

## Эколого-биологические особенности репродукции интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L.

Т. В. ЕЛИСАФЕНКО

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолгинская, 101

### АННОТАЦИЯ

Изучали влияние климатических факторов, разного типа цветков и возраста популяции на морфологические признаки плодов и на семенную продуктивность у четырех интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* — *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana*. Для всех изученных видов характерно наличие двух типов цветков: хазмогамных и клейстогамных. Основной вклад в семенное размножение вносят плоды от клейстогамных цветков, которые в меньшей степени подвержены влиянию абиотических и биотических факторов. Лимитирующим фактором плодоношения хазмогамных цветков является температура.

Исследовали в 1993–1995 гг. морфологию плодов и семенную продуктивность у четырех редких сибирских видов рода *Viola* — *V. alexandrowiana* (W. Beck. Jus), *V. dactyloides* Roem. et Schult., *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz. в условиях Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Все виды интродуцированы с 1979 г. Г. П. Семеновой [1]. *V. incisa* включен в Красную книгу СССР и Красную книгу РСФСР, а также вместе с названными видами — в региональные списки [2–5].

*V. alexandrowiana* — эндемик Центральной Сибири с дизъюнктивным ареалом, вероятно, реликт неморальной флоры, произрастает в прирусловых лесах, приречных галечниках, на влажных склонах [4, 5]. *V. dactyloides* встречается в лиственных, светлохвойных лесах, в зарослях приречных кустарников, на каменистых склонах, в разреженных сосновых лесах, по железнодорожным насыпям, на лесных опушках, в горных лесах, трещинах скал, в местах выхода известняков, на скалистых обнажениях и сухих лугах [5–8]. *V. incisa* — эндемик Южной Сибири с дизъюнктивным ареалом, реликтового характера, приурочен к берегам озер, каменистым склонам и опушкам лесов, насыпям железных дорог [2, 5, 7]. *V. ircutiana* — эндемик Прибайкалья, произрастает в суходольных лесах, на степных и скалистых склонах.

Цветение хазмогамных цветков наблюдается обычно весной, для некоторых видов характерно вторичное цветение их осенью. Цветение и плодоношение видов продолжаются в течение всего вегетационного периода до заморозков. Основной вклад (до 97 %) в семенное размножение вносят плоды от клейстогамных цветков [10]. Изучали влияние климатических факторов, различного типа цветков и возраста популяции на морфологические признаки плодов и на семенную продуктивность. У *V. alexandrowiana* провели сравнение плодов и семенной продуктивности растений от двух экологически различных популяций: иркутской, произрастающей в лесу, в пойме р. Иркут, и бурятской, приуроченной к осыпям.

Определяли длину и ширину плода, диаметр чашечки, число семян и семяпочек, незавязавшие семена, общее число семяпочек, коэффициент завязывания семян в плоде, число плодов и семян, образованных за вегетационный период на одну особь. Исследовали пять популяций. Плоды собирали в 1993 г. в течение вегетационного периода через 7–14 дней по 12 сборов с каждой популяции. В 1994–1995 гг. провели три сбора плодов: 4–13.07, 12–14.08, 4–7.09. Плоды от хазмогамных и клейстогамных цветков для сравнительного изучения собирали в сентябре 1994 г.

Плоды собирали в утренние часы до раскрытия коробочек в боксы с влажной фильтроваль-

ной бумагой. Бюксы хранили при температуре 0–5 °С до подсчета семенной продуктивности. Результаты 20-кратной повторности обработали статистически [11]. Определили:  $M$  — среднюю арифметическую,  $m$  — ее ошибку,  $V$  — коэффициент вариации,  $t$  — коэффициент Стьюдента при 95 % уровне значимости, для степени свободы  $n = 38$ ,  $t = 2,03$ ;  $n = 4$ ,  $t = 2,8$ .

Плод видов рода *Viola* — паракарпная трехчленная одногнездная многосеменная коробочка с тремя париентальными плацентами, локулицидного типа [12, 13]. У *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa* — продолговато-эллипсоидальной формы, а у *V. irtutiana* — обратной-цевидной. У *V. alexandrowiana* и *V. incisa* плод гладкий светло-зеленого цвета, а у *V. dactyloides* и *V. irtutiana* — с неровной поверхностью зеленого цвета с мелкими розовато-фиолетовыми пятнами [14]. Коробочка всех исследуемых видов голая, длиной от 0,35 до 1,9 мм. По размерам плодов выделили три группы видов: крупноплодные виды — *V. dactyloides* 0,8–1,9 мм и *V. incisa* 0,7–1,5 мм, мелкоплодный вид *V. irtutiana* 0,4–0,8 мм и вид с промежуточными значениями длины плода *V. alexandrowiana* 0,55–1,1 мм (табл. 1). У крупноплодных видов основная масса семян располагается в верхней части плода, нижнюю занимают семяпочки, не завязавшие семена. Изученные виды по типу распространения семян относятся к диплохорам (баллисты и мирмикохоры) [15]. При созревании плод принимает вертикальное положение. При высыхании коробочка растрескивается на 3 части, каждая часть состоит из двух створок, которые после растрескивания коробочки сразу же схлопываются с разбрасыванием семян на расстояние до 2–3 м [15].

Плод от хазмогамных цветков имеет отогнутые у основания вниз чашелистики, между ними располагается шпорец, и на вершине прямой столбик. У плода от клейстогамных цветков все чашелистики прямые, на вершине плода небольшой изогнутый столбик.

Наличие двух типов цветков у видов рода *Viola* позволяет растениям закреплять в чистой линии (благодаря клейстогамии) вновь приобретенные качества (благодаря хазмогамии) и передавать их по наследству [16]. Кроме того, разное время заложения и развития генеративных органов приводит к одновременному и постоянному поступлению семян в почву и формированию семенного банка в почве. В связи с этим представляло интерес сравнение плодов от разного типа цветков. Можно выделить две группы ви-

дов: *V. irtutiana*, имеющий достоверное различие между плодами от разного типа цветков только по диаметру чашечки ( $t = 11,67$ ), и *V. incisa*, *V. dactyloides*, имеющие достоверные различия почти по всем признакам ( $t = 2,01$ – $7,08$ ). У *V. dactyloides* нет достоверных различий по длине плода ( $t = 0,8$ ) и по числу семян в плоде ( $t = 1,86$ ). Длина плода — наиболее стабильный признак, но его коэффициент вариации выше у плодов всех видов от хазмогамных цветков. Диаметр чашечки у всех видов больше у плодов от хазмогамных цветков. Число семян в плоде больше у плодов от клейстогамных цветков, коэффициент вариации числа семян в плоде выше в 2–4 раза у плодов от хазмогамных цветков у всех видов. У *V. dactyloides* и *V. incisa* общее число семяночек выше у плодов от хазмогамных цветков, а коэффициент вариации ниже, чем у плодов от клейстогамных цветков. У *V. irtutiana* — наоборот. Коэффициент завязывания семян — наиболее важный элемент семенной продуктивности, так как отражает жизнеспособность популяции. Он в 0,5–2 раза ниже у плодов от хазмогамных цветков и вариабельнее в 2–5 раз, чем у плодов от клейстогамных цветков. По данным Г. П. Семеновой [17], достоверность различий показателей признаков плода от разного типа цветка у *V. incisa* варьирует от года к году, что приводит к выводу об экотипической изменчивости плодов от разного типа цветков и отсутствия закономерного проявления генотипической изменчивости. Отношение диаметра чашечки к длине плода и отношение длины плода к ширине плода выше у плодов всех видов от хазмогамных цветков, что в какой-то степени обеспечивает защиту плода от влияния неблагоприятных факторов (температура, вредители и др.) на формирование семян и плода и позволяет образовывать большее число семяночек в плоде. Все это подтверждает чувствительность плодов от хазмогамных цветков к биотическим и абиотическим факторам (высокий коэффициент вариации признаков, небольшое число семян и низкий коэффициент завязывания семян в плоде) и адаптивное значение появления в эволюции клейстогамных цветков для семенного размножения.

Изучение цветения хазмогамных цветков видов рода *Viola* весной и осенью показало, что у всех цветущих видов коэффициент плодочветения выше во время осеннего цветения (табл. 2). По способу опыления хазмогамные цветки изучаемых видов относятся к энтомофильным. У таких видов репродуктивный успех зависит от степени синхронности цветения с пиком деятельности

Морфологические характеристики плодов интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* 1993–1995 гг., мм

Вид	Год	Диаметр чашечки			Диаметр плода			Ширина плода		
		М	± m	V, %	М	± m	V, %	М	± m	V, %
<i>V. alexandrowiana</i> , иркутская популяция	1993	1,40	0,07	9,23	0,78	0,03	6,08	0,42	0,01	4,76
	1994	1,56	0,02	1,70	0,90	0,01	2,56	0,48	0,01	3,16
	1995	1,51	0,05	6,17	0,83	0,03	7,29	0,42	0,01	4,76
<i>V. alexandrowiana</i> , бурятская популяция	1993	1,29	0,07	9,40	0,65	0,04	11,07	0,37	0,04	19,74
	1994	1,51	0,04	4,68	0,78	0,01	0,91	0,44	0,02	6,43
	1995	1,25	0,13	14,20	0,68	0,01	1,05	0,40	0,00	0,00
<i>V. dactyloides</i>	1993	1,59	0,08	8,81	1,18	0,04	6,38	0,74	0,00	0,78
	1994	1,62	0,05	4,82	1,24	0,00	0,46	0,79	0,02	3,67
	1995	1,52	0,11	12,56	1,22	0,1	14,73	0,74	0,04	8,54
<i>V. incisa</i>	1993	1,60	0,04	4,03	1,12	0,05	7,78	0,65	0,02	4,92
	1994	1,69	0,06	5,92	1,28	0,02	2,74	0,71	0,02	4,88
	1995	1,59	0,12	10,67	1,22	0,07	9,45	0,66	0,03	6,96
<i>V. irkutiana</i>	1993	1,18	0,08	11,48	0,57	0,03	8,04	0,44	0,01	2,64
	1994	1,13	0,06	8,84	0,55	0,02	6,56	0,45	0,01	4,66
	1995	1,02	0,04	7,38	0,57	0,01	2,70	0,43	0,01	4,88

Таблица 2

Коэффициент плодоцветения хазмогамных цветков интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* в 1994 г.

Вид	27.05–28.06		30.08–30.09	
	Число цветков	Коэффициент плодоцветения, %	Число цветков	Коэффициент плодоцветения, %
<i>V. alexandroviana</i>	Цветки замерзли		Нет цветения	
<i>V. dactyloides</i>	8	0	172	14,53
<i>V. incisa</i>	32	15,63	226	63,72
<i>V. irkutiana</i>	20	0	19	63,16

соответствующих насекомых [18], причем наложения цветения видов растений, имеющих одинаковых опылителей, снижают плодоцветение. Установлено, что на весеннее цветение оказывают влияние два основных фактора: поздние заморозки и отсутствие достаточного количества опылителей. Установлено, что поздние весенние и ранние осенние заморозки влияют на цветущие генеративные побеги или на сформированные бутоны хазмогамных цветков. М. В. Ракова [16] определила, что при неблагоприятной дождливой погоде и низких температурах закладываются преимущественно клейстогамные цветки. Этим можно объяснить отсутствие хазмогамных цветков у *V. alexandrowiana* осенью. У *V. dactyloides*, интродуцированного из Якутии, часто отсутствуют хазмогамные цветки весной (2–4 цветка на популяцию), и только в годы с особо теплой весной (1995) наблюдалось массовое цветение

хазмогамных цветков, однако плоды не завязались. Для этого вида характерно цветение хазмогамных цветков осенью с низким коэффициентом плодоцветения, причем образование плодов в основном происходит в цветках, которые не затеняются листьями розетки и находятся на более открытых участках поверхности земли, т. е. лимитирующим фактором плодоцветения осенью при благоприятных климатических условиях являются опылители. Температура воздуха влияла на характер цветения хазмогамных цветков как весной, так и осенью. Холодный сентябрь 1995 г. вызвал отсутствие хазмогамных цветков у *V. irkutiana*, у *V. dactyloides* и *V. incisa* цветки не завязали плодов. В течение 1993–1995 гг. у *V. alexandrowiana* хазмогамные цветки были только весной, у *V. irkutiana* — преимущественно весной, у *V. dactyloides* — преимущественно осенью, у *V. incisa* — в равной степени весной и осенью.

Изучение характеристик плодов от клейстогамных цветков в зависимости от климатических условий в 1993 г. показало отсутствие четкой зависимости этих признаков от температуры и осадков. Из изученных признаков наиболее стабильными оказались морфометрические признаки плода ( $V = 7-18\%$ ), наиболее вариabельным — число семяпочек, не завязавших семена ( $V = 40,06-269,53\%$ ). Наиболее стабильный коэффициент завязывания семян у *V. irtutiana* ( $V = 0,75-3,19$ ), наиболее вариabельный у *V. incisa* ( $V = 16,31-52,44\%$ ) и у *V. alexandrowiana* бурятской популяции ( $V = 10,41-54,02\%$ ). Г. П. Семенова [17] отметила, что наиболее стабильным признаком у *V. incisa* является коэффициент завязывания семян в плоде, менее вариabельны — мерные признаки и более вариabельны — счетные. Такая же закономерность отмечена нами. Кроме того, Г. П. Семенова [17] отметила в 1985 г. формирование мелких плодов *V. incisa* в начале и конце плодоношения. Наши исследования в 1993–1995 гг. показали наличие мелких плодов только в начале плодоношения у всех видов.

Сравнение плодов от клейстогамных цветков в 1994 и 1995 гг. по срокам созревания семян в период плодоношения у всех видов не выявило четкой зависимости характеристик плода от срока сбора. Морфометрические признаки наиболее стабильны у *V. alexandrowiana* ( $t = 0-3,92$ ), у остальных видов длина и ширина плода, диаметр чашечки зависят от срока сбора плодов ( $t = 0-6,38$ ). Элементы семенной продуктивности наименее вариabельны у *V. dactyloides* ( $t = 0,21-2,64$ ). В течение 1995 г. коэффициент завязывания семян достоверно не различался у *V. dactyloides* и *V. incisa*. В течение плодоношения в 1994, 1995 гг. общее число семяпочек в плоде варьировало, минимальные показатели отличались от максимальных в 2–3 раза: *V. alexandrowiana* (иркутская популяция) 30–57, 25–56; *V. alexandrowiana* (бурятская популяция) — 21–48, 15–46; *V. dactyloides* — 25–61, 21–68; *V. incisa* — 43–47, 39–64; *V. irtutiana* — 21–45, 24–55.

Сравнение среднегодовых показателей признаков плода в 1993–1995 гг. (табл. 1, 3) показало, что длина и ширина плода, диаметр чашечки достоверно не различались только у *V. irtutiana* и *V. dactyloides* ( $t = 0-1,79$ ). У *V. incisa* в 1993 и 1994 гг. достоверно различалась лишь длина плода ( $t = 2,97$ ). Элементы семенной продуктивности не зависели от условий года у всех видов, несмотря на резкое различие погодных условий в течение трех лет. Только у *V. alexandrowiana* и

только число семян в плоде достоверно различались в 1994 и 1995 гг. ( $t = 3,03$ ).

Сравнение элементов семенной продуктивности природных [6, 9] и интродуцированных популяций показало, что *V. alexandrowiana* и *V. dactyloides* имели большее число семян в плоде и общее число семяпочек в плоде в условиях интродукции (в природных популяциях: *V. alexandrowiana* 19,13–24,41 и 35,5–28,05; *V. dactyloides* 28,59 и 30,9 соответственно); у *V. irtutiana* наблюдалось почти такое же число семян в плоде, как и в природных условиях (до 32 семян); коэффициент завязывания семян в природных условиях был выше у *V. dactyloides* (92,63%) и немного меньше у *V. alexandrowiana* (33,87–94,13), чем в условиях интродукции.

Показатели семенной продуктивности популяций летнего и осеннего посева 1993 г. при сборе плодов осенью 1994 г. достоверно различались как между собой, так и между многолетними популяциями по различным показателям без четкой закономерности. Почти все показатели больше у популяции осеннего посева, чем у летнего (кроме коэффициента завязывания семян). Все морфологические показатели у многолетних популяций по сравнению с однолетними либо равны, либо имеют промежуточные значения. Число семян в плоде у всех видов (кроме *V. alexandrowiana* иркутской популяции), общее число семяпочек у всех видов, а коэффициент завязывания семян только у *V. dactyloides* меньше у многолетних популяций.

Сравнительное изучение двух популяций *V. alexandrowiana* показало, что у иркутской популяции все показатели признаков выше, чем у бурятской, и достоверно различаются в течение всего периода плодоношения ( $t = 3,0-14,49$ ). Только в начале сезона по длине плода и общему числу семяпочек в плоде нет достоверных различий ( $t = 0,03-1,38$ ). Коэффициент Стьюдента в течение исследуемого периода имел 2 максимума и 3 минимума почти по всем признакам. По нашим наблюдениям, максимальное межпопуляционное различие вызвали неблагоприятные климатические условия (низкая температура, высокая или низкая влажность). Иркутская популяция оказалась более устойчивой к неблагоприятным условиям. Среднегодовые показатели двух популяций достоверно различались в 1993–1995 гг. по длине плода ( $t = 2,6-8,48$ ), в 1993 г. по коэффициенту завязывания семян в плоде ( $t = 3,06$ ), в 1994 и 1995 гг. достоверное различие было по числу семян ( $t = 2,42$ ,  $t = 7,22$ ) и общему числу семяпочек в плоде ( $t = 5,29$ ,  $t = 12,22$ ), а в 1995 г.

Семенная продуктивность интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* в 1993–1995 гг.

Вид	Год	Число семян в плоде			Общее число семяпочек в плоде			Коэффициент завязывания семян в плоде		
		M	± m	V, %	M	± m	V, %	M	± m	V, %
<i>V. alexandrowiana</i> , иркутская популяция	1993	35,78	9,82	15,82	37,72	2,84	13,04	93,92	2,40	4,42
	1994	34,92	3,74	18,54	41,97	1,28	5,30	82,27	9,12	19,20
	1995	39,62	2,55	11,13	43,53	0,50	2,01	91,52	5,27	9,98
<i>V. alexandrowiana</i> , бурятская популяция	1993	22,69	2,86	21,84	33,64	5,56	18,33	56,65	11,61	35,48
	1994	25,30	1,35	7,55	31,57	1,49	6,65	80,40	6,77	11,90
	1995	21,20	0,05	0,33	30,63	0,93	4,27	71,14	2,31	4,58
<i>V. dactyloides</i>	1993	35,93	1,46	7,04	42,64	1,43	5,79	84,42	3,65	7,48
	1994	33,81	2,22	11,37	43,48	2,07	8,26	77,39	2,25	5,03
	1995	35,99	2,78	13,35	44,70	0,87	3,22	81,13	5,13	10,95
<i>V. incisa</i>	1993	37,54	1,7	7,82	52,17	0,56	1,86	73,27	3,21	7,58
	1994	43,20	2,05	8,23	56,95	1,98	6,03	75,72	1,49	3,40
	1995	38,63	2,01	8,99	58,01	5,88	17,56	70,11	3,71	9,17
<i>V. irkutiana</i>	1993	34,46	1,30	6,54	37,27	1,99	9,29	92,68	1,48	2,77
	1994	29,63	3,24	18,96	32,49	2,14	11,43	90,46	4,44	8,50
	1995	33,55	1,23	6,34	36,45	1,97	9,36	92,29	1,86	3,50

и по коэффициенту завязывания семян в плоде ( $t = 3,54$ ).

У всех изученных видов *Viola* отмечено образование четырехчленных коробочек, которые появлялись в середине июля. В течение сезона процент аномальных коробочек изменялся:

*V. dactyloides* — 0,64–4,32 %, *V. incisa* — 0,56–3,31 %, у *V. alexandrowiana* и *V. irkutiana* четырехчленность плода встречалась изредка. По нашим наблюдениям, понижение температуры воздуха стимулировало образование аномальных коробочек.

В 1995 г. для двухлетних растений было определено число плодов и семян на одно растение, что составило соответственно для каждого вида: *V. alexandrowiana* (бурятская популяция) — 83,6 плода и 1990,08 семян; *V. alexandrowiana* (иркутская популяция) — 69,82 и 2567,28; *V. irkutiana* — 33,8 и 1100,08; *V. incisa* — 12,44 и 494,99; *V. dactyloides* — 7,59 и 267,50. Низко-

рослые многопобеговые виды *V. alexandrowiana* и *V. irkutiana* оказались многоплодными, а высокорослые малопобеговые виды *V. dactyloides* и *V. incisa* — малоплодными.

Семенное размножение изученных видов рода *Viola* в основном идет за счет плодов от клейстогамных цветков. Плодоношение хазмогамных цветков в большей степени подвержено влиянию абиотических и биотических факторов, чем клейстогамных. Лимитирующим фактором плодоцветения хазмогамных цветков является температура: поздние весенние и ранние осенние заморозки подавляют хазмогамное цветение. Четкой зависимости от климатических факторов семенной продуктивности плодов от клейстогамных цветков не выявлено. Длина плода, число семян, коэффициент завязывания семян — наиболее стабильные признаки. Понижение температуры стимулирует появление аномалий у плодов от клейстогамных цветков.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Г. П. Семенова, Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика, т. 1, Краснодар, Изд-во КГУ, 1993, 95–98.
2. Красная книга СССР, т. 2, М., Лесн. пром-ность, 1984, 388.
3. Красная книга РСФСР, М., Росагропромиздат, 1988, 434.
4. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, Нуждаются в охране редкие и исчезающие растения Центральной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1979, 106–108.
5. Редкие и исчезающие растения Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 132–133.
6. Г. П. Семенова, М. М. Иванова, *Ботан. журн.*, 1988, 73:1, 135–146.
7. В. Л. Комаров, Е. Н. Клубукова-Алисова, Определитель растений Дальневосточного края, Л., Изд-во АН СССР, 1993, 761.
8. Н. С. Водопьянова, Флора Прибайкалья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978, 115–173.

9. М. М. Иванова, *Изв. СО АН СССР, Сер. биол.*, 1988, **14**:2, 17–23.
10. Г. П. Семенова, *Ботан. журн.*, 1991, **76**:4, 572–582.
11. Г. Н. Зайцев, *Математика в экспериментальной ботанике*, М., Наука, 1990.
12. Р. Е. Левина, *Плоды: морфология, экология, практическое значение*, Саратов, Приволжское кн. изд-во, 1967.
13. Э. Т. Артюшенко, Ал. А. Федоров, *Атлас по описательной морфологии высших растений*, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1986, 44–48.
14. А. С. Бондарцев, *Шкала цветов. (Пособие для биологов)*, М.-Л., 1954.
15. A. J. Beattie, S. N. Lyon, *Amer. J. Bot.*, 1975, **62**:7, 714–722.
16. М. В. Ракова, *Проблемы репродуктивной биологии семенных растений*, С-Петербург, 1993, 134–139.
17. Г. П. Семенова, *Бюл. Главн. бот. сада*, 1993, 168, 140–144.
18. Э. С. Терсхин и др., *Проблемы репродуктивной биологии семенных растений*, С-Петербург, 1993, 8, 76–100.