литературных источников (Хромосомные числа ..., 1969; Ростовцева и др. 1981; Пробатова и др., 2001; Красников, Шауло, 2004; Verlaque, Espeut, 2007), включая оригинальные данные (Krivenko et al., 2012; Krivenko et al., 2015, Elisafenko, 2020), выявлено, что на современном этапе известно число хромосом у 40 сибирских видов фиалок (табл.). У ряда видов исследованы образцы разного происхождения: Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Белоруссия, Корея, Япония, Кавказ, у некоторых из отдаленных точек ареала (например, *V. selkirkii*). Это позволило выявить вариабельность чисел хромосом для некоторых таксонов.

Таблица

Числа хромосом сибирских видов рода *Viola* (по оригинальным и литературным данным)

Вид	2n	Вид	2n
подрод <i>Nomimum</i>		секция <i>Violidum</i>	
секция <i>Viola</i>		<i>V. ingolensis</i> T. Elisafenko	24
<i>V. collina</i> Bess.	20, 40	<i>V. irtutiana</i> Turcz.	24
<i>V. hirta</i> L.	20	<i>V. irinae</i> N. Zolot.	24, 48
<i>V. taynensis</i> Elisafenko et Ovczinnikova	20	<i>V. jeniseensis</i> Zuev	24
секция <i>Mirabiles</i>		<i>V. macroceras</i> Bunge	24
<i>V. mirabilis</i> L.	20	<i>V. milanae</i> Vl. Nikit.	24
<i>V. subglabra</i> Ledeb.) Baikov	20	<i>V. patrenii</i> Ging.	12, 20, 24, 36, 48
секция <i>Rosulantes</i>		<i>V. selkirkii</i> Pursh	12, 24
<i>V. arenaria</i> DC	18, 20	<i>V. trichosepala</i> (W. Beck.) Juz.	24
<i>V. mauritii</i> Tepl.	12, 16, 18, 20	<i>V. variegata</i> Fisch. ex Link.	24
<i>V. sachalinensis</i> Boiss.	16, 18, 20	секция <i>Arction</i>	
секция <i>Arosulatae</i>		<i>V. langsdorfii</i> Fischer ex Ging.	72, 96, 102, 120
<i>V. acuminata</i> Ledeb.	20, 40	секция <i>Bilobatae</i>	
<i>V. canina</i> L.	20, 40	<i>V. amurica</i> W. Beck.	24
<i>V. elatior</i> Fries.	20, 40	подрод <i>Dischidium</i>	
<i>V. nemoralis</i> Kütz	20	<i>V. biflora</i> L.	9, 12, 18, 34
<i>V. stagnina</i> Kit.	40	подрод <i>Chamaemelanium</i>	
секция <i>Plagiostigma</i>		<i>V. uniflora</i> L.	12, 24
<i>V. epipsiloides</i> A. et D. Löve	24	подрод <i>Melanium</i>	
<i>V. palustris</i> L.	48	секция <i>Novercula</i>	
секция <i>Violidum</i>		<i>V. arvensis</i> Murray	34
<i>V. alexandrowiana</i> (W. Beck.) Juz.	24, 48	<i>V. disjuncta</i> Beck.	26
<i>V. czemalensis</i> Zuev	24	<i>V. tricolor</i> L.	26, 28, 34, 42, 46
<i>V. dactyloides</i> Schultes	24	<i>V. atroviolacea</i> W. Beck.	26
<i>V. dissecta</i> Ledeb.	24, 40, 48	секция <i>Caudicales</i>	
<i>V. gmeliniana</i> Roem et Schultes	24	<i>V. altaica</i> Ker-Gawl.	26, 32–33, 40, 42, 48, 52, 54
<i>V. incisa</i> Turcz.	24, 48		

Нами начато определение чисел хромосом у сибирских видов, выращиваемых на коллекционном участке «Редкие и исчезающие виды растений Сибири» в Центральном сибирском ботаническом саду.

Хромосомы у видов данного рода мелкие, длиной 0,8–1,2 мкм. Такие размеры и большое число хромосом затрудняют кариологическое исследование видов этого рода. Встречаются миксоплоиды

и разное число хромосом в клетках одного образца. Это явление оказалось характерным для стерильных гибридных форм и видов, которые участвуют в гибридизации, например, *V. irinae*. Возможно это проявление цитомиксиса, который встречается как в мейотических клетках, так и в соматических у видов семейств Lamiaceae, Poaceae (Постовцева, 1978).

Для сибирских видов рода *Viola* основные числа хромосом – 5 (секции *Viola*, *Mirabiles* Nyman, *Rosulantes* Borbas, *Arosulatae* Borbas) и 6 (секции *Plagiostigma* Godron, *Violidum* (C. Koch) Juz., *Arction* Juz., *Bilobatae* W. Becker, подрод *Chamaemelanium* Ging.), гораздо реже 17 (секция *Novercula* Kupffer, подрод *Dischidium* Ging.). 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* (Kupffer) Klokov подрода *Melanium* Kupffer (*V. altaica*, *V. arvensis*, *V. tricolor*). Последние два вида редко встречаются в Сибири, рассматриваются как сорные. Для этих видов характерна автогамия в бутоне, что противоречит такому разнообразию хромосомных чисел. Для *V. altaica* и *V. biflora* также характерно полибазическое состояние. Это высокогорные виды, неперспективные для интродукции из-за узкой экологической приуроченности, хотя они имеют широкий ареал. *V. biflora* один из немногих видов рода *Viola*, заходящий в Арктику.

Ряд авторов отмечают для высокогорных видов полиплоидию, т.к. резкие перепады температуры приводят к нарушению нормального течения мейоза и провоцируют полиплоидию (Соколовская, Стрелкова, 1962; Водопьянова, 1972; Крогулевич, 1972). Вероятно, эти же специфические условия в высокогорьях и температурные перепады в северных широтах привели к полибазическому состоянию некоторых таксонов разного уровня. Однако *V. biflora* (единственный представитель подрода *Dischidium*) также обитает в высокогорьях, но для этого вида отмечено стабильное число хромосом, причем диплоидное. Только в Арктике (18), на Кавказе (34) и в Гималаях (9) оно изменяется (Соколовская, Стрелкова, 1962). Эндемики и третичные реликты имеют стабильное число хромосом и являются тетраплоидами (20, 24). Переменная плоидность или полиморфизм по числу хромосом проявляется не только внутри рода, но и внутри некоторых таксонов. Полиплоидные расы наблюдаются в пределах полиморфных видов в секции *Violidum*. При основном числе $x = 6$, большинство видов тетраплоиды $2n = 24$. Исключение составляют октоплоидные виды *V. alexandrowiana*, *V. dissecta* *V. irinae*, *V. incisa*, так же, как их близкородственные дальневосточные виды *V. mandshurica* W. Beck., *V. alisoviana* Kiss. и *V. prionantha* Bunge. Большинство этих видов рассматривают как родителей гибридного вида *V. incisa*, *V. ingolensis* и гибридных форм. Для флоры СССР отмечено всего три вида в подроде *Nomimum* не с цельнокрайным листом: *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. incisa*. В. В. Никитин описал *V. milanae* (Никитин, Силантьева, 2006), *V. x incissecta* Vl. Nikit., *V. x grubovii* Vl. Nikit. *V. x juzepczukii* Vl. Nikit. (Никитин, 2007). С. В. Юзепчук (1949) указывает, что *V. dissecta* является весьма полиморфным видом, и не придает значения многочисленным образцам с разной степенью расчлененности листовой пластинки. По нашему мнению, в природе существует спонтанная гибридизация между *V. dissecta* и видами из групп *Macroceras*, *Subsagittatae*, *Gmeliniana* с цельнокрайными листовыми пластинками. Полученный гибрид часто определяют как *V. incisa*. Для него характерно произрастание совместно с *V. dissecta*, с одной стороны, и с *V. gmeliniana*, *V. irinae* или *V. macroceras*, с другой стороны. Второй родитель определяет форму листовой пластинки – узкотреугольная или широкотреугольная. Часто для таких видов характерна пониженная фертильность или стерильность цветков. Именно такие гибриды В. В. Никитин и описал как *V. x incissecta*, *V. x grubovii*, *V. x juzepczukii*. Нами установлено, что *V. incisa* – эндемик Прибайкалья, фертильные популяции близкородственного вида – *V. ingolensis* Т. Elisafenko, популяции со стерильными растениями – гибридные формы. Часто у родительских видов $2n = 24$, а у гибридного вида или формы можно обнаружить $2n = 24, 48$, а также разное число хромосом в клетках одного образца.

В секции *Violidum* выделяются *V. patrinii* и *V. selkirkii*, виды влажных местообитаний, у них выявлено диплоидное состояние $2n = 12$, как и для *V. biflora*. Также выявлена плоидность в секциях *Viola* (*V. collina*) и *Arosulatae* (*V. acuminata*, *V. elatior*). Для двух видов этого подрода установлены полиплоидные ряды: *V. patrenii* (12, 24, 36, 48) и *V. langsdorfii* Fisch. ex Ging. (72, 96, 102, 120). Последний вид – представитель секции *Arction*, куда всходят высокоплоидные виды, в основном произрастающие на Дальнем Востоке, на территорию Сибири заходит только *V. langsdorfii* в районе Якутии. Н. В. Пробатова (2014) считает, что для таких видов не закончился процесс видообразования.

Подрод *Chamaemelanium* в Сибири представлен только одним видом – *V. uniflora*, который не встречается на Дальнем Востоке и в Европе, у него обнаружены две расы – диплоидная и тетраплоидная.

На Дальнем Востоке распространены 4 близкородственных вида, некоторые из них представлены также двумя расами с $2n = 12$ и 24 . В наших исследованиях для популяций *V. uniflora* $2n = 12$ не выявлено.

Подрод *Nomimum* интересен как полиморфными видами, так и образованием межвидовых и межсекционных гибридов (секции *Arosulatae* и *Viola*, *Viola* и *Plagiostigma*), хотя вероятность образования гибридов, как было указано выше, низкая. Преобладание автогамии, низкий процент плодообразования для хазмогамных цветков и разные феноритмы у представителей разных секций препятствуют спонтанному образованию межсекционных гибридов. J. Clausen (1951) в своей книге по эволюции видов растений особо подчеркнул невозможность получения искусственных гибридов между видами подродов *Chamaemelanium*, *Nomimum* и *Melanium*, что свидетельствует о более далеком родстве этих таксонов. Для рода *Viola* описано немало гибридов между близкородственными видами. Во «Флоре СССР» (Клоков, 1949; Юзепчук, 1949) отмечено у 106 видов 47 гибридов, причем более половины приходится на секцию *Trigonocarpea* Godr. (= *Rosulantes* и *Arosulatae*). В настоящее время для территории России и сопредельных республик отмечено 114 видов и 65 гибридов (Никитин, 2002, 2003; Никитин, Силантьева, 2006). Самостоятельность некоторых видов до сих пор оспаривается исследователями. Основными критериями, по которым определяют гибриды, являются морфологические признаки – промежуточные между предполагаемыми родителями, а также низкая фертильность цветков, кельрейтеровский метод (по полноценности пыльцевых зерен). По нашему мнению, вышеперечисленные критерии не являются достаточным доказательством наличия гибридов в этом роде. Хотя известно, что гибриды из подрода *Melanium* обычно фертильны, а из подрода *Nomimum* в разной степени бесплодны (Никитин, 2002). У гибридных форм так же, как и у некоторых видов секции *Violidum*, нами выявлены $2n = 24, 32, 36, 48$ в одном образце, например, у *V. irinae*. Исследования в этом направлении продолжаются с применением других методов, например, молекулярно-генетических.

Таким образом, в результате первоначальных комплексных исследований сибирских видов рода *Viola* нами установлено наличие миксоплоидов в некоторых секциях и выявлено полибазическое состояние хромосомных чисел для ряда видов. Дальнейшие исследования позволят скорректировать схему филогенетических связей между секциями в этом роде.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН АААА-А21-121011290025-2 «Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов» и на материале УНУ № USU 440534 «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте» ЦСБС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Водопьянова Н. С.** Гибридизационные процессы во флоре Станового нагорья // Высокогорная флора станового нагорья. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 200–205.
- Елисафенко Т. В., Кубан И. Н., Дорогина О. В.** Молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2016. – С. 123–130.
- Клоков М. В.** Семейство Violaceae // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 15. – С. 452–479.
- Красников А. А., Шауло Д. Н.** Хромосомные числа и хемосистематика // Turczaninowia, 2004. – Т. 7, № 2. – С. 82–95.
- Крогулевич Р. Е.** Влияние ботанико-географических факторов на полиплоидию // Научные чтения памяти М. Г. Попова: Двенадцатое и тринадцатое чтения. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972. – С. 12–24.
- Никитин В. В.** Тенденции морфологической эволюции и родственные связи таксонов рода *Viola* (Violaceae) флоры восточной Европы и Кавказа // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 4. – С. 31–55.
- Никитин В. В.** Новые виды и гибриды рода *Viola* L. (Violaceae) // Новости систематики высших растений, 2003. – Т. 35. – С. 135–146.
- Никитин В. В.** Гибридизация в роде *Viola* (Violaceae) // Бот. журн., 2007 – Т. 92, № 2. – С. 212–227.
- Никитин В. В., Силантьева М. М.** Фиалки (*Viola* L., Violaceae) Алтайского края // Новости систематики высших растений, 2006. – Т. 38. – С. 165–201.
- Пробатова Н. С.** Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России) – Владивосток: Дальнаука, 2014. – 343 с.
- Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э. Г.** Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, Violaceae) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – Вып. XL-VIII. – С. 85–124.

- Ростовцева Т. С.** Цитомиксис у *Dracocephalum imberbe* Bunge (сем. Lamiaceae Lindl.) // Цитология и генетика, 1978. – Т. 12, № 3. – С. 218–220.
- Ростовцева Т. С., Красноборов И. М., Красникова А. С.** Числа хромосом некоторых видов флоры Сибири // Новые данные о фитогеографии Сибири. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 220–224.
- Соколовская А. П., Смирнова О. С.** О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений // Полиплоидия у растений: Труды совещ. по полиплоидии растений (г. Москва, 25–28 июня 1958 г.) – М.: АН СССР, 1962. – С. 83–89.
- Хромосомные** числа цветковых растений / ред. А. А. Федорова. – Л.: Наука, 1969. – 718 с.
- Юзенчук С. В.** Семейство Violaceae // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 15. – С. 350–452.
- Clausen J.** Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola* // Ann. Bot., 1929. – Vol. 43, № 172. – P. 741–764.
- Clausen, J.** Stages in the evolution of plant species. – Ithaca, 1951. – 206 pp.
- Elisafenko T. V., Astashenkov A. Yu., Krasnikov A. A., Cheryomushkina V. A., Dorogina O. V.** IAPT chromosome data 32 (4) / ed. K. Marhold // Taxon, 2020. – Vol. 69, № 5. – P. 1126–1132.
- Krivenko D. A., Kotseruba V. V., Kazanovsky S. G., Verkhozina A. V., Elisafenko T. V., Stepantsova N. V., Belyaev A. Yu.** IAPT/IOPB Chromosome Data 19 // Taxon, 2015. – Vol. 64, № 5. – P. 1071–1073.
- Krivenko D. A., Elisafenko T. V., Krasnikov A. A., Dorogina O. V.** Poaceae, Violaceae / IAPT/IOPB Chromosome Data 13 // Taxon, 2012. – Vol. 61, № 4. – P. 897–899.
- Verlaque R., Espeut M.** IAPT/IOPB chromosome data 3 // Taxon, 2007. – Vol. 56, № 1. – P. 209.