

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦВЕТОЧНО-ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ  
СЕМЕЙСТВА ONAGRACEAE И МЕХАНИЗМЫ ИХ СОРТООБРАЗОВАНИЯ**

<sup>1</sup>Е.В. Королева, соискатель

<sup>1</sup>А.Ф. Петров, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент

<sup>2,3</sup>Ю.В. Чудинова, доктор биологических наук, доцент

<sup>1</sup>Новосибирский государственный аграрный  
университет, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Томский сельскохозяйственный институт – филиал  
ФГБОУ ВО

<sup>3</sup>Сибирский научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства и торфа - филиал ФГБУН  
Сибирский федеральный научный центр  
агробиотехнологий РАН, Томск, Россия

E-mail: coroleva-nsk@yandex.ru

**Ключевые слова:** цветочно-декоративные растения, род, вид, подвид, гибрид, форма, популяция, наследование, признак, генотип, аллель, таксономия, Onagraceae, *Clarkia*, *Godetia*, селекция, система пигментации

**Реферат.** Настоящий обзор посвящен проблемам внутривидовой изменчивости цветочно-декоративных растений рода *Clarkia* Purch. семейства Onagraceae и уточнению систематического статуса интродуцированных в Новосибирск видов *Godetia*. Виды кларкии из секций *Godetia* и *Rhodantos* отличаются особой красотой и продолжительностью цветения. Для отбора перспективных форм и создания местных сортов, включенных в основной ассортимент цветочных культур для климатических условий Западной Сибири, а также внедрения их в городское озеленение необходимо всестороннее изучение влияния условий внешней среды на генетические особенности популяций, декоративные качества, биологию цветения, морфогенез, органогенез, семенную продуктивность и качество семян, агротехнику выращивания вышеуказанных видов кларкии. В статье рассматриваются таксономические маркеры, значимые для определения систематического положения видов *Clarkia* из секций *Godetia* и *Rhodantos* в семействе Onagraceae. Изложены экспериментальные данные генетического и цитологического анализов, проведенных зарубежными учеными за последние 100 лет, которые дают представление о морфологической, кариологической характеристике и генетической изменчивости у различных видов в секции *Godetia*. Установлены механизмы наследования признака окраски цветков и многочисленных вариаций положения пятна на лепестках разных видов кларкии. Формирование перечня генов, отвечающих за систему пигментации рода *Clarkia*, местоположение и размер карминового пятна, позволит вести направленный отбор по качественным признакам. Изучение картины многофакторного наследования признаков габитуса и формы цветка среди подвидов *C. atropa* способствует отбору наиболее декоративных гибридных форм (сортотипов) в качестве исходного материала. В заключение приводится краткий обзор перспективных видов рода *Clarkia* из секции *Godetia* и *Rhodantos* для декоративного растениеводства и селекции.

## INTRASPECIFIC VARIATION IN FLORAL AND ORNAMENTAL PLANTS OF THE ONAGRACEAE FAMILY AND MECHANISMS OF VARIETAL DEVELOPMENT

<sup>1</sup>E.V. Koroleva, Researcher<sup>1</sup>A.F. Petrov, PhD in Agricultural Sciences, Associate Professor<sup>2,3</sup>Yu.V. Chudinova, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor<sup>1</sup>Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup>Tomsk Agricultural Institute - Branch of Novosibirsk State Agrarian University, Tomsk, Russia<sup>3</sup>Siberian Research Institute of Agriculture and Peat - Branch of Siberian Federal Research Center of Agrobiotechnology RAS, Tomsk, Russia

**Key words:** ornamental plants, genus, species, subspecies, hybrid, form, population, inheritance, trait, genotype, allele, taxonomy, Onagraceae, Clarkia, Godetia, breeding, pigmentation system.

**Abstract.** *The present review is devoted to intraspecific variability of floral and ornamental plants of the genus Clarkia purch. Family Onagraceae and clarification of the systematic status of the Godetia species introduced into Novosibirsk. Clarkia species from the Godetia and Rhodantos sections are noted for their particular beauty and duration of flowering. A comprehensive study of the influence of environmental conditions on genetic features of populations, ornamental qualities, flowering biology, morphogenesis, organogenesis, seed production and seed quality, agrotechnology's of growing the above species of Clarkia, for selecting suitable forms and creating local varieties included in the basic assortment of flower crops for climatic conditions of Western Siberia as well as their introduction into urban gardening is necessary. The article discusses taxonomic markers important for determining the systematic position of Clarkia species from Godetia and Rhodantos sections in the family Onagraceae. Experimental data of genetic and cytological analyses carried out by foreign scientists for the last 100 years are presented, which give an idea of morphological, karyological characteristics and genetic variability in various species in the Godetia section. The mechanisms of inheritance of the flower colour trait and numerous variations in the position of the spot on the petals of different clarkia species have been established. Formation of the list of genes responsible for the Clarkia pigmentation system, location and size of the carmine spot will allow targeted selection for qualitative traits. The study of the pattern of multifactorial inheritance of habitus and flower shape traits among C. amoena subspecies contributes to the passage of the most decorative hybrid forms (varieties) as the starting material. In conclusion, a brief overview of promising species of the genus Clarkia from the Godetia and Rhodantos sections for ornamental plant breeding and selection is given.*

Экономическое и социальное развитие города Новосибирска и Новосибирской области обуславливает строительство новых объектов инфраструктуры и увеличивает потребность в зеленых зонах, особенно в центре мегаполиса. Благоустройство и развитие новых рекреационных объектов: садов, парков и скверов – ведет к увеличению площадей под цветочное оформление, которое неотъемлемо связано с повышением качества и расширением ассортимента цветочных культур, устойчивых к местным природно-климатическим условиям.

Декоративные растения широко используются для озеленения. Значительное место в цветочных оформлениях отводится красивоцветущим однолетним растениям (летникам), которые отличаются продолжительным цветением, разнообразными габитусом куста, строением и окраской соцветий и цветков. Поэтому экономически выгодно производство собственных семян перспективных летников, обладающих высокими сортовыми и посевными качествами, соответствующими почвенно-климатическим условиям Западной Сибири.

Представители семейства Onagraceae Juss. – однолетние декоративные красивоцветущие растения *Clarkia amoena* (Lehm.) Nels & Macbr. и *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr. – выделяются продолжительным цветением, высокими декоративными качествами куста и цветков и способностью выдерживать пониженные температуры и заморозки, что дает возможность выращивания в цветниках без рассады – посевом семян в грунт. Данные виды растений из рода *Clarkia* Purch. практически не встречаются в озеленении Новосибирска и заслуживают большего распространения в нашем регионе, чем в настоящее время.

Для обновления регионального сортимента иммунными и толерантными сортами цветочных культур, не теряющими своей декоративности при интродукции и адаптированными к развитию в природно-климатической зоне рискованного земледелия, необходимо изучать мировой генетический потенциал цветочно-декоративных растений и создавать собственный банк исходного материала для селекции и элитного семеноводства, а также разработки эффективных технологий возделывания и сохранения биоразнообразия растений.

В литературе по цветоводству встречаются различные мнения о систематическом положении видов и подвидов кларкий, таких как *Clarkia amoena* (Lehm.) Nels & Macbr., которая чаще упоминается как годеция прелестная *Godetia amoena* (Lehm.) G. Don, и кларкия пурпурная *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr. – синоним *Godetia purpurea* Nels & Macbr.

Цель исследования – уточнение систематического статуса вышеуказанных видов растений и сравнительное изучение закономерностей внутривидовой изменчивости и наследования хозяйственно-ценных признаков декоративных однолетних видов растений рода *Clarkia* семейства Onagraceae по результатам генетического и цитологического анализов, проведенных зарубежными учеными за последние 100 лет для совершенствования методов и технологий селекционного процесса, выведения новых местных сортов

и гибридов, получения высокосортного семенного материала, устойчивого к резко-континентальному климату лесостепи Западной Сибири, а также сохранения биоразнообразия растений.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В Новосибирск однолетние декоративные растения рода *Clarkia* Purch. из семейства килейные Onagraceae Juss. попали благодаря международной системе обмена семенами. Интродукционные исследования проводились в 1986–2006 гг. на базе ЦСБС СО РАН и с 2011 г. по настоящее время на базе Новосибирского государственного аграрного университета. Объектами для исследований послужили образцы однолетних красивоцветущих растений: годеции прелестной *Godetia amoena* (Lehm.) G. Don, полученной из ГБС СО РАН (г. Москва), и годеции пурпурной *Godetia purpurea* G. Don, полученной в 2000 г. по делектусу из румынского ботанического сада Grădina Botanică Alexandru Borza a Universității Cluj-Napoca Румынии (рис. 1).

Морфологическое строение растений этих двух видов очень похоже, хотя и имеются существенные различия по длине главного стебля и соцветия, габитусу, степени ветвления побегов, размеру и цвету листьев, окраске, строению и размеру цветков, а также степени раскрытия плодов-коробочек и биологии цветения. С вышеуказанными видами с 2011 г. ведется селекционная работа на базе Новосибирского государственного аграрного университета и продолжаются исследования по изучению влияния окружающей среды на генетические особенности популяций, биологию цветения, морфогенез, органогенез, семенную продуктивность, качество семян и агротехнику данных перспективных видов декоративных цветочных растений для внедрения их в зеленое строительство, так как эти виды отличаются холодоустойчивостью и продолжительным периодом цветения.

Данная часть нашей научно-исследовательской работы включает определение си-





Рис. 1. Объекты исследования: 1– *C. amoena* (Lehm.) Nels & Macbr.; 2 – *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr.  
Фото: Е.В. Королева, Новосибирск, 2020 г.

Subjects: 1– *C. amoena* (Lehm.) Nels & Macbr.; 2 – *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr.  
Photo: E. V. Koroleva, Novosibirsk, 2020

стематического статуса *Godetia*, изучение литературных данных о сравнительных морфологических, биоэкологических, цитологических и генетических характеристиках видов и подвидов декоративных растений рода *Clarkia* и сравнительном изучении особенностей наследования и изменчивости основных декоративных признаков (окраска и форма цветка/соцветия).

Настоящий обзор посвящен проблемам внутривидовой изменчивости цветочно-декоративных растений рода *Clarkia* Purch. семейства Onagraceae.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Систематическое положение рода кларкия – *Clarkia* Purch.** Н. Lewis [1] определил, что *Clarkia* – это род однолетних декоративно-цветущих растений, эндемичных для западной части Северной Америки с умеренным климатом. Все виды обитают отдельными

колониями разного размера от нескольких сотен до нескольких тысяч особей. Колонии обычно существуют много лет (до 20) и возобновляются на том же месте.

Род назван в честь капитана Уильяма Кларка из экспедиции Льюиса и Кларка 1804–1806 гг.

**Уточнение систематического положения *Godetia*.** P.A. Munz, A. Philip, C.L. Hitchcock [2, 3] и W.L. Jepson [4] выделяли два рода: *Clarkia* и *Godetia*, основываясь на форме лепестков.

В 1908 г. W.L. Jepson [4] опубликовал в Ботанической газете, что *Godetia* – это североамериканский род, который обитает на тихоокеанском побережье и представлен в основном в Калифорнии. Он описал разные типы встречающихся видов и межвидовых гибридов данного рода и их географическое распространение, определил 17 разновидностей, относящихся к двум группам: *Amoena* – группа, состоящая из рыхлых, разветвленных

форм со стелющимися стеблями; и *Purpurea* – группа, состоящая из узкопирамидальных форм с прямостоячими стеблями. Им были выделены 5 новых видов, 15 новых разновидностей, 6 новых форм и 3 новых комбинации.

В России и некоторых странах Западной Европы род *годеция* упоминается как самостоятельная систематическая единица, в цветоводстве распространены сорта двух видов: *годеции прелестной* (*G. amoena* (Lehm.) G. Don.) и *годеции крупноцветковой* (*G. grandiflora* Lindl. (syn. *G. whitneyi* A. Gray; *G. hybrida* Hort.)), оба родом из Калифорнии [5]. О.М. Полетико и А.П. Мишенкова [6] считают *G. whitneyi* синонимом *G. grandiflora*. В Англии и Испании род известен под общим

в один общий – *Clarkia*, при этом отмечалось, что *C. rhomboidea* Douglas ex Hock является переходным видом, а другой вид – *C. biloba* (Durand) A. Nelson & J.F. Macbr. (рис. 1) является одним из связующих звеньев между ними и способен скрещиваться с *C. elegans* (синоним *C. unguiculata* H.F. Lewis & M.R. Lewis).

В своих работах Н. Lewis, M.E. Lewis [10], Н. Lewis, M.R. Roberts [11] и В. Грант [12] подтвердили, что вероятное направление эволюции видов рода *Clarkia* (Onagraceae) на тихоокеанском побережье Северной Америки идет от мезофильных форм, приспособленных к климату с умеренной влажностью, до ксерофитов. Предковый вид, оби-

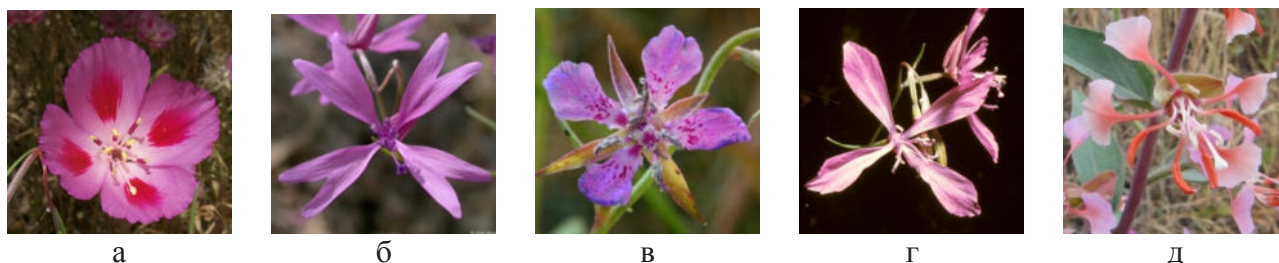


Рис. 2. Виды *Clarkia* Purch. а – *C. amoena*; б – *C. biloba*; в – *C. rhomboidea*; г – *Clarkia lingulata*; д – *C. unguiculata*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley  
Species of *Clarkia* Purch: а – *C. amoena*; б – *C. biloba*; в – *C. rhomboidea*; д – *Clarkia lingulata*; е – *C. unguiculata*. Photo: CalPhotos - Project BNHM, University of California, Berkeley.

названием *Godetia*, во Франции встречается как *Godétie*, в Германии распространены два названия: *Atlasblume* и *Godetie* [7].

Немецкий ученый F.E. Grosse [8] в работе «Сравнительная анатомия семейства Onagraceae» к роду *Clarkia* Purch относил три вида: *C. pulchella* Pursh, *C. elegans* Douglas, *C. integripetala* (во Флоре Калифорнии такой вид отсутствует), а к роду *Godetia* – шесть видов: *G. wilddenowiana* Spach (синоним *Clarkia purpurea* subsp. *purpurea*), *G. romanzoffii* (синоним *Clarkia romanzovii* (Ledeb. E x Hornem.) A. Nelson & J.F. Macbr.), *G. lepida* (*Clarkia purpurea* subsp. *viminea* (Douglas) H.F. Lewis & M.R. Lewis), *G. amabilis*, *G. chuminii* (во Флоре Калифорнии эти виды отсутствуют), *G. grandiflora* (синоним *Clarkia amoena* subsp. *lindleyi* (Douglas) H.F. Lewis & M.R. Lewis).

По предложению A. Nelson и J.F. Macbride [9] роды *годеция* и *кларкия* были объединены

тавший в умеренно влажных местах, был близок к современным видам *C. amoena* или *C. rubicunda* (Lindl) H.F. Lewis & M.R. Lewis. Промежуточная стадия в этом ряду представлена ныне живущим видом *C. biloba*, а конечная ксерофитная стадия — видом *C. lingulata*. Переход от *C. biloba* к *C. unguiculata* произошел в результате квантового видообразования. *C. lingulata* H.F. Lewis & M.R. Lewis эволюционировала сравнительно недавно из *C. biloba*.

Во Флоре Калифорнии в числе 12 родов семейства Onagraceae род *Godetia* как самостоятельный не числится: он считается синонимом рода *Clarkia* Purch. [13, 14].

По классификациям, представленным во Флоре Калифорнии [13] и руководстве Джепсона «Высшие растения Калифорнии» [14], нами изучались кларкия прелестная *C. amoena* (Lehm.) Nels & Macbr., синонимом которой является *годеция прелестная*



*G. amoena* G. Don, и кларкия пурпурная *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr. – синоним *G. purpurea* Nels & Macbr., которая относится к мелкоцветковой годееции.

Однако мы будем использовать общепринятое научное название рода – *Clarkia*, оставив эти синонимы как ссылки на устаревшие тексты или базы знаний.

**Описание *Clarkia amoena* (Lehm) Nekt & Macbr. – *Godetia amoena* G. Don. [13]**

Растения прямые или раскидистые, большей частью 30–100 см высотой, сверху короткоопушенные с направленными вверх закрученными волосками; листья ланцетовидные, 1–6 см длиной, 0,4–1,5 см шириной, на черешках 0,6 см длиной; соцветие с прямой осью; цветки – скрученные, почти прямые, трубка венчика 6–10 мм длиной с кольцом волосков ниже середины; чашелистики ланцетовидные, большей частью 1,5–2,5 см длиной, соединенные и повернутые в сторону пыльников; лепестки бокоцветковые до воронковидных, 2–3,5 см длиной, розовые или светло-лиловые до белых сверху, часто розовые или пятнистые в центре, ярко-красные; цветки от белых до светло-лиловых, пыльники заостренные – от лиловых до желтых или с оттенком красного; сформировавшийся столбик выносит вверх тычинки; молодая завязь (капсула) 4-бороздчатая, слабая, немного утолщенная в середине, достигает 2–5 см длины, субцилиндрическая; семена коричневатые, чешуйчатые, приблизительно 1,5 мм длиной, гребешок едва 0,1 мм длиной; хромосом 7 (Hakansson). Места обитания: склоны и обрывы вблизи моря; северный береговой кустарник, береговой луг и т.д. Цветет в июне – августе.

**Описание *Clarkia purpurea* (Curtis) A. Nelson & J.F. Macbr. [13].**

Стебель – от лежачего до прямостоячего, менее 1 м, от голого до короткоопушенного, сизый. Листья: черешки 0–2 мм, листовая пластина 1,5–7 см, линейная или узкопродовговатая до эллиптической или яйцевидной. Соцветие: ось в бутоне прямая; бутоны прямостоячие. Цветки: гипантий 2–10 мм, без заметных жилок; чашелистики остаются срос-

шимися в две части или все освобождаются; венчик чашеобразный, лепестки веерообразные, обратнойцевидные или эллиптические, от бледно-розового до пурпурного или темно-вишнево-красного цвета, часто с красным или пурпурным пятном, расположенным ближе к центру или дистально; тычинок 8, пыльники одинаковые; завязь 8-бороздчатая. Плоды длиной 1–3 см. Число хромосом – 26.

Подвиды широко интегрируют.

**Виды, формы и гибриды.** Кроме естественных форм, у кларкии имеются многочисленные садовые сорта, которые, за отдельными исключениями, все принадлежат к группе *Amoena*.

G. Hiorth [15] первый разделил виды *Godetia* на 7 различных групп, принимая во внимание цитологические данные. Нас интересует только группа *Амоена*, которая поставила почти все садовые формы кларкии. Эти садовые формы G. Hiorth разделил на два типа, которые можно отнести к видам *G. amoena* (Lehm.) A. Nelson & J.F. Macbr. и *G. whitneyi* (A.Gray) T. Moore. Только коробочки *whitneyi*-типа, как правило, не типично восьмижилковые, как должны быть у греевского вида, а четырехгранные или имеют четыре глубоких и четыре неглубоких бороздки. Неглубокие (плоские) бороздки у разнообразных садовых форм и индивидуально очень сильно различаются по степени развития: чем они сильнее развиты, тем больше производят впечатление ребер.

В 20–40-е гг. XX столетия сразу несколько исследователей: G. Hiorth [15, 16], H. Rasmuson [17], R.J. Chittenden [18] провели работы по межвидовым и межродовым скрещиваниям годееции. Гибриды были получены от скрещивания *G. amoena* и *G. whitneyi*, с другими видами гибридов не получилось.

По результатам скрещивания между различными естественными и культивируемыми формами годееций группы *Амоена* G. Hiorth [15] сделал выводы, что существует четко ограниченная группа видов секции *G. amoena*, которая ни с одной другой секцией этого рода не может смешиваться. Как важнейшую характеристику для этой группы



Рис. 3. Виды кларкии группы Amoena по G. Hiorth, 1941: а – *G. nutans* (*Clarkia gracilis*); б – *G. amoena*; в – *G. whitneyi*; Фото с сайта: <https://naturalhistory2.si.edu/botany/onagraceae/>  
Species of the Amoena clarkia group according to G. Hiorth, 1941: а – *G. nutans* (*Clarkia gracilis*); б – *G. amoena*; в – *G. whitneyi*; Photo from: <https://naturalhistory2.si.edu/botany/onagraceae/>

он рассматривал плод – четырехреберную коробочку. Принадлежность к этой группе можно определить по отдельной коробочке в закрытом состоянии. Эта группа вполне соответствует хичкоковскому виду *G. amoena*.

G. Hiorth [15] разделил группу *Amoena* на 3 вида (рис. 3): *G. nutans* (название вида недействительно) – синоним *Clarkia gracilis* (Piper) A. Nelson & J.F. Macbr. (бутон понижающийся, созревшая коробочка не очень открыта), *G. amoena* (бутон прямой вертикальный, преобладающая характеристика цветка – базальное пятно у основания лепестка), *G. whitneyi* (господствующий рисунок цветка – центральное пятно на лепестке и никогда не встречается базальное, созревшая коробочка открывается более-менее широко или остается закрытой).

Местоположение вышеупомянутых видов основывается, прежде всего, на изучении стерильности пыльцы и зародыша у гибридов. Гибриды между формами с прямыми и понижающимися бутонами всегда в высокой степени стерильны. Благодаря географической изоляции, формы южнее морской бухты Золотая Корма у Сан-Франциско (*G. amoena*) разделили с формами севернее от нее (*G. whitneyi*). Вследствие большого сходства этих двух видов и большой вариабельности северного вида для определения их полезно знать следующие различия.

Базальное пятно, т. е. маленькое пятно прямо у основания лепестков, является го-

сподствующей характеристикой цветка растений, обитающих южнее от Золотой кормы.

Центральное пятно у цветков преобладает в популяциях, распространенных севернее от Золотой Кормы. Во всей области распространения видов группы *Amoena* в различной частоте встречаются индивидуумы без всякого пятна.

Нужно принимать во внимание, что естественные популяции растений группы *Amoena* могли дать садовые формы с центральным пятном.

У *G. nutans* в природе встречаются двоякие типы пятен, конечно, у пространственно изолированных друг от друга популяций.

*G. whitneyi*, как правило, имеет полосатые (штриховатые) цветки. Большая часть лепестка или весь лепесток белый или относительно светло заштрихованный. Эти полосы образуют часто переходную зону между белым основанием и относительно темным дистальным краем. Полосатые цветки господствуют у северных рас, распространенных у южной границы залива Гумбольдта. Полосатость цветков отсутствует у южных витнеевских рас по соседству от Золотой Кормы, которые вместо беловатого основания, напротив, часто имеют основание относительно темное, из-за чего складывается впечатление наличия на лепестках базального пятна. Расы, распространенные южнее Золотой Кормы, имеют блестящие красные пыльники с насыщенным желтым кончиком, а расы, находящиеся се-

вернее от бухты, характеризуются менее насыщенной окраской пыльников.

Садовые сорта *whitneyi*-типа имеют фертильные гибриды с естественными формами севернее от Золотой Кормы, садовые формы *amoena*-типа – с таковыми, обитающими южнее от Золотой Кормы. Исходя из этого положения G. Hiorth определил северный вид как *G. whitneyi*, а южный – как *G. amoena*.

В то время как садовые сорта группы *Amoena* имеют очень большое сходство с дикими *amoena*-расами, садовые сорта *G. whitneyi* габитусом заметно различаются со всеми дикими *whitneyi*-расами. Это может свидетельствовать о том, что садовые сорта группы *Whitneyi* произошли от естественных локальных рас, отличительные особенности которых частично были усилены благодаря отбору при селекции.

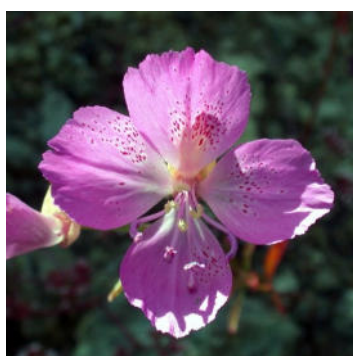
Виды группы *G. amoena* живут в колониях, насчитывающих от 1000 до сотни тысяч особей, как правило, пространственно изолированных от соседних колоний. Во время цветения такие колонии благодаря размеру и окраске цветков сильно бросаются в глаза. После отцветания эти колонии трудно обнаружить, особенно если число их небольшое. Большинство рас вдоль западного побережья Северной Америки в полосе шириной 50–100 км цветет значительно позднее, чем

на восточном. G. Hiorth [16] выделил семь известных форм вида *G. amoena*.

В настоящее время в таксономии рода кларкии *G. whitneyi* относится к подвиду *Clarkia amoena* subsp. *whitneyi* (A.Gray) H.F.Lewis & M.R. Lewis, по сообщениям, в природе осталась только одна дикая популяция.

**Цитогенетические исследования** рода *Clarkia* Purch. По мнению V.S. Ford и L.D. Gotlieb [19], род *Clarkia*, состоящий из 42 однолетних видов, в основном произрастающих в Калифорнии, послужил моделью для многих исследований эволюционной биологии растений, особенно морфологических, цитологических и генетических расхождений.

Генетическая изменчивость и цитология рода *Clarkia* интенсивно исследовалась в начале XX столетия. По данным А. Nakansson [20], R.J. Chittenden [18], виды секции *Godetia* очень вариабильны по числу, размеру и форме хромосом. А. Nakansson отметил, что *G. amoena* и *G. whitneyi* образуют естественную группу: имеют 7 гаплоидных хромосом, свободно скрещиваются между собой, хотя полученные гибриды стерильны. Пыльцевые зерна с числом хромосом менее 7 погибают в первую очередь. Фертильные пыльцевые зерна у гибридов могут быть, если в пол-



а



б



в

Рис. 4. Группа видов *Clarkia*, схожих по типу рыльца: а – *C. bottae*; б – *C. tenella*; в – *C. purpurea* subsp. *viminea*. Фото: а – Gary A. Monroe. United States, 2003- [https://plants.usda.gov/java/largeImage?imageID=clbo\\_002\\_ahp.tif](https://plants.usda.gov/java/largeImage?imageID=clbo_002_ahp.tif); б – [https://species.wikimedia.org/wiki/Clarkia\\_tenella](https://species.wikimedia.org/wiki/Clarkia_tenella); в – Neal Kramer, 2008 – [https://calphotos.berkeley.edu/cgi/img\\_query?query\\_src=ucjeps&enlarge=0000+0000+1208+1897](https://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?query_src=ucjeps&enlarge=0000+0000+1208+1897)

Group of *Clarkia* species similar in stigma type: а – *C. bottae*; б – *C. tenella*; в – *C. purpurea* subsp. *viminea*. Photo: а – Gary A. Monroe. USA, 2003 – [https://plants.usda.gov/java/largeImage?imageID=clbo\\_002\\_ahp.tif](https://plants.usda.gov/java/largeImage?imageID=clbo_002_ahp.tif); б – [https://species.wikimedia.org/wiki/Clarkia\\_tenella](https://species.wikimedia.org/wiki/Clarkia_tenella); в – Neil Kramer, 2008 – [https://calphotos.berkeley.edu/cgi/img\\_query?query\\_src=ucjeps&enlarge=0000+0000+1208+1897](https://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?query_src=ucjeps&enlarge=0000+0000+1208+1897)





Рис. 5. Полиплоидные виды *Clarkia*: а – *Clarkia purpurea*; б – *C. affinis*; в – *C. purpurea* subsp. *quadrivulnera*; г – *C. davyi*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley  
Polyloid species of *Clarkia*: а – *Clarkia purpurea*; б – *C. affinis*; в – *C. purpurea* subsp. *quadrivulnera*; д – *C. davyi*. Photo: CalPhotos – Project BNHM, University of California, Berkeley.

ный набор будут получены либо 7 хромосом от *G. amoena*, либо 7 хромосом от *G. whitneyi*.

Другая естественная группа (рис. 4): *Godetia bottae* Spach – синоним *Clarkia bottae* (Spach) H.F. Lewis & M.R. Lewis ( $n = 9$ ); *G. tenella* (Cav) Steud. – синоним *Clarkia tenella* (Cav.) H.F. Lewis & M.R. Lewis ( $n = 16$ ) и *G. lepida* (Lindl.) – синоним *Clarkia purpurea* subsp. *viminea* (Douglas) H.F. Lewis & M.R. Lewis, данные по числу хромосом у которой расходятся: по R.J. Chittenden [18],  $n=26$ , а по A. Nakanson [20],  $n=21$ . У перечисленных видов вегетативные органы значительно варьируют по форме, строению и количеству, но все имеют похожий тип рыльца. *G. bottae* скрещивается с *G. tenella*, а *G. tenella* с *G. lepida*.

Н. Lewis и М.Е. Lewis [10] отметили, что секция *Godetia* состоит из диплоидного, тетраплоидного и гексаплоидного рядов, в которых из-за гибридизации существуют эфемерные местные расы *C. purpurea*. Некоторые

из них могут быть разделены на основе заметных морфологических признаков – подвидовой уровень.

*Clarkia purpurea* (гексаплоид) с нормальным числом гаплоидных хромосом ( $n=26$ ) морфологически похожа на *C. affinis* H.F. Lewis & M.E. Lewis (аллогексаплоид) и считается, что у них общий тетраплоидный родитель. Авторы отметили, что *C. purpurea* также морфологически напоминает *C. tenella* (Cav.) H.F. Lewis & M.R. Lewis, южно-американский тетраплоидный вид и тетраплоидный предок *C. purpurea* мог быть близок к *C. tenella*. Морфологическое строение цветка у некоторых *C. purpurea* subsp. *quadrivulnera* (Douglas ex Lindl.) H.F. Lewis & M.R. Lewis очень похоже на *C. davyi* (Jeps.) H.F. Lewis & M.R. Lewis, экологически специализированный прибрежный вид Калифорнии (рис. 5).

Н. Lewis и Р. Rawen [21] исследовали популяцию *Clarcia franciscana* H.F. Lewis & Р.Н. Raven ( $n=7$ ), которая морфологи-



Рис. 6. Виды *Clarcia* по Н. Lewis и Р. Rawen, 1958: а – *C. franciscana*; б, в – *C. rubicunda*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley: <https://www.calflora.org/>  
*Clarcia* species according to Н. Lewis and Р. Rawen, 1958: а – *C. franciscana*; б, в – *C. rubicunda*. Photo: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley: <https://www.calflora.org/>



Рис. 7. *Clarkia dudleyana*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley: [https://www.calflora.org/entry/occdetail.html?seq\\_num=mu11133](https://www.calflora.org/entry/occdetail.html?seq_num=mu11133).

*Clarkia dudleyana*. Photo: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley: [https://www.calflora.org/entry/occdetail.html?seq\\_num=mu11133](https://www.calflora.org/entry/occdetail.html?seq_num=mu11133)

чески похожа на растения, относящиеся к *C. rubicunda* – синоним *Godetia rubicunda* (Lindl.) (рис. 6).

Популяция *C. franciscana* встречается на змеевидном склоне у форта Сан-Франциско в Калифорнии как репродуктивно изолированная территория внутри ареала *C. rubicunda*. Она также близко относится к *C. amoena* – синоним *Godetia amoena*, которая географически замещает *C. rubicunda* дальше на севере. Были обнаружены гибриды между *C. amoena* и *C. rubicunda*, которые оказались стерильными. *C. franciscana* и *C. rubicunda* характеризуются постоянно одинаковым расположением хромосом, тогда как у *C. amoena* местоположение хромосом варьирует. Все три вида диплоидны ( $n=7$ ). По мнению авторов, характер и степень дифференциации хромосом, сопровождающиеся относительно небольшими морфологическими различиями, вместе с географическим положением свидетельствуют о том, что *C. franciscana* может происходить от *C. rubicunda*. Производные популяции растут рядом с родительскими видами, на которые они очень похожи по морфологии, но от которых они репродуктивно изолированы из-за множественных структурных различий в их хромосомах.

Н. Lewis и Р. Rawen [21] отметили также, что для всего рода *Clarkia* Purch. характерен способ происхождения путем быстрой реорганизации хромосом при деривации. Пространственное положение каждого родительского вида и его дериваций свидетельствует о новой дифференциации. Повторное появление тех же самых образцов дифферен-

циации у кларкии свидетельствует о том, что быстрая реорганизация хромосом является важной моделью в эволюции рода.

Высокую степень хромосомной дифференциации рода *Clarkia* подтверждают и исследования R. Snow's [22], которые свидетельствуют о том, что сложные гетерозиготы *Clarkia dudleyana* (Abrams) J.F. Macbr. ( $n=9$ ) (рис. 7) возникли в результате гибридизации цитологически дифференцированных рас.

B. Bartholomew et al. [23] исследовали изменчивость 59 популяций *C. rubicunda* и одной популяции *C. franciscana* по 11 морфологическим признакам. Испытывались 20–30 особей из каждой популяции. Изучались отношения между популяциями. Все гибридные популяции, проанализированные последовательно, образовали 7 бивалентов в мейозе и все были в основном фертильны. При скрещивании *C. rubicunda* с другими видами рода результаты были противоположными, за исключением близкородственных *C. amoena* и *C. franciscana*. Гибриды этих вариаций у *C. rubicunda* частично обнаружены только в переходных районах ареала.

Периодически коренные уменьшения размеров, имеющие место вместе с недостаточным покоем и ограниченным распространением семян у кларкии, обуславливают формирование пестроты частично изменённых местных популяций у этих видов. Данные факторы ведут к скачкообразному видообразованию у кларкии, экстремальному продукту катастрофической селекции, которая достигается реорганизацией хромосом.

В 70-90-х гг. XX в. рядом авторов был изучен механизм генетической дифференциации среди видов *Clarkia* Purch. с использованием данных электрофоретического анализа ферментов и реконструкции видовых взаимоотношений с использованием фрагментного анализа ДНК хлоропластов [24–34].

L.D. Gottlieb [24] рассмотрел генетическое значение быстрого видообразования у однолетних растений с помощью электрофоретического изучения 8 энзиматических систем, контролируемых 12-15 генными локусами, у видов *C. franciscana*, *C. rubicunda* (*G. rubicunda*) и *C. amoena* (*G. amoena*). Виды близки морфологически, но гибриды любой пары из них очень мало фертильны. *C. franciscana* – самоопылитель, два других – перекрестники.

*C. rubicunda* и *C. amoena* отличаются друг от друга по числу локусов, но имеют больше одинаковых аллелей, чем с *C. franciscana*. За исключением одного локуса, контролирующего различия в шести из восьми энзиматических систем, все локусы *C. franciscana* мономорфны. У *C. franciscana* были установлены аллели, которые не присутствуют у двух других высокополиморфных видов. Поразительная генетическая дивергенция между *C. franciscana* и *C. rubicunda* может отражать потерю аллелей у *C. rubicunda* или появление новых аллелей через мутации и затем замену этих аллелей у *C. franciscana* на другие, полученные от *C. rubicunda*.

В работе L.D. Gottlieb [24] высказано альтернативное мнение, что *C. franciscana* может быть более древним таксоном, который появился не путем быстрого видообразования. Автор отмечает, что без знания истории эволюции видов все гипотезы являются спорными и уязвимыми. Чтобы усилить филогенетические анализы быстрого видообразования, им был предложен критерий изучения признаков на основе электрофоретического анализа, по которому виды, признанные как имеющие быстрое и недавнее происхождение путем хромосомной реорганизации, являются по существу похожими на своих предков.

По исследованиям L.D. Gottlieb и S.W. Edwards [25], *Clarkia franciscana*, первоначально известная как единственная популяция в Сан-Франциско, внесена в список штата Калифорния как редкий, нуждающийся в охране вид, который является важным для селекции. Вторая популяция была открыта гораздо позже в районе Окленда. Для установления генетических отличий этой популяции от таковой из Сан-Франциско был проведен электрофоретический анализ. Результат свидетельствует о том, что популяция из Окленда не воспроизводится семенами, переданными из Сан-Франциско, и должна быть определена как самостоятельный вид для своего настоящего местонахождения.

Генетический анализ способа наследования электрофоретических фенотипов фосфоглюкоизомеразы (PGI), проведенный L.D. Gottlieb [26] на однолетних растениях *C. rubicunda* и *C. xantiana* A. Gray, показал, что эти диплоидные виды имеют соответственно два и три гена, которые определяют субъединицы PGI. Электрофоретическое исследование семи других диплоидных видов *Clarkia* показало, что виды, отнесенные к предковым в текущей таксономии, имеют два гена PGI, тогда как более специализированные виды имеют три гена PGI. Вместе с доказательствами того, что диплоидные виды двух близкородственных родов имеют два гена PGI, предполагается, что третий ген PGI возник в пределах рода *Clarkia*. Межгенные гетеродимеры образуются между полипептидами, определяемыми третьим геном, и одним из других генов PGI, что указывает на их высокую степень структурного сходства. Комбинированные генетические, биохимические и филогенетические данные свидетельствуют о том, что третий ген PGI возник в результате процесса дубликации генов. Для дублированного гена PGI у *C. xantiana* были идентифицированы четыре аллеля, включая нулевой аллель, который устраняет активность его продукта. Этот аллель – один из немногих примеров «заглушенного» дублированного гена. Родовые и дублирующие гены у *C. xantiana* сортируются независимо. В сочетании со значитель-



ными хромосомными перестройками, которые характерны для видов *Clarkia*, это может означать, что дублированный PGI отмечает удвоенный хромосомный сегмент, который произошел от неравного кроссинговера.

L.D. Gottlieb, F. Weeden [27] изучили методом электрофореза дубликации генов и филогению у 30 видов кларкии (*Clarkia*). Они установили, что все диплоидные виды секций *Rhodantos*, *Godetia* и *Мухосарпа* имеют одиночный локус, тогда как виды секций *Peripetasma*, *Phaeostoma*, *Fibala* и *Eucharidium* имеют два локуса. *C. prostrata* H.F. Lewis & M.R. Lewis – единственный вид, не имеющий

64% активности дикого типа, тогда как мутанты по Pgi-2 только 36%. Они показали, что активность PGI не регулируется напрямую метаболическими факторами, и предположили, что пониженные уровни PGI у видов рода *Clarkia* с дубликацией возникли в результате регуляторных изменений транскрипции или трансляции. Они также продемонстрировали новый метод оценки важности того или иного фермента.

L.D. Gottlieb [30, 31] изучил варианты восьми дубликаций нуклеарных генов у кларкии, координирующих фермент, как часть исследовательской программы эволюции гена



Рис. 8. Виды кларкии из секции *Heterogaura* (H. Lewis, P.A. Rawen, 1992): а – *C. heterandra*; б – *C. speciosa*; в – *C. xantiana*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley  
Species of *Clarkia* from the *Heterogaura* section (H. Lewis, P.A. Rawen, 1992): а – *C. heterandra*; б – *C. speciosa*; в – *C. xantiana*. Photo: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley

дубликаций.

L.D. Gottlieb и R.C. Higgins [28] выяснили, что дубликации возникали после гибридизации между таксонами, которые представляли разные линии внутри рода *Clarkia*.

В своих исследованиях T.W.A. Jones et al. [29] определили, что виды с дубликацией ядерного гена, кодирующего цитозольный изофермент фосфоглюкозоизомеразу (PGI), и без нее имеют одинаковые уровни цитозольной активности PGI (относительно активности изофермента PGI пластид), а также аналогичные уровни цитозольного белка PGI. Они охарактеризовали нулевую активность ферментов в 7 мутациях, вызванных этилметансульфонатом (EMS) в обоих дублированных генах PGI, и установили, что мутации снижали уровни активности PGI прямо пропорционально нормальному вкладу каждого гена. Гомозиготные мутанты по Pgi-3 имели

и аппликации родов нуклеарных генов для филогенетической реконструкции высших растений.

K.J. Sytsma и J.F. Smith [32] также рассмотрели вопросы видообразования в семействе *Onagraceae* и провели сравнение информации, полученной с использованием классического систематического подхода и анализа ДНК по ряду таксономических уровней. Они изучили детальные разграничения ДНК хлоропластов в пределах семи диплоидных секций рода *Clarkia*.

Результаты секвенирования ДНК, основанные на дубликации генов, они сравнили с морфологическими и цитологическими моделями связей и выяснили, что секция *Godetia* является сестринской группой для остальных видов рода *Clarkia*.

K.J. Sytsma et al. [33–35] провели рестрикционное картирование хлоропластной ДНК,

наследуемой у *Clarkia* по материнской линии, у репрезентативных видов всех 7 диплоидных секций рода, аллотетраплоидной секции и *Epilobium brachycarpum* C. Presl. В своей работе K.J. Sytsma et al. [33] представили сравнение результатов исследования хлоропластной ДНК по строению, цитологии и данных по биогеографии с учетом межсекционных отношений. Ими было изучено 21 дерево. Секцию Мухосагра определили как основную в роде *Clarkia*, за которой следует трихотомия происхождения Rhodanthos, Eucharidium, Sympherica, а затем Phaeostoma, Fibula и Godetia. Авторы выявили, что роду *Clarkia* свойственно раннее и быстрое разветвление по секциям в соединении с более высокими скоростями рестрикционной гомоплазии хлоропластной ДНК, которое приводит к отсутствию многих синапоморфных характеристик по этому признаку. В своем эксперименте они частично подтвердили монофилетическое происхождение видов, предварительно описанное на основе распределения удвоенных глюкозо-6-фосфат-изомераз генов.

Н. Lewis, P.A. Rawen [36] продолжили исследования и выяснили что монотипический род *Heterogaura*, скомбинированный с *Clarkia*, дал в результате новую комбинацию *C. heterandra* (Torr.) H.F. Lewis & P.H. Raven, которая входит в новую секцию – *Heterogaura*. Растения, ранее описанные как *C. nitens*

H.F. Lewis & M.R. Lewis и *C. parviflora* Eastw. (синонимы *G. parviflora* Yeps.) [14], получили субспецифический статус в видах *C. speciose* H.F. Lewis & M.R. Lewis (*G. parviflora*, *G. parviflora* var. *luteola* C.I. Hitchc.) и *C. xantiana* (*Phaeostoma* X. (Eastw.) A. Nelson, *C. parviflora* (Eastw.) F.H. Lewis & P.H. Raven) – в каждом в отдельности (рис. 8).

**Генетический анализ наследования признаков рода *Clarkia* Pursh.** Большинство исследователей XX и XXI вв.: Н. Rasmuson [17], G. Hiorth [37], Н. Lewis [1, 38, 39]; Н. Lewis, M.E. Lewis [10], J. MacSwain et al. [40], E. Pichersky et al. [41], L.D. Gottlieb [42,43], P.S. Soltis et al. [44], K. Holsinger, L.D. Gottlieb [45], L.D. Gottlieb, V. Ford [46], R.M. Talline et al. [47], R.C. Lin, M.D. Rausher [48] изучали дифференциацию цветков, затрагивающую изменения в структурной морфологии, биохимии и системе пигментации, которые особенно важны среди видов рода *Clarkia* семейства Onagraceae.

J. MacSwain et al. [40] и другие исследователи выяснили, что цветочная дифференциация у кларкии тесно связана с системой опыления. Многие признаки цветка рода *Clarkia* служат для привлечения опылителей. Большинство диплоидных видов *Clarkia* являются ауткроссерами и опыляются пчелами. Единственный вид *Clarkia*, опыляемый молью, это *C. breweri* (A. Gray) Greene (бледно-



а



б

Рис. 9. Виды *Clarkia*: а – *C. concinna*; б – *C. breweri*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley

*Clarkia* species: а – *C. concinna*; б – *C. breweri*. Photo: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley

розовые, воронковидные цветы производят как обильный нектар, так и крепкий сладко-пряный аромат, уникальный в своем роде). Хотя цветок имеет очевидные и важные адаптивные признаки, генетическая основа межвидовых различий по биологии цветения изучалась в немногих случаях.

Е. Pichersky et al. [41] впервые обнаружили, что сильный сладкий аромат *C. breweri* обусловлен наличием 8–12 летучих соединений, 3 монотерпенов и 9 производных бензоата. Уровни эмиссии различными частями цветка на протяжении всей жизни цветка коррелировали с уровнями этих монотерпенов в соответствующих тканях, что позволяет предположить, что эти монотерпены выделяются вскоре после их синтеза. Монотерпеновый спирт линалоол синтезируется и выделяется в основном лепестками, но в меньшей степени также пестиком и тычинками. Более низкие уровни (0,1%) эмиссии монотерпена и активности линалоолсинтазы обнаружены на рыльце *C. concinna* (Fisch. & C.A. Mey) Greene близкого вида *C. breweri* (рис. 9), лишенного аромата, что позволяет предположить, что монотерпены могут иметь и другие функции в цветке, помимо привлечения опылителей.

Исследователи XXI вв.: J.L. Knies et al. [49], D.A. Moeller, M.A. Geber [50], V.M. Eckhart et al. [51], R.D. Briscoe et al. [52], N.L. Smith-Huerta, J. A. Huerta [53], R.M. James et al. [54] обратили свое внимание на вопросы биологии опыления у различных видов рода *Clarkia* в рамках изучения эволюции специфичных насекомых-опылителей и зависимости семенной продуктивности от способа оплодотворения.

Чтобы понять новые морфологические изменения, появляющиеся у растений, были проведены генетические исследования. Перед учеными стояла задача выяснить, чем определяется наличие похожих фенотипов у разных видов *Clarkia*, при этом важно было различать – обусловлено ли это активностью одинаковых генов или является результатом конвергенции (сходимости), основанной

на независимом проявлении новых комбинаций генов.

**Генетика окраски цветка.** Генетический анализ флоральных участков *Clarkia* представляет интерес, потому что вносит вклад в знание эволюции этого рода, который давно используется как модельная система в систематике растений. Филогения и эволюционная дивергенция вида исследовалась традиционными систематиками: Н. Lewis [1, 38, 39], Н. Lewis, M.E. Lewis [10].

Пока виды кларкии репродуктивно изолированы, генетическая основа флоральной дифференциации не может быть определена.

В 1921 г. Н. Rasmuson [17] провел генетический анализ наследования вариантов флоральной пигментации у видов *Clarkia* секции *Godetia*: *C. whitnei*, *C. amoena* (*G. amoena*) и *C. rubicunda* (*G. rubicunda*).

У *G. whitnei* встречаются различные варианты красной и фиолетовой окраски цветков. Исключение составляют только желтые цвета с генотипом Аа и аа – растения, менее или более желтые, поскольку доминантный ген А подавляет желтую окраску. Встречается целая серия типов желтой окраски дистальной части цветка, которая является рецессивной. Желтые цветки у годетии в среднем самые маленькие.

В своих опытах Н. Rasmuson [17] отметил, что у годетии встречаются различные типы пятен: маленькое пятно у основания (от белой до фиолетовой окраски) и очень маленькое пятно (красной окраски), пятно среднего размера (не раздваивается) и большое пятно – этот тип отличается тем, что пятно еще больше, но редко достигает края лепестков. Эти три типа пятен иногда могут не ограничиваться друг от друга, так как переходят одно в другое и очень вариабельны по размеру, даже в пределах одного растения, и иногда отсутствуют у некоторых цветков. Почти всегда пятно располагается посередине и часто делит лепесток на две равные половинки, как бы раздваиваясь.

При скрещивании растений с различным типом красной окраски цветков и растений с пятном расщепление идет по моногибрид-



ному типу, красная окраска доминирует над пятнистой. Автор отметил, что существует сильная связь между геном пятнистости G и геном красной окраски E, так как они локализованы в одной хромосомной паре. Доминантная гомозигота GG дает большое и среднее пятно, гетерозигота Gg – маленькое, а рецессивная gg – слабое.

В скрещиваниях, которые провел Н. Rasmuson [17], была доказана связь генов B и E в следующем соотношении: 6 Be : 1 Be : 1 bE : 6 be, процент кроссинговера около 14,3. Гены B-b, E-e и G-g расположены в одной хромосомной паре, а C-c и F-f в другой.

Интересно, что у *G. whitneyi* четыре гена по отдельности: B, C, E и G – могут производить антоциановую окраску, в то время как в большинстве случаев необходимо два гена вместе, поскольку это основной фактор для антоциановой окраски. Возможно, в белых формах имеется такой ген, с помощью которого названные четыре гена каждый сам по себе могут производить антоциановую окраску.

**Обзор генов окраски цветка годеции по Н. Rasmuson [17].**

A-a, aa – растения менее или более желтые, A подавляет желтую окраску.

B-b, B способствует слабо-фиолетовой окраске.

C-c, CC – растения розовые, Cc – растения слабо-розовые, почти белые.

D-d, D вместе с B или с C дают фиолетовую окраску, самостоятельно ген D не имеет видимого проявления.

E-e, E способствует красной окраске.

F-f, F вместе с E дает красный тип со светлой стороной края, самостоятельно ген F не имеет видимого проявления.

G-g, G дает красное пятно, у растений с генотипом GG оно значительно больше, чем у Gg.

H-h, H вместе с G создает огромное пятно, как G один, и в гомозиготном состоянии значительно больше, чем в гетерозиготном. Вместе с gg, имея доминантный H, не имеет видимого проявления.

I-i, I имеет розово-фиолетовую окраску, но, вероятно, только в присутствии B.

В работе G. Hiorth [37] «К генетике межвидовых гибридов *Godetia amoena* x *G. whitneyi*» сообщается, что характеристика цветка (базальное пятно) является важнейшим отличительным признаком от *G. whitneyi* и дается представление о структуре градации стерильности этих гибридов, полученных в ходе изучения.

В опыте использовалась садовая раса вида *G. amoena*: растения с аллелем Fbst, отвечающим за сильное базальное пятно и красные тычинки, и растения с аллелем Fb, имеющие светло-фиолетовую (розовую) основную окраску цветков, и все формы связаны процентом кроссинговера между ними.

У *G. whitneyi* аллель w1 отвечает за белую окраску цветков, но при скрещивании с *G. amoena* потомство имело розовые цветки. Ген w1 у *G. whitneyi* очень сильно связан с аллелями пятна на лепестке (пятно края (кайма), центральное пятно различных размеров), которые характеризуются доминантным аллелем Fx, в рецессивном состоянии аллель f дает растения без пятна. В результате из проведенных автором скрещиваний следует, что ген центрального пятна Fx у годеции Витнея является аллельным гену базального пятна Fb у годеции прелестной. Автор также отметил, что ген Fb связан со значительной стерильностью, а Fb-индивидуумы характеризуются различным расположением хромосом. У обоих видов пятно на лепестке связано с геном W1, кроссоверных – около 20 %.

Систему пигментации лепестков у видов, отнесенных к секциям *Godetia* и *Rhodantos*, изучали в своих опытах К.Е. Holsinger и L.D. Gottlieb [44].

Они представили ее в четырех основных типах:

- 1) только центральное пятно;
- 2) пятно на периферии (distal);
- 3) лента у основания (band);
- 4) без пятен.

Авторы установили, что четыре подвида *C. gracilis* (Piper) A. Nelson & J.F. Macbr. имеют высокую генетическую идентичность

и три из четырех описанных систем пигментации лепестков. Растения *C. gracilis* subsp. *sonomensis* (Hitchc.) H.F. Lewis & M.R. Lewis имеют большие розовые лепестки, каждый с крупным центральным красно-пурпурным пятном; а подвиды *C. gracilis* subsp. *albicaulis* (Jeps.) H.F. Lewis & M.R. Lewis и *C. gracilis*

Хотя лепестки обычно сплошь пигментированы, у многих видов имеется большая белая зона без пигментации. Антоциан может также присутствовать или отсутствовать на тычиночных нитях и пыльниках, рыльце и цветочной трубке.

Аддитивные гены определяют размер



Рис. 10. Системы пигментации лепестков цветка у подвидов *C. gracilis* по K.E. Holsinger и L.D. Gottlieb, 1988: а – *C. gracilis* subsp. *sonomensis*; б – *C. gracilis* subsp. *lbicaulis*; в – *C. gracilis* subsp. *tracyi*; г – *C. gracilis* subsp. *gracilis*. Фото: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley  
Flower petal pigmentation systems in *C. gracilis* subspecies according to K.E. Holsinger and L.D. Gottlieb, 1988: а – *C. gracilis* subsp. *sonomensis*; б – *C. gracilis* subsp. *lbicaulis*; в – *C. gracilis* subsp. *tracyi*; д – *C. gracilis* subsp. *gracilis*. Photo: CalPhotos is a project of BNHM University of California, Berkeley

subsp. *tracyi* – крупные розовые лепестки с интенсивной красно-пурпурной каймой поперек основания; подвид *C. gracilis* subsp. *gracilis* – мелкие розовые лепестки без пятен (рис. 10).

Три подвида с крупными лепестками являются перекрестноопыляющимися растениями, для которых характерна протерандрия, а *C. gracilis* subsp. *gracilis* преимущественно самоопыляющимися.

Исследователи L. Gottlieb, V. Ford [45] продолжили изучать наследование признака пигментации лепестков (присутствие и отсутствие пятен) и выяснили, что этот признак контролируется единственным геном.

L.D. Gottlieb [42], P.S. Soltis et al. [44] провели биохимические исследования пигментов, обуславливающих окраску от бледно-лиловой до темно-красной у растений секции *Godetia*, идентифицировав их как производные гликозида мальвидина, дополненные производными цианидина и дельфинидина. Они выяснили, что крупные пятна или крапинки появляются в результате местного повышения уровня тех же самых пигментов, хотя в других пропорциях, чем у основания лепестка.

и положение центрального пятна. Генетика этих модификаций еще недостаточно проанализирована. Генетический анализ у *C. gracilis*, проведенный L.D. Gottlieb [43], показал, что большое пятно на лепестке, характерное для подвида *C. gracilis* subsp. *sonomensis*, является аллельным пятну у основания лепестка у подвида *C. gracilis* subsp. *gracilis*, которое в норме не выражено по причине активности гена-модификатора. Поскольку у видов *Clarkia* проявляется небольшое число различных пигментных систем, то предполагается, что главные компоненты различных систем у видов не являются комплексом с генетической точки зрения. Новые системы могут быть созданы заменяющими аллелями при относительно малом числе локусов. Аддитивные гены, вероятно, способствуют различным проявлениям признака окраски (смещение цветов, размер и форма пятен и их точное местоположение на лепестке). Данные о генетической основе пигментации лепестков у *C. gracilis* говорят о том, что характер наследования окраски и отсутствие или присутствие пятна и его положения и формы, которыми отличаются другие виды *Godetia* и *Rhodantos*, могут быть также управляемы

отдельными генами. Новые комбинации пигментации могут проявляться при перемещении локусов у заменяющих аллелей.

Из всех видов наиболее полиморфен *C. purpurea*, у которого встречаются 5 типов окраски цветков в одной популяции растений. Множество вариантов отражают его гексаплоидность и последствия случайной гибридизации сортов новых гомозиготных генотипов благодаря их самоопылению. Лепестки цветка *C. gracilis* subsp. *sonomensis* в 2,5 раза длиннее и в 4 раза шире, чем у подвида *C. gracilis* subsp. *gracilis*, и чаще имеют однородный окрас. Однако у некоторых особей базальная часть каждого лепестка в отсутствие антоциановой пигментации имеет яркую белую окраску, создавая белую чашу, особенно когда цветок недавно раскрылся. Наличие или отсутствие белой чаши достоверно управляется отдельным локусом. Признак белой чаши – рецессивный (отсутствие пигмента). Естественная гибридизация между двумя этими подвидами у *C. gracilis* была отмечена в 1955 г. Н. Lewis, M.E. Lewis [10].

Был также идентифицирован единственный ген, который управляет наличием или отсутствием темно-красной окраски на внутренней поверхности цветочной трубки, и найден другой ген, который контролирует наличие или отсутствие окраски пыльников и тычиночных нитей. Итак, L.D. Gottlieb [43] определил наличие 5 генов, определяющих систему антоциановой окраски лепестков и других органов цветка, которые идентифицированы в дополнение к полигенному контролю размеров лепестков. Открытие того, что подвид *C. gracilis* subsp. *gracilis* имеет ген пятна у основания лепестка, который обычно не выражен из-за активности второго гена, подчеркивает важность генетических исследований для понимания морфологических различий между видами. Это может быть особенно важно у однолетних растений, таких как кларкия, у которой многие виды перекрестноопыляемые и превалируют внутривидовая гибридизация и аллополиплоидия.

R.M. Talline et al. [46] провели анализ пространственно-временных паттернов экспрес-

сии различных генов, отвечающих за наличие антоциановой окраски и обнаружили, что пятна содержат пигменты, отличные от остальной части лепестка, и состоят из антоцианов на основе цианидина / пеонидина, а не на основе мальвидина. Анализы экспрессии генов, проявляющих антоциановую окраску, показали, что ген дигидрофлавонол-4-редуктазы 2 (Dfr2) имеет специфичный для пятна паттерн экспрессии и действует как переключатель для образования пятен. Анализ совместной сегрегации показал, что генные продукты локусов P и I являются трансрегуляторами этого переключателя. Пятнистые пигменты появляются в развитии раньше в результате ранней экспрессии Dfr2 и гена флавоноидной 3'-гидроксилазы 1 (F3'h1). Пигменты фона появляются позже, в результате более поздней экспрессии генов Dfr1 и флавоноид-3'-5'-гидроксилазы 1 (F3'5'h1).

Рисунок пигментации лепестков широко распространен у цветковых растений рода *Clarkia*. Генетика этих элементов паттерна представляет большой интерес.

Большинство исследований цветочной пигментации сосредоточено на том, как разнобразить интенсивность и состав пигмента. R.M. Talline et al. [47] изучали генетические изменения, лежащие в основе сдвигов в положении лепестковых пятен у *Clarkia*. Сравнительный анализ транскриптомов был использован для идентификации потенциальных генов-кандидатов, ответственных за образование пятен. Для подтверждения роли гена-кандидата в определении положения пятна использовались анализы совместной сегрегации у индивидуумов F2, сегрегации по разным положениям пятен, количественная ПЦР и пиросеквенирование. Анализы временной экспрессии использовали для идентификации домена экспрессии различных аллелей. Фактор транскрипции R2R3Myb (CgMyb1) активировал образование пятен, и разные аллели CgMyb1 экспрессировались в разных доменах, что приводило к образованию пятен в разных местах лепестков. Репортерные анализы показали, что промоторы разных аллелей определяют разные места экспрес-



сии. Эволюционный сдвиг в положении пятна обусловлен одним или несколькими цис-регуляторными изменениями в промоторе CgMyb1, что указывает на то, что сдвиги в положении элемента паттерна могут быть вызваны изменениями в одном гене, и что цис-регуляторная перестройка может использоваться для изменения положения существующего символа.

Для понимания эволюции фенотипической диверсификации R.C. Lin, M.D. Rausher [48] исследовали генетические изменения у *C. gracilis* ssp. *sonomensis*, ответственные за эволюцию непигментированного лепесткового элемента на цветном фоне, используя анализы экспрессии генов, косегрегацию в растениях F2 и функциональные тесты. Они идентифицировали фактор транскрипции R2R3-MYB (CgsMYB12), ответственный за антоциановую пигментацию базальной области («чашечки») на лепестке.

Функциональная мутация в CgsMYB12 создает белую чашку на розовом фоне лепестков. Кроме того, они обнаружили, что еще два гена R2R3-MYB (CgsMYB6 и CgsMYB11) также участвуют в пигментации фона лепестков. Каждый из этих трех генов R2R3-MYB обнаруживает различный пространственно-временной паттерн экспрессии.

R.C. Lin, M.D. Rausher [48] установили, что пигментация в разных частях лепестка может развиваться независимо. Это открытие предполагает, что недавняя дупликация генов играет центральную роль в эволюции паттерна пигментации лепестков у *C. gracilis* subsp. *sonomensis*.

**Наследование признаков габитуса куста и формы цветка.** Характер наследования признаков длины побегов и формы соцветия между растениями видов *G. amoena* и *G. whitneyi* первым проанализировал Н. Rasmuson [17]. Он скрестил низкорослые растения *G. whitneyi*, имеющие два типа соцветия: плотный – RR и рыхлый – rr (рыхлый тип доминирует над плотным в соотношении 3 : 1) с высокими и ветвистыми формами *G. amoena* с далеко сидящими друг от друга цветками на длинной кисти. Эти различия си-

стематики отмечают как основные характерные особенности в определении видов. В результате генетического анализа автор сделал выводы, что высокорослый тип у растений *G. amoena*, контролируемый геном V, доминирует над обоими низкорослыми типами растений *G. whitneyi* (с плотным и рыхлым соцветиями). Во втором поколении расщепление было четко моногенного характера 3 : 1. В рецессивных скрещиваниях расщепление высоких и низких также моногибридное – 20 : 6, но расщепление по длине интернодий сильно различается. Поэтому автор сделал выводы, что длина интернодий и высота растения наследуются независимо друг от друга.

**Форма цветка.** В результате многочисленных скрещиваний, как межвидовых, так и внутривидовых, Н. Rasmuson [17] отметил, что размер цветка контролирует одна пара генов – А-а, а простой цветок доминирует над махровым. У годечии прелестной существуют три главных махровых типа цветка: сильно махровые (гомозиготные UU-растения), менее махровые (гетерозиготные Uu) и слабомахровые растения (с рецессивной гомозиготой uu). Число лепестков в цветке колеблется от 4 в простом до 15 в густомахровом. Слабомахровые цветки имеют 4,9-5,4 лепестка, а сильномахровые от 7 и выше. На махровость значительно влияет рисунок цветка.

D.M. Moore, H. Lewis [55] изучали характер наследования признаков размеров цветка у видов рода *Clarkia* в зависимости от способа их опыления и сделали вывод о многофакторном характере, который генетически не коррелирует с самоопылением. В течение 16 лет ученые исследовали три легко различимые популяции растений *C. xantiana*: перекрестноопыляемую с крупными розовыми цветками и две самоопыляющиеся с мелкими розовыми и белыми цветками. Гены, определяющие самоопыление, имеют преимущество в очень маленьких популяциях. Семена, собранные с этих трех популяций в каньоне реки Керн, были выращены в Лос-Анджелесе, и с их потомством были проведены комбинаторные скрещивания. Гибриды и родительское потомство выращивали в горшках на следу-

ющий год для сравнения и получения потомства F2 и обратных скрещиваний. Признаки, отличающие популяции в природе, сохранялись при культивировании. У перекрестноопыляемых растений период цветения отдельного цветка был длиннее, но в обоих случаях цветки увядали примерно через два дня после опыления. Самоопыляющиеся популяции *C. xantiana* отличались более мелкими цветками, более низкими пыльниками, более коротким пестиком и более ранним цветением. Раннее созревание рыльца не коррелирует с размером цветка и контролируется одним геном. Авторы предположили, что уменьшение размера цветка произошло из-за влияния внешней среды, так как в районе, где были отмечены популяции с самоопыляющимися растениями, они подвергались периодическому вымиранию в результате исключительной засухи и малой выборки растений, и сделали следующие выводы: 1) у перекрестноопыляемых рас самоопыление последовательно приводит к выраженной инбридинговой депрессии, а в пределах популяции существует естественный отбор, препятствующий развитию самоопыления; 2) раннецветущие растения в природных популяциях обычно не дают семян, потому что остаются неопыленными; 3) склонность к самоопылению у растений, которые рано цветут, будет иметь некоторое избирательное преимущество но, с другой стороны, из-за инбридинговой депрессии любая тенденция к самосохранению будет подавлена; 4) уменьшение размеров цветков обычно, но не всегда, связано с самоопылением. У кларкии известна самоопыляющаяся южноамериканская раса *C. tenella*, у которой крупные цветки размером похожи на цветки перекрестноопыляемой популяции *C. xantiana*. Анализ расщепления потомства от различных родительских комбинаций у гибридов второго поколения *C. xantiana* по признакам размера цветка и механизма опыления подтвердил, что малый размер цветка не обязательно связан с генетической основой самоопыления.

Таким образом, в результате проведенного обзора научных работ было установлено,

что за последние 100 лет в области систематики, эволюции и применения метода электрофореза при филогенетическом анализе рода *Clarkia* произошли существенные изменения.

Из представленных в обзоре видов и подвидов рода *Clarkia* наибольший интерес для декоративного растениеводства и селекции представляют следующие: *C. amoena*, *C. amoena* subsp. *amoena*, *C. amoena* subsp. *whitneyi*, *C. rubicunda*, *C. franciscana*, *C. gracilis*, *C. gracilis* subsp. *gracilis*, *C. gracilis* subsp. *sonomensis*, *C. gracilis* subsp. *albicaulis*, *C. gracilis* subsp. *tracyi*, относящиеся к секции *Rhodantos*, и *C. speciosa*, *C. tenella*, *C. purpurea*, *C. purpurea* ssp. *purpurea*, *C. purpurea* ssp. *quadrivulnera*, *C. purpurea* subsp. *viminea*, *C. davyi*, *C. prostrata*, относящиеся к секции *Godetia*.

Изучение генетического контроля декоративных и хозяйственно-ценных признаков, включая окраску цветка, у таких цветочно-декоративных видов, как *C. amoena* и *C. purpurea*, приведет к образованию качественного семенного фонда и созданию новых сортов. В настоящее время существуют различные сорта и формы у *C. amoena*: карликовые и высокие срезочные сорта, с махровыми и простыми цветками, с разнообразной окраской: белой, розовой, фиолетовой, лососевой, различными оттенками красного цвета, с пятном и без него, ведется селекция на устойчивость к болезням и вредителям, в то время как сортимент *C. purpurea* практически отсутствует на рынке семян.

## ВЫВОДЫ

1. Ботанического рода *годеция* не существует, так как по предложению А. Nelson и J. Francis Macbride от 1918 г. он был включен в род *Clarkia* Purch. Интродуцированные в Новосибирск виды *годеций* относятся к роду *Clarkia*: *Clarkia amoena* (Lehm.) Nels & Macbr. и *C. purpurea* (Curtis) Nels & Macbr.

2. Роду свойственен монофилетический тип образования видов и быстрое разветвление по большинству секций, а быстрая реорганизация хромосом является важной моделью

в эволюции рода. Секция Мухосагра является основополагающей в роде *Clarkia*, за которой следует трихотомия происхождения секций *Rhodanthos*, *Eucharidium*, а также происхождения, включающего секции *Sympherica*, *Phaeostoma*, *Fibula* и *Godetia*.

3. Секция *Godetia* является сестринской группой для остальных видов рода *Clarkia*.

4. Группа видов *C. amoena* и *C. whitneyi* поставила почти все существующие садовые формы кларкий из секции *Rhodanthos*, встречаемых под названием годеция.

5. Однолетние виды кларкий в основном перекрестноопыляемые. Сортообразование происходит в основном путем внутривидовой гибридизации и аллополиплоидии.

6. Система пигментации лепестков цветка у видов, отнесенных к секциям *Godetia* и *Rhodanthos*, представляет 4 основных типа: только центральное пятно, пятно на периферии, лента у основания, без пятен. Ген пятнистости *G* и ген красной окраски *E* ло-

кализованы в одной хромосомной паре и наследуются вместе. Красная окраска доминирует над пятнистой. Ген центрального пятна *Fx* у *C. whitneyi* является аллельным гену базального пятна *Fb* у *C. amoena*.

7. Дупликация генов играет центральную роль в эволюции паттерна пигментации лепестков у *C. gracilis* subsp. *sonomensis*. Пигментация в разных частях лепестка может развиваться независимо.

8. Вид *Clarkia purpurea* является гексаплоидным и полиморфным, у него встречаются 5 разных типов окраски лепестков цветка в одной популяции.

9. Габитус растений *C. amoena* при скрещивании с *C. whitneyi* всегда доминирует, а плотный тип соцветия является рецессивным к рыхлому.

10. Наследование признаков размера цветка у *C. xantiana* говорит о многофакторном характере, который генетически не коррелирует с самоопылением.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Levis H.* Chromosome phylogeny and habitat preference of *Clarkia* // *Evolution*. – 1953. – Vol. 7. – P. 102–109.
2. *Munz P.A., Hitchcock C.L.* A Study of the Genus *Clarkia*, with Special Reference to Its Relationship to *Godetia* // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. – 1929. – Vol. 56, N 4. – P. 181–197.
3. *Hitchcock C.L.* Revision of North American Species of *Godetia* // *Botanical Gazette*. – Published By: The University of Chicago Press: – 1930. – Vol. 89, N 4 (Jun). – P. 321–361.
4. *J. M. C.* Synopsis of *Godetia* // *Botanical Gazette*. – 1908. – Vol. 45, N 3. – P. 214–214. – JSTOR, [www.jstor.org/stable/2467128](http://www.jstor.org/stable/2467128). (Accessed 01 Feb. 2021).
5. *Годеция: справочник цветовода* / сост. Н.П. Николаенко. – М.: Колос, 1971. – С. 92–93.
6. *Декоративные травянистые растения открытого грунта: Справочник по номенклатуре родов и видов* / О.М. Полетико, А.П. Мишенкова; [АН СССР. Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова]. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. – 208 с.
7. *Genie data base* [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.upov.int/genie/en/details.xhtml?cropId=1353> (дата обращения: 01.02.2021).
8. *Grosse F.E.* Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Onagraceen, einschliesslich besonderer Berücksichtigung der Entwicklung und des anatomischen Baues der Vegetationsorgane von *Trapanantans*. – Publication info: Dresden, C.R. Gärtner'sche Buchdruckerei, 1895. – P. 30–34.
9. *Nelson A., Macbride J.F.* Western Plant Studies // *Botanical Gazette*. Published by: The University of Chicago Press. – 1918. – Vol. 65, N 1 (Jan). – P. 58–70 (13 pages).
10. *Lewis H., Lewis M.E.* The mechanism of evolution in the genus *Clarkia* // *Evolution*. – 1955. – Vol. 8(1), N 20. – P. 251–392.
11. *Lewis H., Pobergs M.R.* The origin of *Clarkia lingulata* // *Evolution*. – 1956. – N 10. – P. 126–138.



12. Грант В. Эволюционный процесс [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://evolution.powernet.ru/library/grant/intro.html> (дата обращения: 01.02.2021).
13. Munz Ph., Keck D.D. A California Flora: University of California Press. Berkeley Los Angeles. – London, 1973. – P. 923–961.
14. Jepson M. Higher plants of California / Editor by J.C. Hickman: University of California Press. Berkeley Los Angeles. – London, 1993. – P. 786–793.
15. Hiorth G. Zur Genetik und Systematik der Gattung *Godetia* // Z. Ver-erbungslehre. – 1941. – N 79. – P. 199–219.
16. Hiorth G. Eine Serie multipler Allele für Blütenzeichnungen bei *Godetia amoena* // Hereditas. – 1940. – N 26. – P. 441–453.
17. Rasmuson H. Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia* – Arten und ihrer Bastarde // Hereditas. – 1921. – Vol. II. – P. 248–280.
18. Chittenden R.J. Notes on species crosses in primula, godetia, nemophila, and phacelia // Journ. of Gen. – 1928. – N 19. – P. 285–314.
19. Ford V.S., Gottlieb L.D. Reassessment of Phylogenetic Relationships in Clarkia Sect. Sympherica // American Journal of Botany. – 2003. – Vol. 90, N. 2. – P. 284–292.
20. Hakansson A. Zur Zytologie von *Godetia* Arten und Bastarden // Hereditas. – 1925. – N 27 (3–4). – P. 319–336.
21. Levis H., Raven P.H. Rapid evolution in Clarkia // Evolution. – 1958. – N 12. – P. 319–336.
22. Snow's R. Chromosomal differentiation in *Clarkia dudleyana* // American Journal of Botany. – 1960. – Vol. 47, N 4. – P. 302–309.
23. Bartholomew B., Eaton L.C., Raven P.H. *Clarkia rubicunda*: A Model of Plant Evolution in semiarid regions // Evolution. – 1973. – Vol. 27, N 3. – P. 505–517. – DOI: 10.1111/j.1558-5646.1973.tb00698.x. PMID: 28564916.
24. Gottlieb L.D. Enzyme differentiation and phylogeny in *Clarkia franciscana*, *C. rubicunda* and *C. amoena* // Evolution. – 1973. – Vol. 27. – P. 205–214.
25. Gottlieb L.D., Edwards S.W. An electrophoretic test of the genetic independence of a newly discovered population of *Clarkia franciscana* // Madroño. – 1992. – Vol. 39, N 1. – P. 1–7. – [www.jstor.org/stable/41424881](http://www.jstor.org/stable/41424881). (Accessed 03. 02.2021).
26. Gottlieb L.D. Evidence for Duplication and Divergence of the Structural Gene for Phosphoglucosomerase in Diploid Species of *Clarkia* // Genetics. – 1977. – N 86(2). – P. 289–307.
27. Gottlieb L.D., Weeden F. Gene duplication and phylogeny in *Clarkia* // Department of genetics, University of California, Davis, California. – 1979. – N 33(4). – P. 1024–1039.
28. Gottlieb L.D., Higgins R.C. Evidence from subunit molecular weight suggests hybridization was the source of the phosphoglucose isomerase gene duplication in *Clarkia* // Theoretical and Applied Genetics. – 1984. – Vol. 68. – P. 369–373.
29. Jones T.W.A., Pichersky E., Gottlieb L.D. Activity in Ems-Induced Null Mutations of Duplicated Genes Encoding Phosphoglucose Isomerases in *Clarkia* // Genetics. – 1986. – Vol. 113, N. 1. – P. 101–114.
30. Gottlieb L.D. To Ards molecular genetics in *Clarkia*: Gene Duplications and molecular characterization of PGI Genes // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1988. – Vol. 75, N 4. – P. 1169–1179.
31. Gottlieb L.D. Floral Pigmentation Patterns in *Clarkia* (Onagraceae) // Madroño: Published By: California Botanical Society. – 1989. – Vol. 36, N 1. – P. 1–8.
32. Sytsma K.J., Smith J.F. DNA and morphology: comparisons in the Onagraceae // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1988. – N 75. – P. 1217–1237.
33. Sytsma K.J., Smith J.F., Gottlieb L.D. Phylogenetics in *Clarkia* (Onagraceae): restriction site mapping of chloroplast DNA // Systematic Botany. – 1990. – Vol. 15. – P. 280–295.

34. Sytsma K.J., Smith J.F., Hoch P.C. A chloroplast DNA analysis of tribal and generic relationships within Onagraceae // American Journal of Botany. – 1991. – Vol. 78. – P. 222 (Abstract).
35. Sytsma K.J., Smith J.F. Molecular systematics of Onagraceae: examples from Clarkia and Fuchsia // P.S. Soltis, D.E. Soltis, and J.J. Doyle [eds.], Molecular systematics of plants. – 1992. – P. 295–323.
36. Lewis H., Raven P.H. New combinations in the genus *Clarkia* (Onagraceae) // Madroño. – 1992. – Vol. 39. – P. 163–169.
37. Hiorth G. Über Hemmungs systeme Bei *Godetia whitneyi* // MGG - Molecular and General Genetics. – 1948. – N 82 (1). – P. 12–63. – DOI: 10.1007/BF00308398.
38. Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // Evolution. – 1962. – Vol. 16. – P. 257–271.
39. Lewis H. The Origin of Diploid Neospecies in Clarkia // The American Naturalist. – 1973. – Vol. 107, N 954. – P. 161–170. – JSTOR, [www.jstor.org/stable/2459792](http://www.jstor.org/stable/2459792). (Accessed 3 Feb. 2021).
40. MacSweine J., Raven P., Thorp R. Comparative behavior of bees and Onagraceae. IV Clarkia of bees the western United States // Univ. of Calif. Publ. – 1973. – Vol. 70. – P. 1–80.
41. Floral Scent Production in *Clarkia* (Onagraceae) (I. Localization and Developmental Modulation of Monoterpene Emission and Linalool Synthase Activity) / E. Pichersky, R.A. Raguso, E. Lewinsohn, R. Croteau [Электронный ресурс]. – 1994. – Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC159695/pdf/1061533.pdf> (Accessed 3 Feb. 2021).
42. Gottlieb L.D. Electrophoretic analysis of the phylogeny of the self-pollinating populations of *Clarkia xantiana* // Pl Syst Evol. – 1984. – Vol. 147. – P. 91–102.
43. Soltis P.S., Soltis D.E. Gottlieb L.D. Phosphoglucosyltransferase Gene Duplications in *Clarkia* (Onagraceae) and Their Phylogenetic Implications // Evolution. – 1987. – Vol. 41, N 3. – P. 667–671. – [www.jstor.org/stable/2409269](http://www.jstor.org/stable/2409269).
44. Holsinger K.E., Gottlieb L.D. By the American Society of Plant taxonomists isozyme Variability in the Tetraploid *Clarkia gracilis* (Onagraceae) and its Diploid Relatives // Systematic Botany. – 1988. – Vol. 13, N 1. – P. 1–6.
45. Gottlieb L., Ford V. Genetic studies of the pattern of floral pigmentation in *Clarkia gracilis* // Heredity. – 1988. – Vol. 60. – P. 237–246.
46. Precise spatio-temporal regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway leads to petal spot formation in *Clarkia gracilis* (Onagraceae) / R.M. Talline, J.J. Berg, S. Blinka, M.D. Rausher, D.A. Baum // The New Phytologist. – 2013. – Vol. 197, N 3. – P. 958–969.
47. Talline R.M., Peng J., Rausher M.D. How petals change their spots: cis-regulatory re-wiring in *Clarkia* (Onagraceae) // The New Phytologist. – 2017. – Vol. 216, N. 2. – P. 510–518.
48. Lin R.C., Rausher M.D. R2R3 MYB genes control petal pigmentation patterning in *Clarkia gracilis* ssp. *sonomensis* (Onagraceae) // New Phytol. – 2021. – Vol. 229. – P. 1147–1162. (Accessed 8 Feb. 2021) <https://doi.org/10.1111/nph.16908>.
49. Knies J.L., Delesalle V.A., Cavaliere A.R. Seed Mass and Morphology in Outcrossing and Selfing Species of *Clarkia* (Onagraceae): An SEM Study // International Journal of Plant Sciences. – 2004. – Vol. 165, N 1. – P. 85–96.
50. Moeller D.A., Geber M.A. Ecological context of the evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*: population size, plant communities, and reproductive assurance // Evolution. – 2005. – Vol. 59, N 4. – P. 786–799.
51. Frequency-dependent pollinator foraging in polymorphic *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana* populations: implications for flower colour evolution and pollinator interactions / V.M. Eckhart, N.S. Rushing, G.M. Hart, J.D. Hansen [Электронный ресурс]. – 2006. – Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2006.14289.x> (Accessed 3 Feb. 2021).

52. Briscoe R.D., Runquist I., Moeller D.A. Resource reallocation does not influence estimates of pollen limitation or reproductive assurance in *Clarkia xantiana* subsp. *parviflora* (Onagraceae) // Am. J. Bot. – 2013. – Vol. 100, N 9. – DOI: 10.3732/ajb.1300050.
53. Smith-Huerta N.L., Huerta A.J. Floral biology and the evolution of selfing in natural populations of *Clarkia tembloriensis* Vasek (Onagraceae) // The Journal of the Torrey Botanical Society. – 2015. – Vol. 142, N 3. – P. 240–248.
54. James R.M., Geber M.A., Toews P.L. Quantitative Amplicon Sequencing for Meta-DNA Analysis Reveals Patterns in Pollen Use by Bees. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.04.14.041814v1.full.pdf+html> (Accessed 5 Feb. 2021) DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.04.14.041814>.
55. Moore D.M., Lewis H. The evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana* // Evolution. – 1965. – Vol. 1, N 1. – P. 104–114. – <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01695.x>Citations

## REFERENCES

1. Levis H., Chromosome phylogeny and habitat preference of *Clarkia*, *Evolution*, 1953, Vol. 7, pp. 102–109.
2. Munz P.A., Hitchcock C.L., A Study of the Genus *Clarkia*, with Special Reference to Its Relationship to *Godetia*, *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1929, Vol. 56, No. 4, pp. 181–197.
3. Hitchcock C.L., Revision of North American Species of *Godetia*, *Botanical Gazette*, Published By: The University of Chicago Press, 1930, Vol. 89, No. 4 (Jun., 1930), pp. 321–361.
4. J. M. C., Synopsis of *Godetia*, *Botanical Gazette*, 1908, Vol. 45, No. 3, P. 214–214, JSTOR, [www.jstor.org/stable/2467128](http://www.jstor.org/stable/2467128). (Accessed 01 Feb. 2021).
5. *Godetsiya: spravochnik tsvetovoda* (Year: Flower Reference), Moskow: Kolos, 1971, pp. 92–93.
6. Poletiko O.M., Mishenkova A.P., *Dekorativnye travyanistyie rasteniya otkrytogo grunta: Spravochnik po nomenklature rodov i vidov* (Decorative herbaceous plants of open soil: Handbook on the nomenclature of childbirth and species), Leningrad: Nauka. Leningr. otd-nie, 1967, 208 p.
7. Genie data base: <https://www.upov.int/genie/en/details.xhtml?cropId=1353>
8. Grosse F.E. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Onagraceen, einschliesslich besonderer Berücksichtigung der Entwicklung und des anatomischen Baues der Vegetationsorgane von Trapanatans*, Publication info: Dresden, C.R. Gärtner'sche Buchdruckerei, 1895, pp. 30–34.
9. Nelson A., Macbride J.F., Western Plant Studies, *Botanical Gazette*, Published by: The University of Chicago Press, 1918, Vol. 65, No. 1 (Jan., 1918), pp. 58–70 (13 pages).
10. Lewis H., Lewis M.E., The mechanism of evolution in the genus *Clarkia*, *Evolution*, 1955, Vol. 8(1), No. 20, pp. 251–392.
11. Lewis H., Poberts M.R., The origin of *Clarkia lingulata*, *Evolution*, 1956, No. 10, pp. 126–138.
12. Grant V. *Evolutsionnyy protsess* (Evolutionary process): <http://evolution.powernet.ru/library/grant/intro.html>.
13. Munz Ph., Keck D.D., *A California Flora: University of California Press*, Berkeley Los Angeles, London, 1973, pp. 923–961.
14. Jepson M. *Higher plants of California*, Editor by J.C. Hickman: University of California Press. Berkeley Los Angeles, London, 1993, pp. 786–793.
15. Hiorth G., Zur Genetik und Systematik der Gattung *Godetia*, *Z. Ver-erbungslehre*, 1941, No. 79, pp. 199–219.
16. Hiorth G., Eine Serie multipler Allele für Blütenzeichnungen bei *Godetia amoena*, *Hereditas*, 1940, No. 26, pp. 441–453.
17. Rasmuson H., Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia* – Arten und ihrer Bastarde, *Hereditas*, Vol. II, 1921, pp. 248–280.



18. Chittenden R.J., Notes on species crosses in *primula*, *godetia*, *nemophila*, and *phacelia*, *Journ. of Gen.*, 1928, No. 19, pp. 285–314.
19. Ford V.S., Gottlieb L.D., Reassessment of Phylogenetic Relationships in *Clarkia* Sect. *Sympherica*, *American Journal of Botany*, 2003, Vol. 90, No. 2, pp. 284–292.
20. Hakansson A., Zur Zytologie von *Godetia* Arten und Bastarden, *Hereditas*, 1925, No. 27 (3–4), pp. 319–336.
21. Levis H., Raven P.H., Rapid evolution in *Clarkia*, *Evolution*, 1958, No. 12, pp. 319–336.
22. Snow's R., Chromosomal differentiation in *Clarkia dudleyana*, *American Journal of Botany*, 1960, Vol. 47, No. 4, pp. 302–309.
23. Bartholomew B., Eaton L.C., Raven P.H., *Clarkia rubicunda*: A Model of Plant Evolution in semiarid regions, *Evolution*, 1973, Vol. 27, No. 3, pp. 505–517, DOI: 10.1111/j.1558-5646.1973.tb00698.x. PMID: 28564916.
24. Gottlieb L.D., Enzyme differentiation and phylogeny in *Clarkia franciscana*, *C. rubicunda* and *C. amoena*, *Evolution*, 1973, Vol. 27, pp. 205–214.
25. Gottlieb L.D., Edwards S.W., An electrophoretic test of the genetic independence of a newly discovered population of *Clarkia franciscana*, *Madroño*, 1992, Vol. 39, No. 1, pp. 1–7, [www.jstor.org/stable/41424881](http://www.jstor.org/stable/41424881). (Accessed 03. 02.2021).
26. Gottlieb L.D., Evidence for Duplication and Divergence of the Structural Gene for Phosphoglucosomerase in Diploid Species of *Clarkia*, *Genetics*, 1977, No. 86(2), pp. 289–307.
27. Gottlieb L.D., Weeden F., *Gene duplication and phylogeny in Clarkia*, Department of genetics, University of California, Davis, California, 1979, No. 33(4), pp. 1024–1039.
28. Gottlieb L.D., Higgins R.C., Evidence from subunit molecular weight suggests hybridization was the source of the phosphoglucose isomerase gene duplication in *Clarkia*, *Theoretical and Applied Genetics*, 1984, Vol. 68, pp. 369–373.
29. Jones T.W.A., Pichersky E., Gottlieb L.D., Activity in Ems-Induced Null Mutations of Duplicated Genes Encoding Phosphoglucose Isomerases in *Clarkia*, *Genetics*, 1986, Vol. 113, No. 1, pp. 101–114.
30. Gottlieb L.D., To Ards molecular genetics in *Clarkia*: Gene Duplications and molecular characterization of PGI Genes, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1988, Vol. 75, No. 4, pp. 1169–1179.
31. Gottlieb L.D., Floral Pigmentation Patterns in *Clarkia* (Onagraceae), *Madroño: Published By: California Botanical Society*, 1989, Vol. 36, No. 1, pp. 1–8.
32. Sytsma K.J., Smith J.F., DNA and morphology: comparisons in the Onagraceae, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1988, No. 75, pp. 1217–1237.
33. Sytsma K.J., Smith J.F., Gottlieb L.D., Phylogenetics in *Clarkia* (Onagraceae): restriction site mapping of chloroplast DNA, *Systematic Botany*, 1990, Vol. 15, pp. 280–295.
34. Sytsma K.J., Smith J.F., Hoch P.C., A chloroplast DNA analysis of tribal and generic relationships within Onagraceae, *American Journal of Botany*, 1991, Vol. 78, pp. 222.
35. Sytsma K.J., Smith J.F., Molecular systematics of Onagraceae: examples from *Clarkia* and *Fuchsia*, *Molecular systematics of plants*, 1992, pp. 295–323.
36. Lewis H., Raven P.H., New combinations in the genus *Clarkia* (Onagraceae), *Madroño*, 1992, Vol. 39, pp. 163–169.
37. Hiorth G., Über Hemmungs systeme Bei *Godetia whitneyi*, *MGG – Molecular and General Genetics*, 1948, No. 82 (1), pp. 12–63, DOI: 10.1007/BF00308398.
38. Lewis H., Catastrophic selection as a factor in speciation, *Evolution*, 1962, Vol. 16, pp. 257 – 271.
39. Lewis H., The Origin of Diploid Neospecies in *Clarkia*, *The American Naturalist*, 1973, Vol. 107, No. 954, pp. 161–170, JSTOR, [www.jstor.org/stable/2459792](http://www.jstor.org/stable/2459792).
40. MacSwein J., Raven P., Thorp R., *Comparative behavior of bees and Onagraceae. IV Clarkia of bees the western United States. Univ. of Calif. Publ.*, 1973, Vol. 70, pp. 1–80.

41. Pichersky E., Raguso R.A., Lewinsohn E., Croteau R., *Floral Scent Production in Clarkia (Onagraceae) (I. Localization and Developmental Modulation of Monoterpene Emission and Linalool Synthase Activity)*, 1994: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC159695/pdf/1061533>.
42. Gottlieb L.D., Electrophoretic analysis of the phylogeny of the self-pollinating populations of *Clarkia xantiana*, *Pl Syst Evol*, 1984, Vol. 147, pp. 91–102.
43. Soltis P.S., Soltis D.E., Gottlieb L.D., Phosphoglucosyltransferase Gene Duplications in *Clarkia* (Onagraceae) and Their Phylogenetic Implications, *Evolution*, 1987, Vol. 41, No. 3, pp. 667–671, [www.jstor.org/stable/2409269](http://www.jstor.org/stable/2409269).
44. Holsinger K.E., Gottlieb L.D., By the American Society of Plant taxonomists isozyme Variability in the Tetraploid *Clarkia gracilis* (Onagraceae) and its Diploid Relatives', *Systematic Botany*, 1988, Vol. 13, No. 1, pp. 1–6.
45. Gottlieb L., Ford V., Genetic studies of the pattern of floral pigmentation in *Clarkia gracilis*, *Heredity*, 1988, Vol. 60, pp. 237–246.
46. Talline R.M., Berg J.J., Blinka S., Rausher M.D., Baum D.A., Precise spatio-temporal regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway leads to petal spot formation in *Clarkia gracilis* (Onagraceae), *The New Phytologist*, 2013, Vol. 197, No. 3, pp. 958–969.
47. Talline R.M., Peng J., Rausher M.D., How petals change their spots: cis-regulatory re-wiring in *Clarkia* (Onagraceae), *The New Phytologist*, 2017, Vol. 216, No. 2, pp. 510–518.
48. Lin R.C., Rausher M.D., R2R3 MYB genes control petal pigmentation patterning in *Clarkia gracilis* ssp. *sonomensis* (Onagraceae), *New Phytol*, 2021, Vol. 229, pp. 1147–1162, <https://doi.org/10.1111/nph.16908>.
49. Knies J.L., Delesalle V.A., Cavaliere A.R., Seed Mass and Morphology in Outcrossing and Selfing Species of *Clarkia* (Onagraceae): An SEM Study, *International Journal of Plant Sciences*, 2004, Vol. 165, No. 1, pp. 85–96.
50. Moeller D.A., Geber M.A., Ecological context of the evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*: population size, plant communities, and reproductive assurance, *Evolution*, 2005, Vol. 59, No. 4, pp. 786–799.
51. Eckhart V.M., Rushing N.S., Hart G.M., Hansen J.D., *Frequency-dependent pollinator foraging in polymorphic Clarkia xantiana ssp. xantiana populations: implications for flower colour evolution and pollinator interactions*, 2006: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2006.14289.x>.
52. Briscoe R.D., Runquist L., Moeller D.A., Resource reallocation does not influence estimates of pollen limitation or reproductive assurance in *Clarkia xantiana* subsp. *parviflora* (Onagraceae), *Am. J. Bot*, 2013, Vol. 100, No. 9, DOI: 10.3732/ajb.1300050.
53. Smith-Huerta N.L., Huerta A.J., Floral biology and the evolution of selfing in natural populations of *Clarkia tembloriensis* Vasek (Onagraceae), *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2015, Vol. 142, No. 3, pp. 240–248.
54. James R.M., Geber M.A., Toews P.L., *Quantitative Amplicon Sequencing for Meta-DNA Analysis Reveals Patterns in Pollen Use by Bees*: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.04.14.041814v1.full.pdf+html>, DOI: <https://doi.org/10.1101/2020.04.14.041814>.
55. Moore D.M., Lewis H., The evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*, *Evolution*, 1965, Vol. 1, No. 1, pp. 104–114, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01695.x>Citations