

РЕДКИЙ ВИД РОССИИ *VIOLA INCISA* (VIOLACEAE) И ЕГО БЛИЗКОРОДСТВЕННЫЕ ТАКСОНЫ

Т.В. Елисафенко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: tveli@ngs.ru

Рассмотрен комплекс *V. incisa* s. lato. На основе анализа распространения, морфологических и репродуктивных признаков выделены *V. incisa* s. str., гибридные формы и описан новый вид *Viola ingolensis* T. Elisafenko.

Ключевые слова: *Violaceae*, *Viola*, *Viola ingolensis*, новый вид, Сибирь.

RARE SPECIES RUSSIA *VIOLA INCISA* (VIOLACEAE) AND ITS CLOSELY TAXA

T.V. Elisafenko

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: tveli@ngs.ru

The complex *V. incisa* s. lato. has been considered. The distribution, morphological and reproductive features were analyzed. Based on this analysis *V. incisa* s. str., hybrid forms and new species *Viola ingolensis* T. Elisafenko have been highlighted.

Key words: *Violaceae*, *Viola*, *Viola ingolensis*, new species, Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

В мировой флоре насчитывается 550 видов рода *Viola* L. (*Violaceae* Batsch.) (Ballard, 1999). Род известен с VIII в., однако подробные сведения о сибирских видах относятся к началу XX в. Во флоре Азиатской России Б.А. Федченко (1915) на основе работ А.К. Беккер рассмотрел ряд сибирских видов. В конце XX в. В.В. Никитин переработал систему рода *Viola* относительно европейских ви-

дов, в это же время В.В. Зуев, опираясь на обзор семейства *Violaceae* флоры СССР (Юзепчук, 1949), представил сводку сибирских видов (Зуев, 1996). В начале XXI в. В.В. Никитин продолжил обработку рода на территории России, включая Сибирь. Итогом его исследований стал критический анализ рода для Алтайского края (Никитин, Силантьева, 2006), обзор фиалок Тувы (Никитин, 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основная проблема при построении системы этого рода заключается в том, что различные авторы понимают многие виды по-разному, для ряда видов не определен их таксономический статус. Это связано с недостаточной изученностью его представителей, полиморфизмом видов и наличием эндемиков. Особый интерес представляет группа видов с надрезанной и рассеченной листовой пластинкой. Ареал таких видов – азиатский, и они выпадают из исследований европейских и американских ученых, изучающих род *Viola*. В настоящее время во флоре России виды с подобным листом объединены в группу *Pinnatae* W. Bckr. из секции *Violidum* C. Koch.: *V. incisa* Turcz., *V. dissecta* Ledeb., *V. chaerophylloides* (Rgl.) W. Bckr., *V. dactylo-*

des Roem., *V. milanae* Vl. Nikit. На территории Сибири встречаются все виды, кроме *V. chaerophylloides*. Вид *V. incisa* включен в Красную книгу Российской Федерации (2008), в список “Редкие и исчезающие растения Сибири” (1980) и в семь сибирских региональных Красных книг, охраняется в Хакасском заповеднике и в шести ботанических садах. К настоящему времени в литературных источниках имеются сведения об онтогенезе этого вида (Семенова, 1991; Польникова, 2001) и репродуктивной биологии в условиях культуры (Семенова, 1993; Елисафенко, 1998, 2001), о состоянии популяций этого вида в естественных условиях (Иванова и др., 1993; Елисафенко, Жмудь, 2011).

Целью настоящей работы является рассмотрение комплекса *V. incisa* s. lato, который на дан-

ный момент представляет собой сборный таксон (Елисафенко, 2009; Елисафенко, Жмудь, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *V. incisa* Turcz. был описан Н.С. Турчаниновым (Turczaninov, 1842) из окрестностей с. Большое Голоустное (lectotypus (Никитин, Силантьева, 2006: 193): “In glareosis ad Baicalem, Majo 1832, Turcz.”) (рис. 1). Б.А. Федченко (1915) указывает распространение этого вида в пределах Иркутской губернии и описывает листовую пластинку как “более или менее глубоконадрезанно-пильчатую”, цветки фиолетовые, шпорец такой же длины, как и чашелистики, и слегка загнутый вверх. П.Н. Крылов (1935) расширяет ареал этого вида до Алтая – Нарымский хребет близ Катон-Карагая. При этом листовые пластинки он характеризует как “яйцевидные, кверху суженные, при основании слегка сердцевидные или плосковатые, по краям довольно глубоко (до одной трети пластинки), особенно в нижней своей половине перистонадрезанные на линейно-продолговатые, тупые, цельнокрайные или с одним маленьким зубчиком на наружной стороне, доли или длинные зубцы”. Также автор отмечает, что черешок листа (1.5–3 см длиной) равен или немного превышает длину листовой пластинки и фиолетовый венчик при основании более бледный, шпорец длинный, толстоватый, тупой, немного изогнут кверху, 4–5 мм длиной.

С.В. Юзепчук во “Флоре СССР” (1949) объединяет эти две находки и в описании указывает признаки для предыдущих образцов. При этом автор характеризует основание листовой пластинки как клиновидное или притупленное, а непосредственно листовую пластинку описывает как надрезанно-зубчатую или обычно довольно глубоко (до 1/3 ширины) перистонадрезанную, с каждой стороны с 5–7 линейно-продолговатыми тупыми зубцами – лопастями. Таким образом, несмотря на явные морфологические различия листа, образцы отнесены к одному виду. Кроме того, автор отмечает данный вид как эндемик юга Сибири, особо подчеркивая, что образцы с Дальнего Востока, хранящиеся под этим названием, не являются этим видом, а представляют собой какой-то гибрид от *V. dissecta*.

Несмотря на то что А.В. Куминова с соавторами (1976) указывает наличие *V. incisa* на территории Хакасии в Минусинской котловине, М.Г. Попов (1957) в сводке для Средней Сибири и М.М. Иванова (1979) для флоры Центральной Сибири отмечают для этого вида единственное местонахождение в Иркутской области из locus classicus. Листья при этом описываются как яйцевидные, с почти плоским или ширококлиновидным основанием и вытянутой верхушкой, довольно глубоко (до 1/2 пластинки) надрезанные с каждой

стороны на 5–7 неравных продолговатых тупых долей, несущих иногда редкие зубчики по краям.

Л.И. Малышев и Г.А. Пешкова впервые указывают местонахождения *V. incisa* в Красноярском крае на оз. Инголь и в окрестностях с. Есаулово (Редкие и исчезающие растения..., 1980).

В 1987 г. снова образцы с Дальнего Востока России отмечают как *V. incisa* (Безделева, 1987). Описание растений несколько отличается от приведенных выше. Так указаны крылатый черешок и более крупные размеры растения и всех органов. Особи до 23 см высотой, листья с окрыленными черешками, последние до 6 см длиной, что значительно превышает значения у образцов, изученных ранее. Автор впервые указывает на опушение на листовой пластинке, главным образом по краю или по жилкам. Крупные хазмогамные цветки (1.8–2.3 см длиной) также больше в 2 раза, чем у исследованных ранее образцов. Кроме того, Т.А. Безделева впервые описывает клейстогамные цветки для этого вида и наличие ресничек на придатках чашелистиков. Однако она отмечает, что “коробочки неизвестны”. Встречается в Нижне-Зейском и Уссурийском флористических районах по песчаным берегам рек и озер и каменистым склонам гор. Известно, что образцы с Дальнего Востока различаются более крупными размерами как вегетативных, так и генеративных органов, а также наличием опушения. Вероятно, что это описание относится к образцам гибридного происхождения, которые стерильные.

Позже Г.П. Семенова (1991) в статье по интродукции *V. incisa* приведет новые местонахождения вида в Алтайском крае (окр. г. Белокуриха) и Республике Алтай (окр. Горно-Алтайска). Интродукция растений этого вида описана для представителей популяции из Красноярского края, с берега оз. Инголь.

М.М. Иванова с соавторами (1993) впервые представляет популяционный анализ *V. incisa* из locus classicus и указывает все известные его местонахождения. Однако под сомнение ставятся находки в Иркутской области из долины р. Крестовка и в Республике Бурятия по ущелью р. Молокан. В 1995 г. появляются сведения о находках *V. incisa* из Кемеровской области (Шауло, 1995). В.В. Зуев (1996) в сводке “Флора Сибири” добавляет новое местонахождение в Республике Тыва (окр. Кызыла) и отмечает размеры и форму плода – овалы до 1 см длиной.

Д.Н. Шауло и И.М. Красноборов в “Красной книге Новосибирской области” (1998) приводят находки вида в окр. пос. Колывань. Для найденных

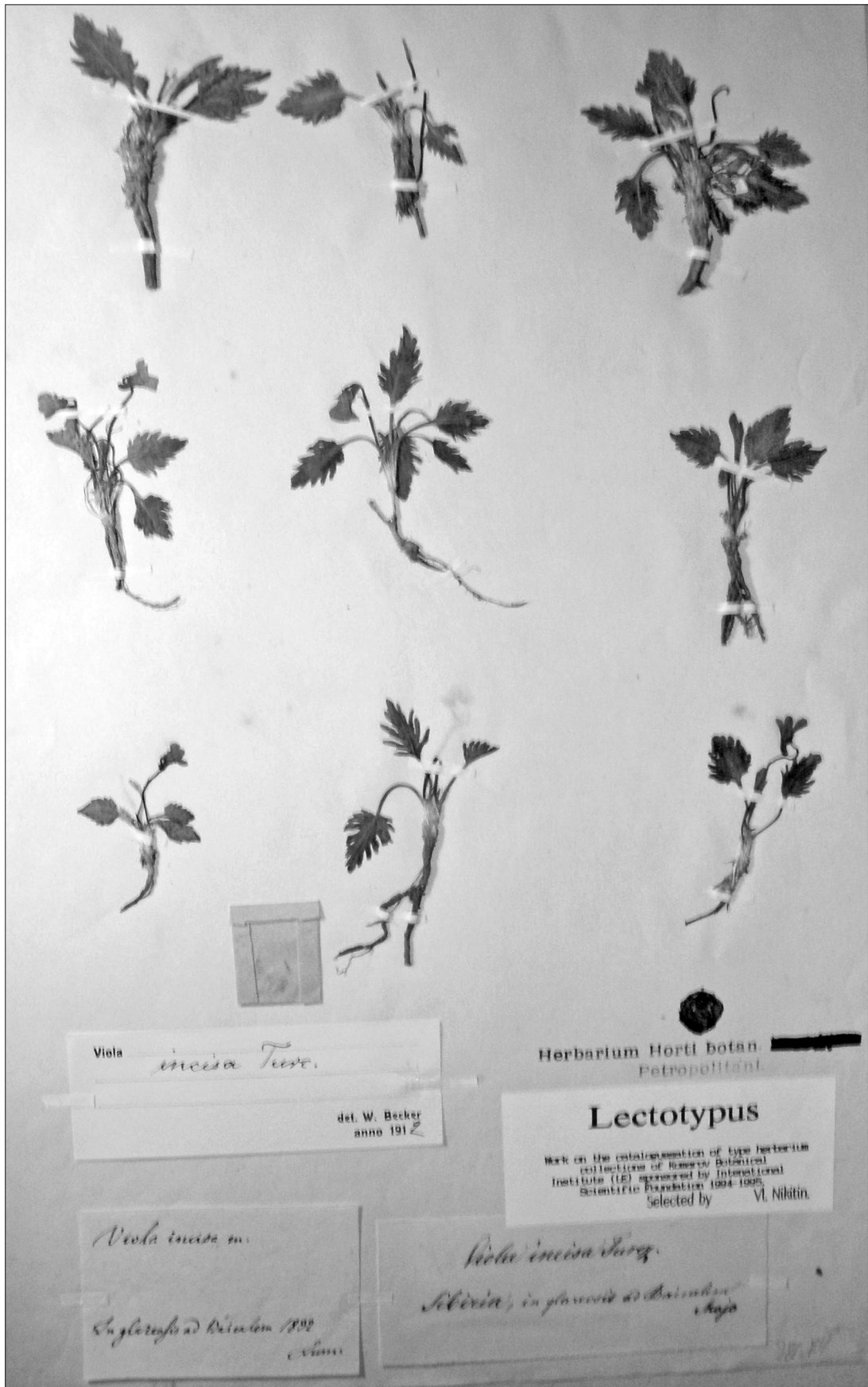


Рис. 1. Лектотип *Viola incisa* Turcz. (LE).

образцов характерна овальная или продолговатая, а не яйцевидная форма листовой пластинки и указаны особенности местообитания – пойменные леса.

Н.С. Пробатова с соавторами (2001), представляя анализ кариологических исследований дальневосточных фиалок, отмечает *V. incisa* как сибирско-дальневосточный скально-прибрежный вид, очень спорадически встречающийся на Дальнем Востоке.

Впервые предположение о гибридном происхождении *V. incisa* высказывают А.Л. Эбель и О.М. Маслова (2004), но только для опушенной формы. Они отмечают 15 известных местонахождений вида, удаленных друг от друга на значительное расстояние. Причем также впервые в этой работе даются сведения о нестабильности популяций. Так, в мае 2003 г. авторами собран образец в долине р. Катунь в 17 км южнее с. Чемал на закустаренном каменистом склоне. При повторном обследовании в мае 2004 г. особи не были обнаружены.

Н.Н. Тупицына в “Красной книге Красноярского края” (2005) приводит находки фиалки надрезанной в этом регионе. Характерно, что для этих

образцов указаны размеры листьев до 15 см длиной и их рассеченность, промежуточные признаки между растениями из Восточной Сибири и найденными в Приморском крае. В южной части Красноярского края автор отмечает семь местонахождений: Березовский р-н, с. Есаулово; Емельяновский р-н, пос. Известковый и гора Караульная; Ермаковский р-н, хр. Мирской; Минусинский р-н, д. Потрошилово и Майдановские горы; Шарыповский р-н, оз. Инголь.

И.М. Красноборов и В.П. Орлов в “Красной книге Республики Алтай” (2007) указывают местонахождения *V. incisa* в этом регионе и отмечают для вида наличие глубоко (до 1/3) перистонадрезанных листовых пластинок с линейно-продолговатыми долями или длинными зубцами. В Республике Алтай найдено два местонахождения – в Майминском и Шебалинском р-нах. Растения данного вида произрастают на каменистых остепненных или тенистых склонах, на слабозадернованных местах по берегам водоемов.

В.В. Никитин (2007) описал несколько гибридогенных таксонов с разрезанной и рассеченной листовой пластинкой (рис. 2).

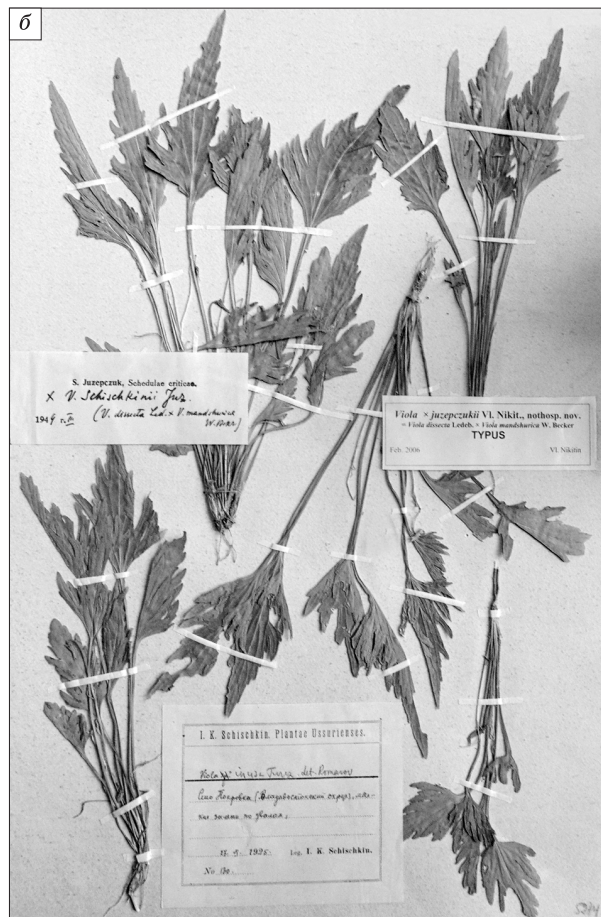
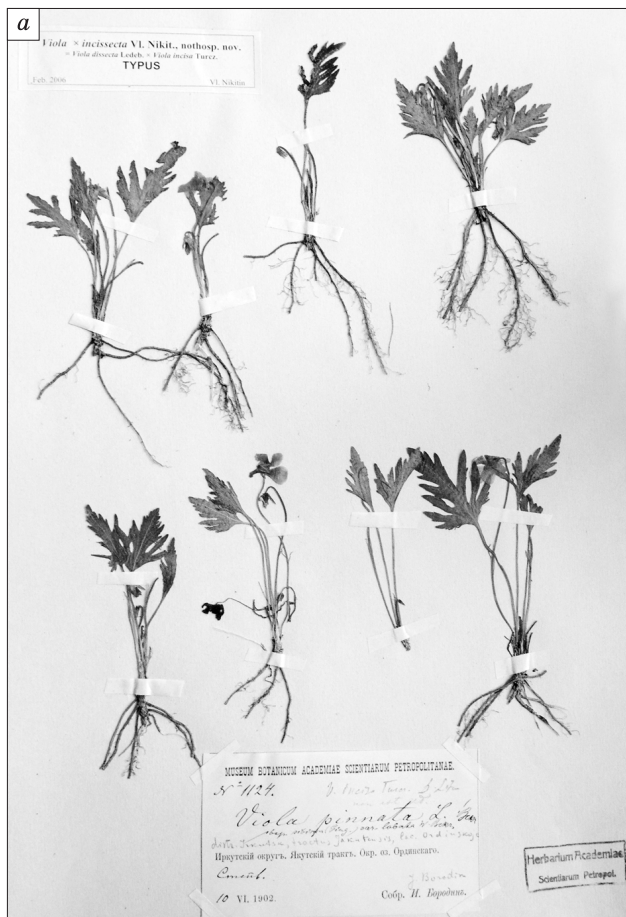


Рис. 2. Типовые образцы близкородственных таксонов *Viola incisa*: а – *V. x incissecta* VI. Nikit. (LE); б – *V. x Juzepczukii* VI. Nikit. (LE).

Viola × incissecta Vl. Nikit. (тип: Иркутский округ, Якутский тракт, окр. оз. Ордынского, степь, 10 VI 1902, № 1124, И. Бородин (LE)) (см. рис. 2, а). Автор называет родительскими видами этого таксона *V. incisa* и *V. dissecta* Ledeb. Это стерильные растения с глубоко вырезанно-лопастными листовыми пластинками, в очертании треугольными или широкотреугольными, доли по краю крупнозубчатые, иногда образующие некрупные дольки второго порядка, нерассеченная часть листовой пластинки вытянутая, в очертании овальная, треугольная или продолговато-ланцетная. В работе отмечено, что на нашем участке “Редкие и исчезающие виды растений Сибири” (Центральный сибирский ботанический сад) образовался спонтанно этот же гибрид.

Viola × grubovii Vl. Nikit. (тип: Монгольская Народная Республика, Монгольская Даурия, южный склон Баян-улы по тракту Норовлин–Баян-ул сомон, на скалах, 13.08.1989, № 598, В. Грубов, И. Губанов, Ш. Дарийма, У. Энхмаа (LE)). Родительскими видами этих стерильных растений считаются *V. dactyloides* Schult. и *V. variegata* Fisch. ex Link. Для этого образца характерны глубоко вырезанно-лопастные листовые пластинки (от 1/5 до половины нерассеченной части), в очертании округлые или округло-треугольные. Кроме того, отмечена их специфическая окраска: сверху темно-зеленые, с более светлыми участками вдоль крупных жилок, а снизу светло-зеленые с выступающими жилками. Цвет черешков также является отличительной чертой – в нижней части темно-фиолетовые.

Viola × juzepczukii Vl. Nikit. (тип: I.K. Schiskin, plantae Ussurienses, с. Покровка (Владивостокский округ), мягкие залежи по увалам, 27 VI 1925, № 130, I.K. Schischkin (LE)) (см. рис. 2, б). Родительскими видами В.В. Никитин считает *V. dissecta* и *V. mandshurica* W. Becker. У этих стерильных растений розеточные листовые пластинки глубоко вырезанно-лопастные, в очертании треугольные или узкотреугольные. Доли по краю крупнозубчатые, иногда образующие некрупные дольки второго порядка, нерассеченная часть листовой пластинки вытянутая, в очертании овальная, треугольная или продолговато-ланцетная. Черешки отчетливо крылатые.

В “Красной книге Амурской области” (2009) Г.Ф. Дарман указывает новые находки *V. incisa*, при этом описание этих растений несколько отличается от приводимых ранее: они имеют черные (а не белые) шнуroidные корни и длинный шпорец до 7.5 мм длиной. В Амурской области вид найден в Тамбовском, Ивановском, Свободненском, Благовещенском районах. Кроме того, отмечается находка в Северо-Восточном Китае (Kitagawa, 1979).

Позднее Н.В. Степановой в “Красной книге Иркутской области” (2010) отмечена опушенность листьев растений *V. incisa* в этом регионе и охарактеризована форма листовой пластинки как широколанцетная или овальная.

И.М. Красноборов и Е.Б. Мадистова (2010) проводят ревизию местонахождений *V. incisa* на юге Средней Сибири. Авторы называют этот вид эндемиком Алтае-Саянской горной области и указывают новые находки для Красноярского края: окр. с. Золотой Ключ, лиственничный лес, 21 VIII 1931, А. Савиных, С. Глуздаков; Шушенский р-н, в 7 км от с. Шушенское в сторону пос. Ильичево, опушка смешанного леса по правому берегу р. Енисей, пойменный луг, 18 V 2004, Л. Утемова, Е. Мадистова; и для Республики Хакасия: Аскизский р-н, долина р. Камышта; окр. г. Абакан, парк Культуры и отдыха; Усть-Абаканский р-н, долина р. Немир. При этом отмечают, что шушенская популяция довольно многочисленная, а последние местонахождения в республиках Хакасия и Тыва, в окр. г. Кызыл не подтверждены авторами. В последнем случае популяция не сохранилась из-за строительства жилого массива.

Т.Е. Буко и А.Т. Мальцева в “Красной книге Кемеровской области” (2012) приводят находки в этом регионе. У этих растений листовые пластинки намного длиннее черешка, почти наполовину надрезаны на 4–7 неравных продолговатых долей с каждой стороны, имеющих редкие зубчики по краям, клиновидное основание постепенно переходит в широкий черешок. Цветоножки и черешок опушенные короткими волосками. В Кемеровской области вид обнаружен в Беловском р-не, окр. с. Беково и в Прокопьевском р-не, окр. пос. Первомайский.

А.Л. Эбель (2012) в “Конспекте флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции” указывает, что *V. incisa* встречается в четырех районах: редко в Северо-Западном Алтае и очень редко в Северном Алтае, на Салаирском кряже и в Назарово-Минусинской котловине. Растения произрастают на каменистых склонах, остепненных лугах, луговых степях, песчаных и каменистых берегах рек и озер.

По последней флористической сводке для территории Азиатской России *V. incisa* отмечается в четырех флористических провинциях: Западно-Сибирской гемибореальной, Алтае-Енисейской горно-гемибореальной, Байкальской гемибореальной и Маньчжурской континентальной (Зуев, 2012). Таким образом, за последние 60 лет по опубликованным данным ареал *V. incisa* расширился от эндемичного в Прибайкалье до южно-сибирско-дальневосточного, а с учетом данных М. Kitagawa

(1979) до восточно-азиатского. Однако, несмотря на то что местонахождений указано немало, повторный поиск некоторых из них оказался безрезультатным. Нами не найдены популяции в Новосибирской области и в Алтайском крае (окр. г. Белокуриха). Имеются сведения об отсутствии популяций в окрестностях с. Черга (Польникова, 2001). При этом описание растений значительно различается по размерам, опушению, морфологическим особенностям.

Нами проанализирован гербарный материал, хранящийся в крупнейших гербариях России: ALTB (АГУ, г. Барнаул), IRK (СИФИБР, г. Иркутск), LE (БИН, г. Санкт-Петербург), МНА (ГБС, г. Москва), МОСП (МПУ, г. Москва), MW (МГУ, г. Москва), NS и NSK (ЦСБС, г. Новосибирск), ТК (ТГУ, г. Томск), VLA (БПИ, г. Владивосток), VBGI (БС ДВО РАН, г. Владивосток). В доступных фондах найдены образцы, определенные как *V. incisa*:

1. Иркутская обл., Иркутский р-н, с. Смоленщина, пос. Геологов, берег Иркуты, 08 V 1998, остепненный берег, П. Шумкин, А. Зарубин (ALTB). Фаза хазмогамного цветения.

2. Иркутская обл., Нижнеудинский р-н, левый берег р. Уда, в 2–4 км ниже Уковского водопада, на песчано-каменистой почве, 23 VI 1998, М. Азовский, С. Казановский (IRK). Фаза клейстогамного цветения (возможно, стерильные).

3. Иркутская обл., Ольхонский р-н, оз. Байкал, с-з побережье, Байкало-Ленский заповедник, южная коса мыса Покойники, западный торец Покойницкого залива, песчано-галечный береговой вал, 54°00'31" N, 108°12'58" E, 13 VIII 2010, Н.В. Степанцова (IRK).

4. Иркутская обл., оз. Байкал, мыс Покойники, дорога, ведущая в Покойницкую падь, на глинистом твердом субстрате, 02 VIII, М.М. Иванова, опр. Т.В. Елисафенко (IRK). Клейстогамные цветки стерильные.

5. Иркутская область, Иркутский р-н, окр. пос. Большое Голоустное, "старое" русло р. Голоустная, на галечнике, 54°02'23" N, 105°26'39" E, 02 VIII 2011, Д.А. Кривенко (IRK). Фаза диссеминации. $2n = 24$.

6. Иркутская область, северо-западный берег Байкала, [мыс] Покойники, каменистый береговой вал у южного лагунного озера, 14 VIII 1958, Л.Н. Тюлина, М. Иванова, опр. В.В. Никитин (LE). Фаза хазмогамного, клейстогамного цветения.

7. Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Зун-Мурино, стационар СИФИБР, р. Хыр-Горхон, абс. выс. 740 м, точка 367, небольшой склон к реке, злаково-разнотравный луг, 30 V 2012, С.Г. Казановский (IRK). Фаза хазмогамного цветения.

8. Республика Тыва, окр. г. Кызыла, в 13 км на с. Сарыг-Сеп, солончаковый луг на старой пойме,

07 VII 1975, И.М. Красноборов (NS). Фаза плодоношения.

9. Тува, г. Кызыл, огород, почва заболоченная, 25 V 1948, Фирсова (LE). Фаза хазмогамного цветения.

10. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. с. Золотой Ключ, лиственный лес, 53°1/2' N, 62° E, 21 VIII 1931, А. Савиных, С. Глуздаков (ТК). Фаза диссеминации.

11. Кемеровская область, окр. г. Гурьевска, скалистый берег водохранилища (известняковые выходы), 13 VII 1997, О. Барышева (NS). Фаза диссеминации.

12. Новосибирская область, Колыванский р-н, окр. с. Колывань, пойма Оби, луг из *Poa angustifolia*, 25 V 1993, Г.С. Таран, опр. Д.Н. Шауло (NS). Фаза хазмогамного цветения.

13. Алтайский край, Смоленский р-н, окр. пос. Белокуриха, южный склон долины р. Белокуриха, опушка соснового леса, 14 V 1970, И.М. Красноборов (NS). Фаза хазмогамного цветения.

14. Республика Алтай, Улаганский р-н, останец, 50°20' N, 87°28' E, 15 V 1988, А.И. Шмаков (ALTB). Фаза хазмогамного и клейстогамного цветения. Интродуцирован в Южно-Сибирском ботанический сад АлтГУ, г. Барнаул.

15. Республика Алтай, долина р. Чуя, между устьями рек Сардыма и Бельгебаш, правый берег, 21.09.1999, Шмаков и др. (ALTB). Фаза вегетации.

16. Республика Алтай, Горно-Алтайская АО, Шебалинский р-н, правый берег р. Чемал, 1.5 км от устья, остепненный мелкотравный луг, 21 V 1979, Н.И. Золотухин (LE).

17. [Казахстан] Алтай, Нарымский хребет, около Катон-Карагая, 03.05.1901, П. Крылов (ТК). Фаза хазмогамного цветения. Для этого образца Н.Ф. Вылцан указывает вероятность межвидовой гибридизации *V. dissecta* (опушенной) и *V. macroceras* (голой), отмечает сходство семенной кожуры, жизненной формы, конфигурации и жилкования листа, столбиков и анатомии некоторых органов.

18. Приморская область, Никольск-Уссурийский уезд, окр. г. Ник.-Уссурийск, долина р. Суйфуна, многолетние залежи у основания Красноярской сопки, 24 V 1920, И. Шишкин. Опр. В. Комаров (VLA). Фаза хазмогамного цветения.

19. Амурская область, Архаринский р-н, кв. 12, Хинг. л-ва, дубняк по склону сопки, 17 V 1998, С.Г. Кудрин (VLA). Фаза хазмогамного цветения.

Кроме указанных образцов, в гербариях нами достоверно известны местонахождения подобных растений, которые интродуцированы в ЦСБС:

20. Алтайский край, Алтайский р-н, с. Алтайское, луг.

21. Республика Алтай, Онгудайский р-н, окр. Бол. Яломана, подножие скал (повторно не найдено).

22. Амурская область, окр. г. Благовещенска, урочище Мухинка, луг.

23. Республика Алтай, Чемальский р-н, устье р. Каюм, у подножия скал (уничтожено при строительстве).

24. Иркутская область, Качугский р-н, окр. с. Качуг, граница залежи и опушки березового леса.

В Центральном сибирском ботаническом саду на экспозиции “Редкие и исчезающие виды растений Сибири” интродуцированы особи 10 популяций растений, определенных ранее как *V. incisa* (табл. 1, рис. 3). Кроме того, исследованы природные популяции в Иркутской области в “locus classicus”, в Республике Алтай (в окрестностях г. Горно-Алтайска), в Красноярском крае (на берегу оз. Инголь), в Республике Хакасия (в долине р. Камышта), в Амурской области (окр. г. Благовещенск), в Алтайском крае (окр. с. Алтайское).

Нами проведено морфологическое, кариологическое, карпоботаническое (изучена морфология семян и ультраструктура спермодермы), молекулярно-генетическое исследование с проведением ДНК-анализа и установлением ISSR-маркеров. Изучены фенологические, антропоэкологические особенности, а также дана характеристика биологии прорастания семян. Установлены морфологические различия между растениями в популяциях в Иркутской области и Республике Алтай (Елиса-

фенко, Жмудь, 2011). В результате кластерного анализа на основе изучения межмикросателлитных участков геномной ДНК при использовании ISSR-маркеров образцы растений из Иркутской области, Республики Алтай и Красноярского края распределились в разные кластеры (Елисафенко и др., 2016). Исследование семян с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов показало значительные отличия ультраструктуры спермодермы, цвета семенной кожуры у представителей популяций Иркутской области и Красноярского края (рис. 4). Ультраструктура семян иркутской популяции ячеисто-струйчатая, периклиальные стенки гладкие, антиклиальные – складчатые или морщинистые, а ультраструктура семян из популяции из Красноярского края – мелкоячеисто-струйчатая, антиклиальные стенки не выделяются, видны только морщинистые и сетчатые периклиальные стенки, чередующиеся валиками кутикулы. Таким образом, изученные образцы можно разделить на три группы по ряду морфологических признаков и репродуктивным особенностям (табл. 2, рис. 5).

В результате анализа полученных данных установлено, что вид *V. incisa* представляет собой сборный таксон, включающий *V. incisa* s. str., гибридного происхождения из Восточной Сибири (*locus classicus*) с пониженной фертильностью, вид с фертильными растениями из Западной Сибири и ряд стерильных гибридов (*V. × incissecta* Vl. Nikit.,

Таблица 1

Представители природных популяций *V. incisa* и близкородственных таксонов в коллекции открытого грунта “Редкие и исчезающие виды растений Сибири” в ЦСБС (г. Новосибирск)

№ п/п	Происхождение	Дата сбора и коллектор	Способ интродукции
<i>V. incisa</i>			
1	Иркутская обл, Иркутский р-н, окр. с. Бол. Голоустное, близ устья р. Голоустная, галечник	01.07.2007, А.Ю. Набиева; 15.08.2009, Т.В. Елисафенко	Особь
<i>V. ingolensis</i>			
2	Красноярский край, Шарыповский р-н, д. Ивановка, оз. Инголь, южный степной склон	05.07.1982, Н.Н. Тупицына; 24.05.2014, Т.В. Елисафенко	Семена, особь
3	Республика Хакасия, Аскизский р-н, долина р. Камышта, злаково-разнотравный луг	26.05.2014, Т.В. Елисафенко	Особь
<i>Viola × juzepczukii</i>			
4	Амурская область, окр. г. Благовещенск, урочище Мухинка, падь Биршета, степненное сообщество	22.05.2013, Т.В. Елисафенко, В.М. Старченко, Г.Ф. Дарман	Тот же
<i>Неопределенные гибридогенные таксоны</i>			
5	Алтайский край, Алтайский р-н, с. Алтайское, сопка Мыс, покосы	09.07.2015, Т.В. Елисафенко	»
6	Южно-сибирский ботанический сад (г. Барнаул)	2012 (погибли)	»
7	Республика Алтай, Майминский р-н, г. Горно-Алтайск, гора Тугая, лесопарк	08.07.2009, Т.В. Елисафенко	»
8	Республика Алтай, Майминский р-н, с. Камлак, ботанический сад	06.07.2009, Т.В. Елисафенко	»
9	Республика Алтай, Чемальский р-н, р. Куюм, у перекрестка с Чемальским трактом	25.06.2011, Т.В. Елисафенко	»
10	Иркутская область, Качугский р-н, окр. с. Качуг, на границе залежи и березового леса	13.08.2014, Т.В. Елисафенко	»



Рис. 3. *Viola incisa* и близкородственные таксоны в интродукции (1) и в естественных условиях (2):
 А – *V. incisa* (Иркутская область, Большое Голоустное, locus classicus); Б – *V. ingolensis* (Красноярский край, оз. Инголь);
 В – гибридогенный таксон (Республика Алтай, г. Горно-Алтайск).

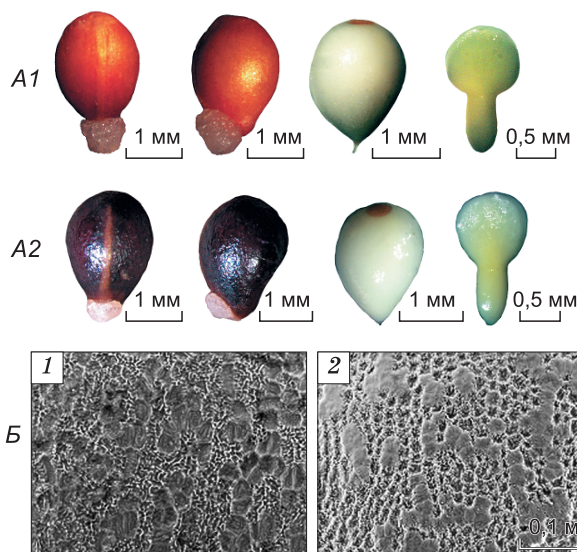


Рис. 4. Семена (А) и микрофотографии спермодермы (Б): 1 – *V. incisa* (Иркутская область); 2 – *V. ingolensis* (Красноярский край).

V. × juzepczukii V.I. Nikit. и другие неопределенные гибридные таксоны). Ниже дано уточненное морфологическое описание для *V. incisa* из locus classicus и приведено описание нового для науки вида.

***V. incisa* Turcz. s. str.** Розеточное растение 3–9 см выс., короткокорневищное, с красноватыми корнями, образует 1–5 побегов на особь. Листья до 9 см дл., надрезанные до 1/6 листовой пластинки. Черешок листьев короче листовой пластинки, 0,8–5,2 см дл., слегка окрылен. Листовая пластинка узкотреугольная с клиновидным основанием, 2–4,4 см дл., 1,2–3 см шир. Черешок и листовая пластинка коротко опушены. Прилистники сросшиеся с черешком на 1/2, узкие, голые, заостренные. Прицветнички фиолетовые. Чашечка с фиолетовыми крапинками, чашелистики эллиптичес-

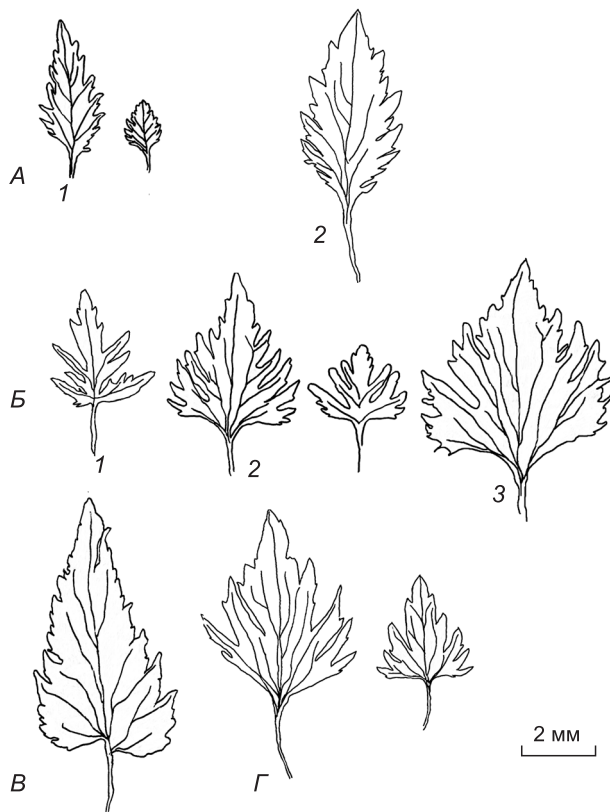


Рис. 5. Форма листовой пластинки *V. incisa* (А), *V. ingolensis* (Б) и гибридного таксона (В, Г):

А: 1 – природные условия, 2 – в условиях культуры; Б: 1 – природные условия, весна, 2 – природные условия, август, 3 – в условиях культуры; В, Г – в условиях культуры.

кие с небольшими придатками, редко реснитчатые по краю (рис. 6, а). На особи встречалось до 6 цветков и плодов. У хазмогамных цветков на боковых лепестках имеются бородачки. Цветоножка и прицветнички опушены. Плод овальный, коробочка зеленая с фиолетовыми штрихами.

Таблица 2

Характеристика таксонов рода *Viola* из родства *V. incisa*

Признак	Группа		
	А	Б	В
Форма листовой пластинки	Узкотреугольная с клиновидным основанием	Широкотреугольная с усеченным или слабовыемчатым основанием	Треугольная с разной степенью надрезанности листа от крупных долей до длинных зубцов до 1/3 ширины листовой пластинки
Фертильность	Пониженная фертильность, в природе не каждый год образуются семена	Фертильны, в условиях культуры мигрируют за границу делянок	Стерильны
Сопутствующие виды секции <i>Violidum</i>	<i>V. dissecta</i> и <i>V. gmeliniana</i>	<i>V. dissecta</i>	<i>V. dissecta</i> , <i>V. irinae</i> или <i>V. dissecta</i> , <i>V. gmeliniana</i> , <i>V. prionantha</i> , <i>V. manjurica</i>
Устойчивость и способ размножения в культуре	Слабоустойчивые, вегетативное (деление корневища)	Устойчивые, семенное и вегетативное (деление корневища)	Устойчивые, вегетативное (деление корневища)

Примечание. А – растения из “locus classicus”; Б – растения из Республики Хакасия, Красноярского и Алтайского краев; В – растения из Республики Алтай, Амурской области.

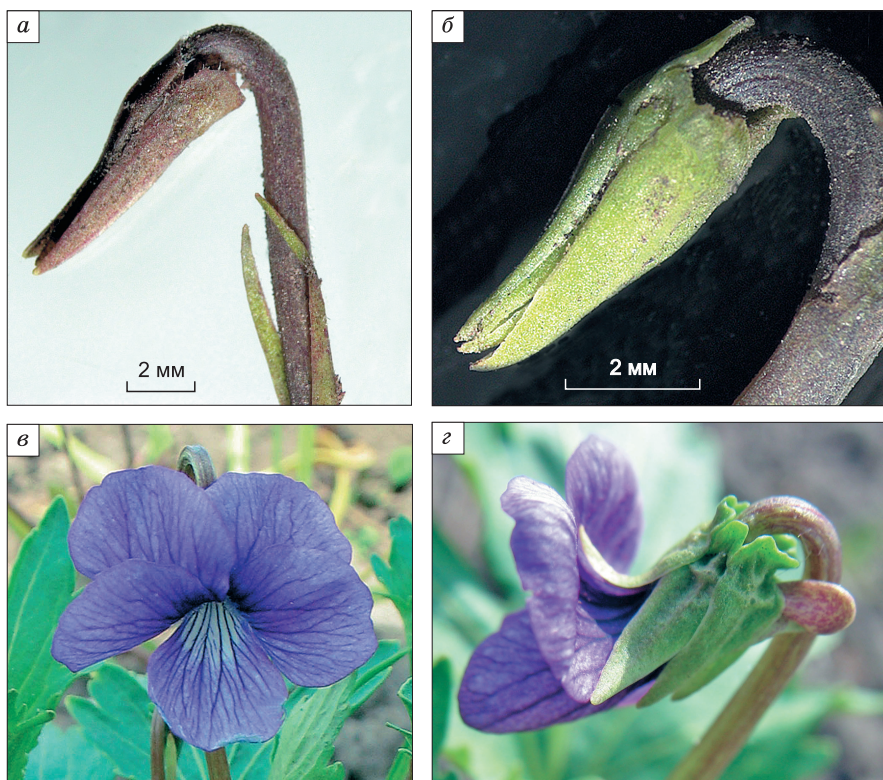


Рис. 6. Клейстогамный цветок *V. incisa* (а), *V. ingolensis* (б) и хазмогамный цветок *V. ingolensis* (в, г).

Данные интродукционного материала. Клейстогамный цветок узкотреугольный. Семена каштанового цвета, обратнойцевидные, с крупным ариллоидом. Эндосперм обильный, плотный. Семядоли четко отделены от зародышевого корешка. Спермодерма с многочисленными устьицами, периклиналильные и антиклиналильные стенки гладкие и морщинистые, на поверхности имеются валики из кутикулы. В условиях культуры растения не устойчивы, очень редко наблюдается хазмогамное цветение, клейстогамные цветки очень редко завязывают плоды. Размножать лучше вегетативно, приживаемость низкая как рассады, так и корневищ. Прорастание семян до 43 %, при этом необходима стратификация низкими положительными температурами. Гибридное происхождение от родительских видов *V. dissecta* и *V. gmeliniana* (Елисафенко и др., 2016). Число хромосом $2n = 24$ у растений из популяции окр. пос. Бол. Голоустное (Krivenko et al., 2012), $2n = 48$ у растений из популяции на мысе Покойники (Кривенко и др., 2012).

Viola ingolensis T. Elisafenko, **sp. nova** (subgen. *Nomimium* Ging. sect. *Violidum* C. Koch.). Perennial rosette herb, short rootstock, with white branching roots, 5–12 cm tall. Rhizome thick, with few additional roots. The plant has 2–3 leaves, they reach a length of more than 20 cm long in the middle of July. Petioles pubescent, stipules free, broadly lanceolate, whitish green. Petioles significantly exceed the length of the leaf blade, slightly winged, slightly pubescent. Stipules

whitish, more than 2/3 attached to the petiole. Leaf blades light green, slightly pubescent, mainly along the veins, triangular in outline, up to 5 cm long, in the widest part up to 5 cm wide, incised to varying degrees from 1/5 to 1/3 of the leaf blades on uneven large scallopes, and can be deeply cut to form 1–3 serrate lobes of the lower part, with a truncated or slightly emarginated base. There is interpopulation variability according to the degree of pubescence of the leaf, pedicel and sepal appendages. Flowers are formed in the leaf axils, in spring – chasmogamous flowers, in summer – cleistogamous flowers (fig. 6). There are two green lanceolate bracts on the peduncle. Calyx is up to 2.0 cm in diam. in chasmogamous flowers and up to 1.5 cm, in cleistogamous. Calyx is green from five sepals, which have membranous around edge, appendages of sepals are 1–2 mm long with 2–3 flat scallopes, on edge usually pubescence. Chasmogamous flowers are pale purple 2–2.5 cm in diam., side petals have a beard. Spur is thickish 0.4 mm long and 2 mm wide, whitish with purple strokes, lighter than the corolla, slightly curved up. Nectaries saber curved, light green. Column is crank bent, sharply thickened at the top, nail-like type, forms a flat platform with a beak at the front and a roller at the back and along the edges. Cleistogamous flowers are green narrow triangular about 9 mm long, including the appendages of the calyx. Clystogamic flowers are green narrowly triangular. Peduncle is erect. Fruit oblong light green 0.8–1.2 cm long and 0.5–0.8 cm wide, without pubescence. The fruit have

40–70 ovules, 5–50 seeds. Seeds are red-brown, obovate with appendage – elaiosome. Spermoderma with numerous stomata. The periclinal and anticlinal walls are smooth and wrinkled, with cuticles on the surface. There are cells with a mesh periclinal wall.

Holotype: “Krasnoyarsk region, Sharypovsky district, lake Ingol, shore of the lake, shrubs by the stream, 55°32'35" N, 89°50'18" E, lat. 431 m, point 18a, field number 280, 24 may 2014, T.V. Elisafenko, S.G. Kazanovsky” (NSK0000903) (fig. 7).

Habitat. Steppe meadow slopes, sod river terraces.

Geographical distribution. Krasnoyarsk Territory, Altai Territory, Republic of Khakassia. Endemic of South Siberia. $2n = 24$ (Krivenko et al., 2015).

Affinity. It differs from *V. incisa* Turcz. s. str. higher fertility, widely triangular leaf plates (but not narrowly triangular), deeper slits of the leaf blade, and homogeneous light-green sepals and fruit (and not with purple strokes) (fig. 6, a).

Viola ingolensis T. Elisafenko (см. рис. 7) – фиалка ингольская. Многолетние розеточные растения, короткокорневищные, с белыми слабоветвящимися корнями, 5–12 см выс. Корневище толстоватое с незначительным числом придаточных корней. Растение имеет 2–3 листа, в середине июля они достигают длины более 20 см. Черешки листьев значительно превышают длину листовой пластинки, слегка окрыленные, незначительно опушенные. Прилистники беловатые, более чем на 2/3 приросшие к черешку. Листовые пластинки светло-зеленые, незначительно опушенные, в основном по жилкам, в очертании треугольные, до 5 см дл., в самой широкой части до 5 см шир., надрезаны в разной степени от 1/5 до 1/3 листовой пластинки на неровные крупные зубцы, могут быть глубоко вырезаны с образованием 1–3 зубчатых долей в нижней части, с усеченным или слабовыемчатым основанием. Имеется межпопуляционная изменчивость по степени опушения листа, цветоножки и придатков чашелистиков. Цветки образуются в пазухах листьев: весной – хазмогамные, летом – клейстогамные (см. рис. 6, в, г). На цветоножке расположены два зеленых ланцетных прицветничка. Чашечка до 2.0 см диам. у хазмогамных цветков и до 1.5 см у клейстогамных, зеленая из пяти чашелистиков, пленчатых по краю. Придатки чашелистиков 1–2 мм дл., цельные или с 2–3 тупыми зубцами, по краю обычно опушенные. Хазмогамные цветки светло-фиолетовые 2–2.5 см диам., боковые лепестки бородчатые. Шпорец 0.4 мм дл. и 2 мм шир. беловатый с фиолетовыми штрихами, светлее венчика, толстоватый, слегка загнут кверху. Нектарники саблевидно изогнутые, светло-зеленые. Столбик коленчато изогнут, рез-

ко утолщен вверху, гвоздевидного типа, образует плоскую площадку с выраженным клювиком спереди и валиком сзади и по краям. Клейстогамные цветки зеленые, узкотреугольные, около 9 мм дл., включая длину придатков чашечки. Плодоножки прямостоячие. Плод – продолговатая коробочка, светло-зеленая, 0.8–1.2 см дл. и 0.5–0.8 см шир., без опушения. В коробочке 40–70 семязачатков, 5–50 семян. Семена красно-коричневого цвета, обратнойцевидные, с крупным ариллоидом. Спермодерма с многочисленными устьицами, периклиналильные и антиклиналильные стенки гладкие и морщинистые, на поверхности образуются валики из кутикулы. Встречаются клетки с сетчатой периклиналильной стенкой.

Голотип: “Красноярский край, Шарыповский р-н, оз. Инголь, берег озера, заросли кустарников у ручья, 55°32'35" с.ш., 89°50'18" в.д., выс. 431 м над ур. м., точка 18а, полевой номер 280, 24 мая 2014, Т.В. Елисафенко, С.Г. Казановский” (NSK0000903) (см. рис. 7).

Паратипы: “Красноярский край, Шарыповский р-н, оз. Инголь, ковыльно-разнотравная степь на склоне, 55°32'35" с.ш., 88°51'08" в.д., выс. 435 м над ур. м., точка 19, 24 мая 2014, № 275, Т.В. Елисафенко, С.Г. Казановский” (IRK); “Крас-

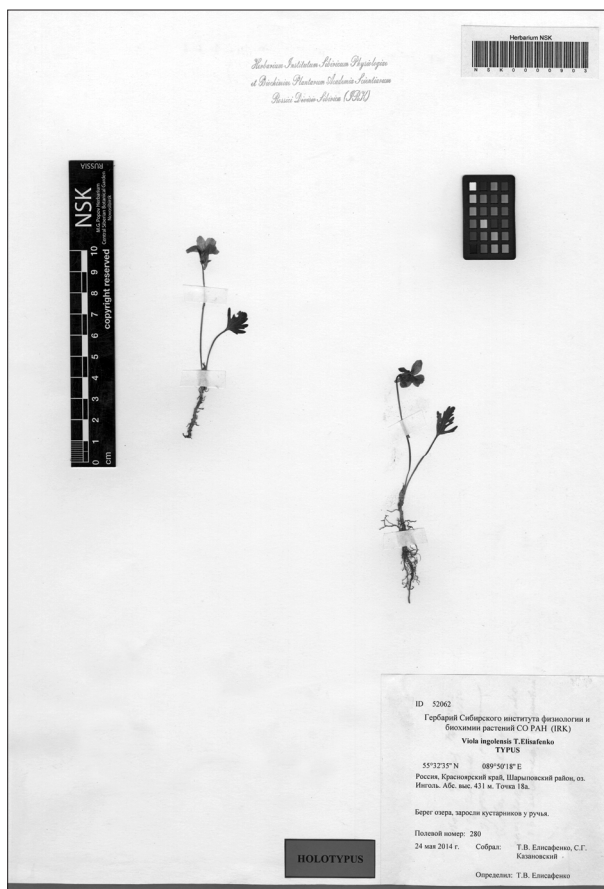


Рис. 7. Голотип *Viola ingolensis* T. Elisafenko (NSK0000903).

ноярский край, Шарыповский р-н, оз. Инголь, остепненный склон с редкими березами, осинами, у небольшого каменного обнажения, 55°32' с.ш., 86°49' в.д., выс. 438 м над ур. м, точка 17, 24.05.2014 г., Т.В. Елисафенко, С.Г. Казановский (IRK); Красноярский край, Шарыповский р-н, берег оз. Инголь, остепненный склон с редкими березами, осинами и лиственницами, 55°32'24" с.ш., 88°49' в.д., выс. 438 м над ур. м., 02.07.2011, Т.В. Елисафенко (NSK0000902); Красноярский край, Шарыповский район, д. Ивановка, оз. Инголь, южный степной склон, 05.07.1982, Н.Н. Тупицына, выращен из семян в теплице Центрального сибирского ботанического сада, 21.05.1985, Г.П. Семенова, опр. Т.В. Елисафенко" (NSK0000904).

Встречается на остепненных луговых склонах, на задернованных пойменных террасах.

Распространение: Красноярский край, Республика Хакасия, Алтайский край. Эндемик Южной Сибири. $2n = 24$ (Krivenko et al., 2015).

Родство: От *V. incisa* Turcz. s. str. отличается более высокой фертильностью, широкотреугольными листовыми пластинками (а не узкотреугольными), более глубокой надрезанностью листовой пластинки, однородными светло-зелеными чашелистиками и коробочкой (а не с фиолетовыми штрихами) (см. рис. 6).

Вид назван по первому местонахождению – оз. Инголь.

Примечание. Лабораторная всхожесть высокая – до 100 %, биологическая долговечность семян – 9 лет, стратификация необходима только свежесобраным семенам, которые выходят из покоя после 3 месяцев хранения при комнатной температуре. Семена прорастают на свету при 23–25 °С.

Определительный ключ для таксонов рода *Viola* из родства *V. incisa*

1. Листья в общем очертании узкотреугольные . . . 2
– Листья в общем очертании широкотреугольные 3
2. Чашечка с фиолетовыми крапинками, коробочка зеленая с фиолетовыми штрихами. Растения с пониженной фертильностью *V. incisa* Turcz.
– Чашечка зеленая. Растения стерильные
. *Viola* × *juzepczukii* Vl. Nikit.
3. Листовые пластинки надрезаны в разной степени – от 1/5 до 1/3 на неровные крупные зубцы, в основании листа могут быть 1–3-зубчатые доли. Коробочки продолговатые, светло-зеленые. Растения фертильные . . *Viola ingolensis* T. Elisafenko
– Листовая пластинка надрезана от 1/4 до 1/3 на линейно-продолговатые доли или длинные зубцы. Растения стерильные . . *Viola* × *incissecta* Vl. Nikit.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлено, что комплекс *V. incisa* s. lato включает *V. incisa* s. str. (вид гибридного происхождения из Восточной Сибири с пониженной фертильностью), описанный нами новый вид *V. ingolensis* с фертильными цветками (эндемиком Южной Сибири), стерильные гибридогенные таксоны с надрезанной листовой пластинкой – *V. × incissecta* Vl. Nikit., встречающийся преимущественно в Западной Сибири, и *V. × juzepczukii* Vl. Nikit., произрастающий в Вос-

точной Сибири и Амурской области, и другие неопределенные таксоны.

Благодарности. Автор признательна С.В. Овчинниковой за консультации, А.А. Ачимовой, А.В. Верхозиной, С.Г. Казановскому, А.Л. Эбелю за помощь в сборе материала.

В статье частично использовались материалы Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU 440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Безделева Т.А. Фиалковые – *Violaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 93–131.
- 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. Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana*) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 1. С. 40–46.
- Елисафенко Т.В. К вопросу о гибридизации в роде *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам VIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2009. С. 289–291.
- Елисафенко Т.В., Жмудь Е.В. Состояние природных популяций *Viola incisa* (*Violaceae*) в Южной Сибири // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 5. С. 622–633.
- Елисафенко Т.В., Кубан И.Н., Дорогина О.В. Молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XV Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2016. С. 123–130.
- Зуев В.В. Семейство *Violaceae* – Фиалковые // Флора Сибири. 1996. Т. 10. С. 82–99.
- Зуев В.В. Семейство *Violaceae* Batsch // Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск, 2012. С. 147–151.
- Иванова М.М. Семейство *Violaceae* – Фиалковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 657–665.

- 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.
- Красная книга** Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / отв. ред. А.Н. Стрельцов. Благовещенск, 2009. 446 с.
- Красная книга** Иркутской области / гл. ред. О.Ю. Гайкова. Иркутск, 2010. 480 с.
- Красная книга** Кемеровской области / отв. ред. А.Н. Куприянов. Кемерово, 2012. Т. 1. 208 с.
- Красная книга** Красноярского края. Растения и грибы. Красноярск, 2005. 369 с.
- Красная книга** Новосибирской области. Растения / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск, 1998. 142 с.
- Красная книга** Республики Алтай. Растения / гл. ред. И.М. Красноборов. Горно-Алтайск, 2007. 272 с.
- Красная книга** Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред. Ю.П. Трутнев. М., 2008. 855 с.
- Красноборов И.М., Мадистова Е.Б.** О редких и исчезающих видах рода *Viola* L. на юге Средней Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. 2010. № 341. С. 201–203.
- Кривенко Д.А., Казановский С.Г., Степанцова Н.В., Верхозина А.В., Алексеенко А.Л.** Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Байкальской Сибири // Turczaninowia. 2012. Т. 15, № 1. С. 98–107.
- Крылов П.Н.** Флора Западной Сибири / П.Н. Крылов. Томск, 1935. Т. 8. 282 с.
- Куминова А.В., Зверева Г.А., Ламанова Т.Г.** Степи // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 95–152.
- Никитин В.В.** Новые таксоны в роде *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 3. С. 385–402.
- Никитин В.В.** Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) Тувы // Новости сист. высш. раст. 2008. Т. 40. С. 164–183.
- Никитин В.В., Силантьева М.М.** Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) Алтайского края // Новости сист. высш. раст. 2006. Т. 38. С. 165–201.
- Польникова Е.Н.** Экология и биология некоторых реликтовых и эндемичных видов растений на юго-востоке Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.Н. Польникова. Новосибирск, 2001. 16 с.
- Попов М.Г.** Флора Средней Сибири / М.Г. Попов. М.; Л., 1957. Т. 1. 554 с.
- Пробатова Н.С., Безделева Т.А., Рудыка Э.Г.** Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, *Violaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. XLVIII. С. 85–124.
- Редкие и исчезающие растения** Сибири. Новосибирск, 1980. 224 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.
- Федченко Б.А.** Фиалковые // Флора Азиатской России. Петроград, 1915. Вып. 8. С. 1–106.
- Шауло Д.Н.** Род *Viola* L. в Кемеровской области // Флора и растительность Алтая: тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1995. С. 108–110.
- Эбель А.Л.** Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции / А.Л. Эбель. Кемерово, 2012. 568 с.
- Эбель А.Л., Маслова О.М.** О редких видах рода фиалка (*Viola* L.) во флоре Русского Алтая // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам III Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2004. С. 145–147.
- Юзепчук С.В.** Семейство *Violaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350–452.
- Ballard H.E.** Shrinking the Violets: Phylogenetic relationships of infrageneric groups in *Viola* (*Violaceae*) based on internal transcribed spacer DNA sequences // Syst. Bot. 1999. V. 23, No. 4. P. 439–458.
- Kitagawa M.** Neo-Lineamenta Florae Manshuricae / M. Kitagawa. Vaduz, 1979. 715 p.
- Krivenko D.A., Elisafenko T.V., Krasnikov A.A., Dorogina O.V.** Poaceae, Violaceae / IAPT/IOPB Chromosome Data 13 // Taxon. 2012. V. 61, No. 4. P. 897–898.
- 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. V. 64, No. 5. P. 1071–1073.
- Turczaninow N.** Flora baicalensi-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis-et transbaicalensibus atque in Dahuria sponte nascentium // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1842–1845. P. 1. 544 p.

Поступила в редакцию 21.01.2019 г.,
после доработки – 18.02.2019 г.,
принята к публикации 14.05.2019 г.