

Изменчивость морфологических признаков у близкородственных видов подрода *Nominium* рода *Viola*

Variability of morphological features in closely related species of the subgenus *Nominium* of the genus *Viola*

Елисафенко Т. В.¹, Минченкова М. В.²

Elisafenko T. V.¹, Minchenkova M. V.²

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: tatvelisa@mail.ru

¹ Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: maria.min4@yandex.ru

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Реферат. Изучены морфологические признаки листьев, плодов и семян у интродуцированных растений (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск) викарных видов рода *Viola* L. подрода *Nominium* секции *Violidium* (*V. czemalensis* Zuev, *V. jooi* Janka, *V. macroceras* Bunge, *V. somchetica* C. Koch.). Выявлена внутрипопуляционная и межвидовая изменчивость качественных и количественных признаков у листовой пластинки, прилистников, плода, семени. Рассмотрена индивидуальная изменчивость листа и плода у *V. czemalensis*, *V. jooi*, *V. macroceras*. Установлен от низкого до среднего уровень индивидуальной изменчивости изученных признаков (лист и плод). Наиболее изменчивым признаком являлась длина листовой пластинки до 36 %. Доля сросшейся части прилистников с черешком, форма, цвет плода – наименее вариабильные признаки. В результате анализа внутрипопуляционной изменчивости установлено, что для *V. czemalensis* характерна наибольшая вариабильность признаков, наименьшая изменчивость выявлена у *V. macroceras*. Прилистники *V. czemalensis* срастаются с черешком на 80–90 %, но встречаются и до 50 %. Установлены достоверные различия по форме и окраске плода. Зеленый и наиболее округлый плод у *V. jooi*, менее округлый с незначительными фиолетовыми штрихами у *V. macroceras*, у *V. czemalensis* – эллипсоидальный почти фиолетовый плод. Семена всех видов красно-коричневого цвета с крупным ариллоидом. Для всех видов изученные признаки семян имеют низкий уровень изменчивости. Зародыш крупный, лопатовидный занимает почти всю длину эндосперма (75–96 %). По морфологическим данным *V. czemalensis* и *V. macroceras* являются самостоятельными таксонами.

Ключевые слова. Изменчивость, лист, плод, прилистники, семя, фиалка.

Summary. Morphological features of leaves, fruits and seeds of introduced plants (CSBG SB RAS, Novosibirsk) of vicar species of the genus *Viola* L. of the subgenus *Nominium* of the section *Violidium* (*V. czemalensis* Zuev, *V. jooi* Janka, *V. macroceras* Bunge, *V. somchetica* C. Koch.) were studied. Intrapopulation and interspecific variability of qualitative and quantitative characteristics in the leaf blade, stipules, fruit, and seed was revealed. The individual variability of leaf and fruit of *V. czemalensis*, *V. jooi*, *V. macroceras* is considered. A low to medium level of individual variability of the studied traits (leaf and fruit) has been established. The most variable feature was the length of the leaf blade up to 36%. The proportion of the fused part of the stipules with a petiole, the shape and color of the fruit are the least variable signs. *V. czemalensis* is characterized by the greatest intrapopulation variability of features. The least variability was revealed in *V. macroceras*. Stipules of *V. czemalensis* fuse with the petiole by 80–90 %, but they also occur up to 50 %. *V. czemalensis* is characterized by the fusion of stipules with a petiole up to 80–90 %. Significant differences in the shape and color of the fetus have been established. The fruit of *V. jooi* is green and most rounded, *V. macroceras* fruits are green, less rounded with slight purple strokes, *V. czemalensis* fruits are ellipsoidal almost purple fruit. The seeds of all species are red-brown in color with large arilloids. For all species, the studied seed features have a low level of variability. The embryo is large, spatulate and occupies almost the entire length of the endosperm (75–96 %). According to morphological data, *V. czemalensis* and *V. macroceras* are independent taxa.

Key word. Fruit, leaf, seed, stipules, violet.

Одной из важных проблем определения таксономической принадлежности растений является выявление диагностических признаков. Для этого важно рассматривать объект во временном аспекте, это предполагает сезонную и возрастную изменчивость, а также модификационную изменчивость при вариации экзогенных факторов, как абиотических, так и биотических. Интродукционный эксперимент позволяет выявлять информативные признаки для таксономии. Традиционно в ключах-определителях используются морфологические признаки, визуально определяемые без сложных оптических приборов. Наиболее значимыми являются слабовариабельные признаки, обычно характеризующие генеративные органы, так как именно развитие генеративной сферы позволяет выполнять главную задачу живых организмов – воспроизведение себе подобных. Но часто подобные признаки характерны для ранга выше видового уровня. Поэтому наиболее важное значение для определения вида имеют морфологические признаки вегетативной сферы.

Род *Viola* L. включает 664 вида (Marcussen et al., 2022) и давно признан сложным в таксономическом отношении по двум основным причинам – наличие полиморфизма и спонтанной гибридизации, что затрудняет идентификацию видов (Юзепчук, 1949; Никитин, 2007). В. В. Никитин (2007) указывает, что роль и распространение естественных гибридов у фиалок все еще недооценивается, с этим положением согласны Н. С. Пробатова с соавторами (2001), изучавшие виды рода во флоре Дальнего Востока. Нередко гибридизация ведет к интрогрессии и к формированию нового гибридного таксона. В результате в списки Красных книг включены виды как сборных таксонов, например, *V. incisa* Turcz., (Елисафенко, 2019), так и сомнительным определением, например, *V. canina* L. (Никитин, Силантьева, 2006), *Viola tataricae* Stepanov, *V. matrona* Stepanov (Степанов, 2022а, 6).

Несмотря на распространенное мнение об интенсивной гибридизации в роде вследствие биологических особенностей видов, это явление не частое. Незначительное хазмогамное цветение ксеногамных цветков, преобладание автогамии клейстогамных цветков, несовпадение ритмов цветения видов предполагают незначительную гибридизацию (Елисафенко, 2009).

Ряд исследователей отмечают низкий полиморфизм и внутрипопуляционную изменчивость некоторых видов рода *Viola* (Marcussen, Nordal, 1998; Culley, Wolfe, 2001). Низкую гетерогенность популяций связывают с преобладанием автогамии.

Цель данного исследования – изучить изменчивость некоторых морфологических признаков у близкородственных викарных видов рода *Viola* подрода *Nomimum* Ging секции *Violidium* (C. Koch): *V. czemalensis* Zuev, *V. jooi* Janka, *V. macroceras* Bunge, *V. somchetica* C. Koch. Систематическое положение дано по К. С. Байкову (Конспект флоры Сибири, 2005). По мнению некоторых исследователей, *V. czemalensis* Zuev признается синонимом *V. macroceras* Bunge (Никитин, Силантьева, 2006; Marcussen et al., 2022).

Все данные виды эндемики, монтанные и петрофиты. *Viola jooi* произрастает в нескольких альпийских районах румынских Карпат, встречаются на северо-востоке Сербии, в Румынии (Niketic M. et al., 2015), кальцефит. *V. macroceras* – эндемик Алтая (Никитин, Силантьева, 2006). *Viola czemalensis* – эндемик Алтая (Зуев, 1993). *Viola somchetica* – эндемик Кавказа (Никитин, 2012).

Методы. Все виды интродуцированы на территории коллекции «Редкие и исчезающие виды растений Сибири» (г. Новосибирск). Происхождение образцов разное: *V. czemalensis* интродуцирован из Республики Алтай (Чемальский р-н) в 2003 г.; семена *V. jooi* получены по делектусу из Германии (г. Дрезден, Botanischer Garten der Technischen Universität Dresden) в 2003 г.; *V. macroceras* интродуцирован из Республики Алтай (Онгудайский р-н) в 2009 г.; *V. somchetica* интродуцирован из Республики Дагестан (с. Гуниб) в 2018 г. Последний вид проходит этап первичной интродукции.

Основные исследования проводили в августе 2023 г. на интродукционных популяциях. Морфологию семян изучали 2011–2023 гг.: *V. czemalensis*, *V. macroceras* – сбор семян 2010 г.; *V. macroceras*, *V. jooi* – 2011 г., *V. somchetica* – сбор семян 2023 г. Индивидуальная и внутрипопуляционная изменчивость изучена у *V. czemalensis*, *V. jooi*, *V. macroceras*. Исследовали листья и коробочки, собранные с 3–5 особей для индивидуальной изменчивости, с 20 особей для внутривидовой и межвидовой изменчивости. Были рассмотрены: лист (листовая пластинка (ЛП), прилистники), коробочка (цвет и форма), семя. Изучены метрические признаки: длина листа, черешка, листовой пластинки, плода, семени, эндосперма, зародыша, семядолей; аллометрические признаки: индекс листовой пластинки (ИЛП) – отношение длины листовой пластинки к ее ширине), индекс листа (ИЛ) – отношение длины черешка листа к длине листовой пластинки; доля сросшейся с черешком части прилистника (СЧП), индекс плода

(ИП) – отношение ширины плода к его длине, индекс семени (ИС) – отношение ширины семени к его длине, отношение длины эндосперма к длине семени, отношение длины зародыша к длине эндосперма, Индекс зародыша (ИЗ) – отношение длины семядоли к длине зародыша. Также были рассмотрены качественные признаки: верхушка, форма, край, основание листовой пластинки, цвет прилистников, цвет коробочки. Для оценки качественных признаков была введена градация проявления каждого признака и балльная шкала для каждой степени проявления. Многие из этих признаков считаются диагностическими и слабовариабельными.

Для изучения морфологии семян использовали стереомикроскоп Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 и с программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. Семена перед изучением замачивали на 16 ч. Полученные результаты обработаны методом математической статистики: определяли среднее арифметическое значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации ($V, \%$). Выборки были проверены на нормальность с помощью метода QQ plot. Уровень изменчивости определялся по С. А. Мамаеву (1973). Достоверность различий определяли с помощью t -критерия Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$. (Лакин, 1973).

Результаты и обсуждение. Все растения имеют схожий облик и размер. Это короткокорневищные розеточные поликарпичные с листовыми пластинками до 5 см длиной и 3 см шириной темно-зеленого цвета, голые, при основании сердцевидные. Шпорец длинный (3–7 мм). Чашелистики с малозаметными придатками в виде бугорков. Весной наблюдается цветение хазмогамных (ксеногамных) цветков, в течение всего вегетационного сезона – клейстогамных (автогамных) цветков. Так как размножение преимущественно происходит за счет семян, образованных при автогамии, то ожидаема низкая внутрипопуляционная изменчивость. Это подтверждается анализом индивидуальной изменчивости.

В результате изучения индивидуальной изменчивости установлена степень изменчивости признаков от низкого до среднего уровня. Наиболее изменчивым признаком оказалось длина листовой пластинки от 12–27 % (*V. macroceras*, *V. jooi*) до 21–36 % (*V. czemalensis*). СЧП наименее вариабильный признак около 12 % (*V. jooi*) и 8–20 % у остальных видов. Установлено, что наибольшее срастание с черешком у *V. czemalensis* (до 90 %). ИЛП определяет форму листовой пластинки, обычно у видов имеет низкую вариабильность и является диагностическим признаком. Нами отмечено индивидуальная низкая изменчивость этого признака у *V. macroceras* (6–10 %), у остальных видов 12–17 %. ИЛ у видов рода *Viola* может зависеть от абиотических факторов, как нами было показано ранее (Елисафенко, 2012), в данном исследовании этот признак имел средний уровень изменчивости (до 22 %).

Вариабильность признаков у видов между особями была различной. Так, у *V. jooi* длина ЛП, ИЛП не имели достоверных различий между особями, а ИЛ и СЧП достоверно различались. Прилистники срастались до половины длины и немного меньше половины. У *V. czemalensis* ИЛ и ИЛП достоверно различаются между особями. Длина ЛП и СЧП не имела определенных различий. Прилистники срастались от 50 до 90 % своей длины. У *V. macroceras* длина ЛП и СЧП достоверно различалась между особями, ИЛ не имел достоверных различий. Прилистники, в основном, срастались до половины своей длины с черешком, изредка до 75 %.

Нами установлено, что все большинство изученных качественных признаков имеют индивидуальную изменчивость. Так, у одной особи могут быть листья как с заостренной, так и с острой верхушкой. Однако цвет и форма коробочки единообразны для одной особи. Плод – зеленая коробочка, на которой могут быть бордовые или фиолетовые вкрапления разного количества. Установлены типы окраски: зеленая, зеленая с бордовыми вкраплениями, зеленая с фиолетовыми вкраплениями, фиолетовая с зелеными вкраплениями, фиолетовая. Форма коробочки варьировала от продолговатой до шарообразной.

В таблице 1 представлена характеристика некоторых признаков для интродукционных популяций.

В результате анализа внутрипопуляционной изменчивости нами установлено, что для *V. czemalensis* характерна наибольшая изменчивость признаков, наименьшая изменчивость выявлена у *V. macroceras*. Важно, что СЧП наиболее высокий у *V. czemalensis* (до 90 %) и достоверно отличается с другими видами. Однако рассматривать данный признак как диагностический для вида не оправдано, т. к. он имеет средний уровень изменчивости (13–18 %) и в популяции всех видов можно встретить СЧП около 50 %.

Таблица 1

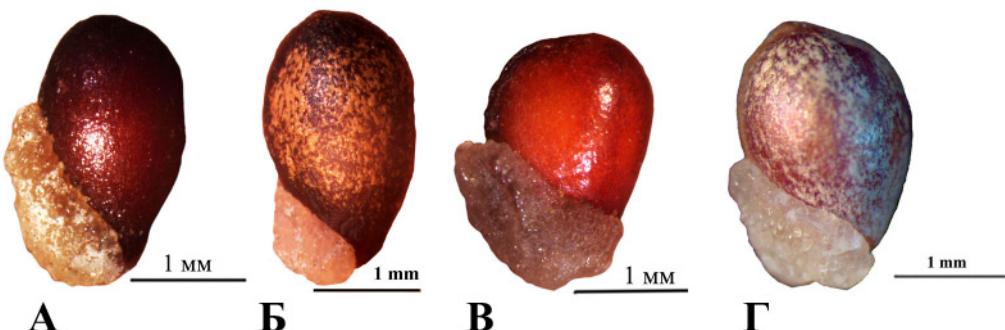
Характеристика листа, плода и семени *Viola czemalensis*, *V. jooi*, *V. macroceras*, *V. somchetica*

Признак	Вид			
	<i>V. czemalensis</i>	<i>V. jooi</i>	<i>V. macroceras</i>	<i>V. somchetica</i>
	$M \pm m$ (V, %)	$M \pm m$ (V, %)	$M \pm m$ (V, %)	$M \pm m$ (V, %)
Длина ЛП, мм	$29,55 \pm 1,61(38,07)$	$26,74 \pm 0,98(23,76)$	$28,03 \pm 0,57(11,83)$	
ИЛ	$2,32 \pm 0,07(20,61)$	$1,96 \pm 0,05(17,07)$	$1,50 \pm 0,05(18,01)$	–
ИЛП	$0,85 \pm 0,03(26,14)$	$1,01 \pm 0,02(15,61)$	$0,86 \pm 0,02(9,29)$	–
СЧП, %	$61,36 \pm 1,57(68,31)$	$51,40 \pm 1,4(17,98)$	$51,90 \pm 1,19(13,32)$	–
Длина плода, мм	$8,95 \pm 0,36(18,71)$	$6,68 \pm 0,26(18,12)$	$7,44 \pm 0,16(11,24)$	–
Индекс плода	$0,65 \pm 0,06(18,10)$	$0,79 \pm 0,04(13,39)$	$0,73 \pm 0,04(11,83)$	–
Длина семени, мм	$2,36 \pm 0,03(6,42)$	$2,47 \pm 0,02(4,32)$	$2,26 \pm 0,3(5,39)$	$2,47 \pm 0,02(3,71)$
Индекс семени	$0,57 \pm 0,01(4,73)$	$0,62 \pm 0,01(6,0)$	$0,63 \pm 0,01(6,94)$	$0,64 \pm 0,01(5,62)$
Отношение длины ариллуза к длине семени	$0,71 \pm 0,02(10,45)$	$0,46 \pm 0,01(7,94)$	$0,78 \pm 0,01(5,47)$	$0,59 \pm 0,01(8,61)$
Отношение длины эндосперма к длине семени	$0,81 \pm 0,01(4,54)$	$0,86 \pm 0,01(4,50)$	$0,81 \pm 0,04(5,40)$	$0,81 \pm 0,01(4,12)$
Длина зародыша	$1,83 \pm 0,02(5,95)$	$2,02 \pm 0,02(3,79)$	$1,67 \pm 0,01(3,39)$	$1,76 \pm 0,02(5,90)$
Отношение длины зародыша к длине эндосперма	$0,96 \pm 0,01(4,19)$	$0,96 \pm 0,01(3,14)$	$0,75 \pm 0,01(5,87)$	$0,89 \pm 0,01(5,12)$
Отношение длины семядоли к длине зародыша	$0,48 \pm 0,00(3,3)$	$0,51 \pm 0,00(3,87)$	$0,53 \pm 0,01(6,48)$	$0,53 \pm 0,01(4,59)$

Примеч.: M – среднее арифметическое значение; m – его ошибка; V – коэффициент вариации; ИЛ – индекс листа; ЛП – листовая пластинка; СЧП – доля сросшейся с черешком части прилистника, %.

Форма плода варьирует от сферической до продолговатой у всех видов. Индекс плода *V. czemalensis* 0,45–1,0, *V. jooi* – 0,63–1,0, *V. macroceras* – 0,63–0,85, при этом коэффициент вариации – 18 %, 14 %, 12 %, соответственно. Установлено, что у *V. jooi* встречаются только плоды зеленого цвета, у *V. macroceras* формируются как однородного зеленого цвета, так и окраска околоплодника может быть с фиолетовыми штрихами в разном количестве. Большей частью плоды зеленые с фиолетовыми штрихами. *Viola czemalensis* не встречаются однородного цвета коробочки, чаще обильное количество фиолетовых штрихов придает почти фиолетовую окраску всему околоплоднику.

Выявлено, что для всех видов характерен крупный ариллоид, более 50 % длины семени (рис. 1). Для всех изученных признаков строения семени характерный очень низкий уровень внутрипопуляционной изменчивости. Зародыш крупный, лопатовидный, занимает почти всю длину эндосперма (75–96 %).

Рис. 1. Общий вид семени: А – *Viola czemalensis*; Б – *V. jooi*; В – *V. macroceras*; Г – *V. somchetica*.

В результате анализа межвидовой изменчивости не выявлены достоверные различия по ИЛП между *V. macroceras* и *V. czemalensis*. У *V. jooi* ИЛП достоверно различается от двух видов. ИЛ имел достоверные различия между видами. У *V. czemalensis* длина черешка могла в 4 раза превышать длину ЛП (рис. 2). Для *V. macroceras* выявлен самый низкий ИЛ (1,03–2,07).

Установлены достоверные различия по форме и цвету плода. Наиболее округлый и зеленый плод у *V. jooi*, менее округлый с незначительными фиолетовыми штрихами у *V. macroceras*, у *V. czemalensis* – эллипсоидальный почти фиолетовый плод. Семена всех видов красно-коричневого цвета, с крупным ариллоидом типа карункула. Несмотря на то, что длина семени имела близкие значения у всех видов (2,26–2,47), только семена *V. jooi* и *V. somchetica* не имели достоверных различий по этому признаку. ИС *V. czemalensis* имел достоверные различия со всеми остальными видами, у него более вытянутое семя.

Изменчивость морфологических признаков викарных видов отражают дивергенцию признаков во времени и пространстве. Интродукционный эксперимент позволяет в единообразных условиях на основании изменчивости морфологических признаков предположить адаптационные возможности видов. В результате проведенных исследований установлено, что все виды имеют уровень индивидуальной изменчивости изученных признаков (лист и плод) от низкого до среднего уровня. Наиболее изменчивым признаком являлась длина листовой пластинки до 35 %. Доля сросшейся части прилистников с черешком, форма, цвет плода – наименее вариабильные признаки. В результате анализа внутрипопуляционной изменчивости установлено, что для *V. czemalensis* характерна наибольшая изменчивость признаков, наименьшая изменчивость выявлена у *V. macroceras*. Степень срастания прилистников с черешком до 80–90 % характерна для *V. czemalensis* не может быть диагностическим признаком, т. к. во всех популяциях можно встретить этот показатель равным 50 %. По морфологическим данным *V. czemalensis* и *V. macroceras* являются самостоятельными таксонами. *V. czemalensis*, вероятно, является наиболее эволюционно молодым видом.

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» с использованием материала УНУ № USU 440534 «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте» ЦСБС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Елисафенко Т. В. К вопросу о гибридизации в роде *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2009. – Т. 8. – С. 289–291.

Елисафенко Т. В. Редкий вид России *Viola incisa* и его близкородственные таксоны // Растительный мир Азиатской России, 2019. – № 2. – С. 3–15 DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-2(3-15)

Елисафенко Т. В. Устойчивость популяций некоторых видов рода *Viola* L. в природе и культуре // Растительный мир и его охрана: Материалы междунар. науч. конф. (5–7 сентября 2012 г., г. Алматы). – Алматы: LEM, 2012. – С. 248–251.

Зуев В. В. Группа *Macrocerae* Juz. рода *Viola* L. (Violaceae Juss.) в Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. – Т. 98, вып. 4. – С. 103–105.

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. – Новосибирск: Наука, 2005. – 362 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973. – 342 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

Никитин В. В. Violaceae // Конспект флоры Кавказа. Т. 3. – СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – С. 338–348.

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 сист. высш. раст., 2006. – Т. 38. – С. 165–201.

Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э. Г. Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, Violaceae) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – Вып. XLVII. – С. 85–124.

Степанов Н. В. Фиалка Татьяны. *Viola tatianae* Stepanov // Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Красноярск, 2022а. – С. 455.

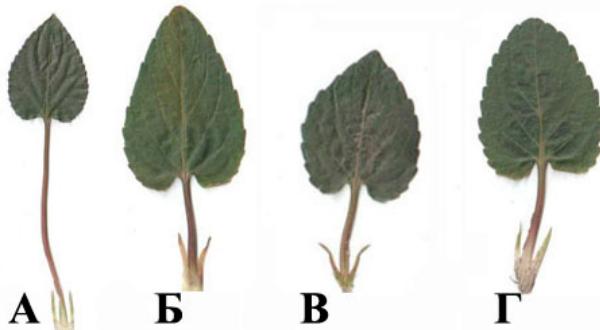


Рис. 2. Лист: А – *Viola czemalensis*; Б – *V. jooi*; В – *V. macroceras*; Г – *V. somchetica*.

Степанов Н. В. Фиалка Матроны. *Viola matronae* Stepanov // Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Красноярск, 2022б. – С. 449.

Юзепчук С. В. Семейство Violaceae // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 15. – С. 350–452.

Culley T. M., Wolfe A. D. Population genetic structure of the cleistogamous plant species *Viola pubescens* Aiton (Violaceae), as indicated by allozyme and ISSR molecular markers // Heredity, 2001. – Vol. 86, No 5. – P. 545–556.

Marcussen T., Ballard H. E., Danihelka J., Flores A. R., Nicola M. V., Watson J. M. A Revised Phylogenetic Classification for *Viola* (Violaceae) // Plants, 2022. – Vol. 11, No 17. – P. 2224. DOI: 10.3390/plants11172224

Marcussen T., Nordal I. *Viola suavis*, a new species in the Nordic flora, with analyses of the relation to other species in the subsection *Viola* (Violaceae) // Nordic Journal of Botany, 1998. – Vol. 18, Is. 2. – P. 221–237.

Niketic M., Cikovac P., Barina Z., Pifkó D., Lj M., Duraki Š., Tomović G. *Viola chelmea* and *Viola jooi* (Violaceae), new species for the flora of Serbia and their distribution in the Balkan Peninsula and the Carpathians // Bulletin of the Natural History museum, 2015. – No 8. – P. 49–74. DOI: 10.5937/hnhmb1508049Në