

Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L.

Т. В. ЕЛИСАФЕНКО

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

АННОТАЦИЯ

Редкие сибирские виды рода *Viola* имеют два типа цветка: хазмо- и клейстогамный. В 1993–1996 гг. изучались феноритмы интродукционных популяций. На формирование хазмогамных бутонов оказывают влияние длина фотопериода, температура, осадки, возраст растений и биотические факторы, а клейстогамных бутонов – в основном температура и осадки. Все виды весенне-цветущие. Начало наступления хазмогамного цветения определяется степенью сформированности бутона и суммой эффективных температур выше 5 °С.

Редкие сибирские виды рода *Viola* – *V. alexandrowiana* (W. Beck. Jus), *V. dactyloides* Roem. et Schult, *V. incisa* Turcz., *V. irtutiana* Turcz. включены в региональные списки редких и исчезающих растений Сибири [1, 2]. Все они интродуцированы в Центральном сибирском ботаническом саду Г. П. Семеновой [3]. Климатические условия природных местообитаний малб отличаются от условий в районе интродукции [4]. *V. alexandrowiana* интродуцирована из Иркутской области и Бурятии, *V. dactyloides* – из Якутии, *V. incisa* – с юга Красноярского края, *V. irtutiana* – из Иркутской области.

В 1993–1996 гг. изучали фено- и биологию цветения, семенную продуктивность, диссеминацию интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola*. Использовали общепринятые методики по фенологии [5], биологии цветения [6], семенной продуктивности [7], полученные данные обработаны методом математической статистики [8].

По классификации моделей побегообразования изучаемые виды относятся к двухосным моноподиальным розеточным растениям с полициклическими розеточными побегами [9]. Соцветие – фрондозная редуцированная кисть,

встроенная в скелетную ось, полителическое, интеркалярное. У *V. alexandrowiana* вегетативное ветвление обильное (10–16 побегов второго порядка), у *V. irtutiana* и *V. incisa* – менее обильное (4–8 побегов), у *V. dactyloides* – слабое (1–3 побега). Боковые побеги образуются из почек возобновления: у *V. alexandrowiana* и *V. irtutiana* с первого года жизни, у *V. dactyloides* и *V. incisa* – со второго. При повреждении главного побега боковые появляются из спящих пазушных почек. Боковые побеги имеют такое же строение, что и главный побег, и отличаются емкостью почки нарастания, которая у боковых побегов меньше, чем у главного. У изучаемых видов все почки открытого типа. Все виды имеют кистекорневую систему с ортотропным эпигеогенным корневищем с многочисленными придаточными корнями. Молодые контрактильные корни втягивают очередной прирост корневища на необходимую глубину. Все изучаемые виды – гемикриптофиты. По классификации И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой [10], их можно отнести к ризокаулофитам (к многолетнему главному корню добавляются подземные части побегов с некоторым количеством придаточных корней, отмирание идет от центра к периферии, отдельные

части растений после распада могут некоторое время жить самостоятельно). Главный корень развит слабо, отмирает в 1–2-й год жизни, и моноподиальное нарастание сменяется базисимподиальным, образуя многоглавый каудекс, который регулярно засыпается опадом. Кроме этого, у *V. dactyloides* и *V. irtutiana* образуются длиннокорневищные розеточные плагиотропные побеги, которые формируют на конце обычную для растений розетку. Эти виды можно отнести к вегетативно-малоподвижной жизненной форме, которая проявляется в неблагоприятных условиях, что отмечала для *V. rossi* М. В. Ракова [11].

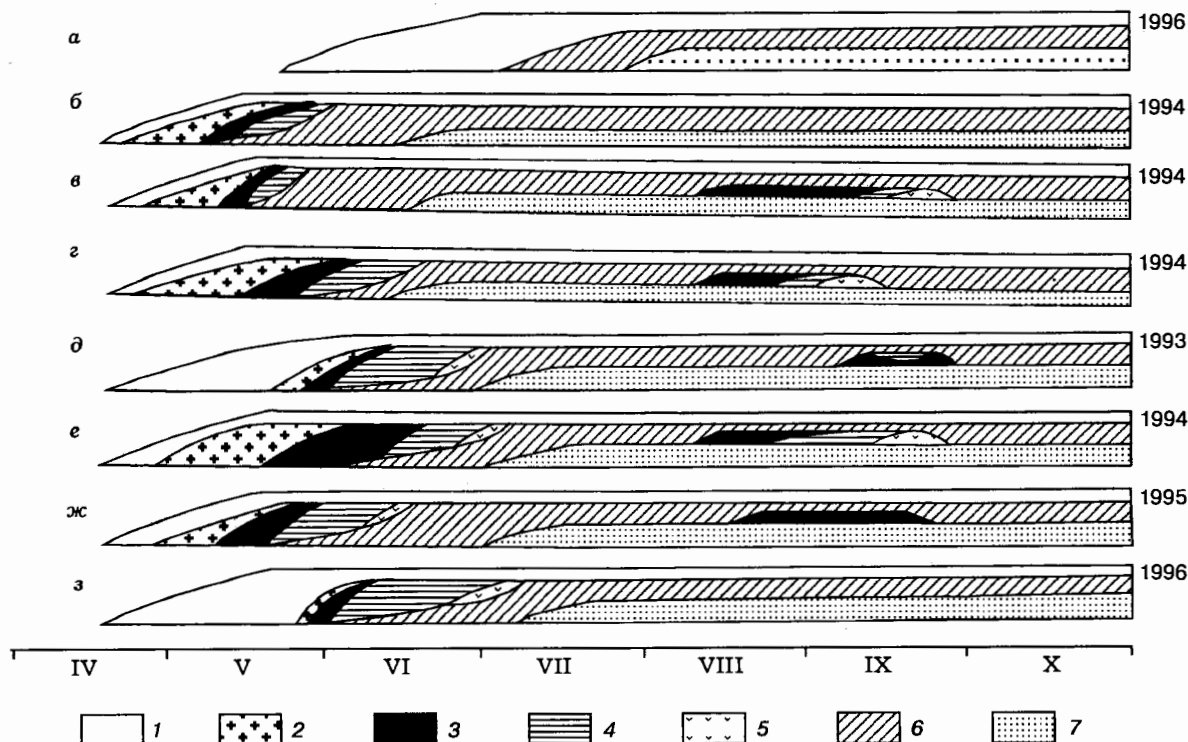
Все изучаемые виды рода *Viola*, как и большинство видов этого рода, имеют два типа цветков – клейсто- и хазмогамные. При благоприятных условиях реализуется хазмогамное цветение. У изучаемых видов в течение всего вегетационного периода присутствует клейстогамное цветение.

Клейстогамный бутон, цветок и плод имеют ряд характерных отличий от хазмогамного. Хаз-

могамный цветок приспособлен к опылению насекомыми. Опыление и оплодотворение происходят по общей схеме для видов рода *Viola* [12, 13]. Строение клейстогамного цветка (уменьшенный размер, отсутствие венчика и нектарников, редукция тычинок до двух, меньшее число пыльцевых зерен) гарантирует опыление и оплодотворение при меньших энергетических затратах [14].

Последовательность появления клейсто- и хазмогамных цветков зависит от возраста растений. Клейстогамные цветки образуются у молодых генеративных особей в пазухе 3–4-го листа на стадии 7–9-го листа. У *V. alexandrowiana* (см. рисунок, а) и *V. irtutiana* клейстогамные цветки появляются в июле, у

и *V. incisa* – в августе. Хазмогамные цветки закладываются летом в акропитальной последовательности в пазухе каждого листа по 1–5 на особь. В августе–сентябре при теплой погоде можно наблюдать хазмогамное цветение. В сентябре–октябре снова формируются клейстогамные цветки.



Фенологические спектры интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola*.

1 – вегетация, 2 – бутонизация хазмогамных цветков, 3 – цветение хазмогамных цветков, 4 – плодоношение хазмогамных цветков, 5 – диссеминация семян хазмогамных цветков, 6 – бутонизация, цветение и плодоношение клейстогамных цветков, 7 – диссеминация семян клейстогамных цветков; а, б – *V. alexandrowiana* (а – растения первого года жизни), в – *V. dactyloides*, г – *V. irtutiana*, д–з – *V. incisa*.

У средних генеративных особей в середине мая, в июне при теплой погоде первыми появляются хазмогамные цветки (см. рисунок, б-з). В конце июня, в период созревания их плодов, начинается цветение клейстогамных цветков, которое продолжается до заморозков. В августе-сентябре при благоприятных климатических условиях возможно вторичное хазмогамное цветение.

Продолжительность жизни хазмогамного цветка 7-10 дней. Вся популяция *V. dactyloides* весной цветет около 7 дней, *V. alexandrowiana*, *V. incisa*, *V. ircutiana* - 12-17 дней, осенью популяция *V. dactyloides* цветет 13-40 дней, *V. incisa* и *V. ircutiana* - 20-40 дней.

Изучаемые виды рода *Viola* относятся к весенне-цветущим видам. Почки возобновления полностью формируются осенью, поэтому дата начала цветения зависит лишь от температурного режима весной. Изучаемые виды зацветают раньше, чем начинается интенсивный рост листьев. Р. А. Карпионова предположила, что температурный порог роста у генеративных побегов ниже, чем у вегетативных [15].

Наблюдения 1993-1996 гг. показали зависимость начала цветения хазмогамных цветков от суммы положительных температур: чем больше сумма температур выше +5 °С на 1 мая и на 10 августа (см. рисунок, д-з и таблицу), тем раньше наступает цветение у видов, т. е. лимитирующим фактором хазмогамного цветения является температура. Нами установлено, что при поздних весенних и ранних осенних заморозках цветущие генеративные побеги и сформированные бутоны хазмогамных цветков погибают, так как почки открытые и защищены только полусгнившими остатками летних и осенних листьев. В течение вегетационного пе-

риода на интенсивность цветения и плодоношения как хазмогамных, так и клейстогамных цветков оказывают влияние среднесуточная температура и количество осадков. При хазмогамном цветении низкая температура и большое количество осадков значительно снижают цветение и плодоношение. Холодная осень 1996 г. вызвала отсутствие хазмогамных цветков у *V. dactyloides*, *V. incisa* и *V. ircutiana*. В 1993-1996 гг. у *V. alexandrowiana* хазмогамные цветки наблюдали только весной, у *V. ircutiana* - преимущественно весной, у *V. dactyloides* - преимущественно осенью, у *V. incisa* - в равной степени весной и осенью.

Высокая температура и отсутствие осадков оказывают отрицательное действие на данные виды. У изучаемых видов отмечается разная засухоустойчивость: *V. ircutiana* и *V. alexandrowiana* наиболее уязвимы, *V. incisa* и *V. dactyloides* - менее уязвимы. У *V. ircutiana* и *V. alexandrowiana* в засушливые дни поникшие листья обнажают центр розетки, что ведет к засыханию бутонов и цветков. У *V. dactyloides* придаточные корни обладают сильной контрактильной способностью, поэтому часть почек генеративных побегов находится под землей, т. е. имеются подземные цветки и плоды. Молодые особи первого года жизни лучше переносят неблагоприятные условия (длительное повышение температур и осенние заморозки).

У видов рода *Viola* некоторые исследователи отмечают несколько поколений листьев [16-18]. Они указывают, что хазмогамные цветки развиваются в пазухах короткочерешковых листьев, а клейстогамные - длинночерешковых. Нами не выявлено такой закономерности. Можно выделить две генерации листьев. Весенние закладываются осенью вместе

Начало цветения хазмогамных цветков сибирских видов рода *Viola* L. в зависимости от суммы температур, экспозиция ботанического сада, Новосибирск

Вид	Сумма температур выше 5 °С на 1.05				Сумма температур выше 5 °С на 10.08			
	1993	1994	1995	1996	1993	1994	1995	1996
	38	47	54	29	1572	1824	1651	1714
	Дата начала весеннего цветения				Дата начала осеннего цветения			
<i>V. alexandrowiana</i>	21.05	6.05	1.05	9.05	-	-	-	-
<i>V. dactyloides</i>	-	11.05	12.05	24.05	7.09	10.08	14.08	-
<i>V. incisa</i>	27.05	18.05	11.05	27.05	7.09	8.08	14.08	-
<i>V. ircutiana</i>	27.05	15.05	11.05	20.05	25.08	11.08	-	-

Примечание. Прочерк - цветения не было.

с хазмогамными бутонами. У *V. dactyloides* и *V. incisa* листья при хазмогамных цветках недоразвитые, в зачаточном состоянии, у *V. alexandrowiana* и *V. irtutiana* – ювенильного типа. Листья весенней генерации выполняют функцию защиты сформированных хазмогамных бутонов, так как почки генеративных побегов открытые. Недоразвитость листьев у весенних хазмогамных цветков можно объяснить неблагоприятным действием низких температур, особенно при неглубоком снежном покрове. Листья летней генерации развиваются вместе с клейстогамными цветками.

По способу опыления хазмогамные цветки изучаемых видов относятся к энтомофильным. У таких видов репродуктивный успех зависит от степени синхронизованности цветения с пиком деятельности опылителей [19]. Весной коэффициент плодотворения хазмогамных цветков ниже, чем осенью в период вторичного цветения, что, вероятно, зависит от отсутствия опылителей в прохладную раннюю весну. У *V. incisa* и *V. irtutiana* насекомые повреждают от 25 до 50 % хазмогамных цветков, прогрызая шпорец. Возможно, насекомых привлекает сильный аромат нектара этих видов. В клейстогамных цветках некоторых видов (особенно *V. incisa*) внутри завязи откладываются яйца долгоносики, семена служат пищей для личинок.

Период формирования плодов хазмогамных плодов 20–30 дней. Л. Н. Филиппова [20] такие виды относит к скороспелым. Основной вклад (до 97 %) в семенное размножение вносят плоды от клейстогамных цветков [4]. В 1993–1996 гг. у *V. alexandrowiana* семенное размножение осуществлялось только за счет семян от плодов клейстогамных цветков. Диссеминация от клейстогамных цветков у изучаемых видов наблюдается с июня по октябрь. Длительная репродукция в течение вегетационного сезона приводит к разновременному и постоянному пополнению семенного банка в почве.

Изучаемые виды диплохоры-баллисты и мирмекохоры [21]. При созревании плод принимает вертикальное положение. При высыхании коробочка растрескивается на три части, каждая состоит из двух створок, которые сразу после растрескивания схлопываются с разбрасыванием семян. В наших исследованиях наибольшую дальность полета семян от клейстогамных цветков показали крупноплодные

виды: *V. dactyloides* и *V. incisa* (до 3,5–4 м), а у мелкоплодных видов (*V. alexandrowiana* и *V. irtutiana*) семена рассеивались до 2,5 м. По-видимому, дальность полета семян зависит от размера плода, что определяет мощность схлопывания створок плода. Диссеминация у изучаемых видов начинается рано утром. Время начала растрескивания плода также зависит от размера плода. В нашем опыте растрескивание коробочек у мелкоплодных видов началось через 20 мин после сбора плодов, крупноплодным потребовалось более часа.

Изучаемые виды рода *Viola* могут уходить под снег на самых разных этапах развития: в фазе бутонизации, цветущими, с незрелыми плодами, со зрелыми плодами в вегетативном состоянии. Как указывает В. Н. Ворошилов [21], такой ритм развития растений связан с тропическим происхождением вида или рода.

Особенностью развития редких сибирских видов рода *Viola* является наличие двух типов цветков. Изучаемые виды являются, по классификации Ч. Дарвина [22] и G. Hackel [23], амфигамными, т. е. имеющими два типа цветка на одной особи. Некоторые авторы указывают, что клейстогамное цветение можно индуцировать [22, 24–26]. Выделяют основные факторы, индуцирующие клейстогамию: влажность почвы, температура воздуха, минеральное питание, продолжительность фотопериода, механическое повреждение. Некоторые авторы настаивают, что именно продолжительность фотопериода является определяющим фактором инициации типа цветения [16, 17, 27]. Наши наблюдения по фенологии и биологии цветения выявили у изучаемых видов двойственное отношение к длине фотопериода. Редкие сибирские виды рода *Viola* в фазе формирования хазмогамных бутонов можно отнести к длинно-короткодневной стенофотопериодической группе, в фазе формирования клейстогамных бутонов их можно отнести к нейтральной группе [28]. Возможно, это объясняется тропическим происхождением рода *Viola*. Центр происхождения рода – Южная Америка и Центральная Африка, где колебания длительности фотопериода в течение года незначительны и его продолжительность составляет около 12 часов. Большинство родов семейства *Violaceae* тропические, не имеющие клейстогамных цветков, и короткодневные. Нейтральное отношение к длине дня

клеистогамных цветков может быть результатом утраты фотопериодической чувствительности вследствие резкого изменения ареала данного рода или вида и их эволюции в новых условиях. Многие авторы отмечают образование клеистогамных цветков только при длинном фотопериоде [16, 17, 21, 27]. Наши исследования показали формирование клеистогамных бутонов у средних генеративных растений в течение всего вегетационного периода. Фотопериодический контроль цветения является одним из регуляторов начала цветения, куда входят возрастной и температурный контроль, находящиеся в тесном взаимодействии [28]. У изучаемых растений первого года жизни первые цветки образуются после того, как сформируется определенное число вегетативных метамеров. Низкие ночные температуры в условиях короткодневного цикла задерживают формирование хазмогамных бутонов. М. В. Ракова [11, 18] определила, что при неблагоприятной дождливой погоде и низких температурах закладываются преимущественно клеистогамные цветки. Наши наблюдения подтверждают: несмотря на то что каждое растение имеет свою врожденную программу цветения, она может корректироваться уровнем освещенности, атмосферной влажностью и температурой воздуха [29].

Особенности прохождения фенофаз отражают процесс интродукционной адаптации растений. К сожалению, не исследована фенология видов рода *Viola* в природных условиях. По немногим литературным данным известно, что в условиях культуры для этих видов характерно отставание фенофаз в сравнении с природными популяциями [4, 30]. Несмотря на это, в районе интродукции изучаемые виды проходят все фазы короткого жизненного цикла, что позволяет их успешно интродуцировать.

По продукционной стратегии данные виды можно отнести к эксплорентам или рудералам (по Grino) [31], к видам неустойчивым в конкурентном отношении, но обладающим высоким продукционным потенциалом.

Итак, по-видимому, на особенности ритма развития редких сибирских видов рода *Viola* (осеннее хазмогамное цветение, уход под снег на разных этапах развития) оказывает влияние их тропическое происхождение. Для тропических растений, как отмечает В. Н. Ворошилов

[21], характерны цветение и плодоношение с первого года жизни до конца генеративного периода без перерывов. Все изучаемые виды при хазмогамном цветении относятся к весенне-цветущим, при благоприятных метеорологических условиях наблюдается вторичное цветение. Весеннее цветение непродолжительное (7–17 дней), осеннее – длительное (13–40 дней). Размножение происходит преимущественно семенами от клеистогамных цветков, которые присутствуют в течение всего вегетационного периода. Это позволяет реализовать продукционную стратегию видов в условиях интродукции. На формирование хазмогамных бутонов оказывают влияние длина фотопериода, температура, осадки, возраст растений и биотические факторы, на формирование клеистогамных бутонов – в основном температура и осадки. Таким образом, каждая особь представляет как целостная биологическая система, способная к морфологической ответной реакции на внешние условия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, Нуждаются в охране редкие и исчезающие растения Центральной Сибири, Новосибирск, 1979, 106–108.
2. Редкие и исчезающие растения Сибири, Новосибирск, 1980, 132–133.
3. Г. П. Семенова, Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика, Краснодар, 1993, 1, 95–98.
4. Г. П. Семенова, *Ботан. журн.*, 1991, **76**: 4, 572–582.
5. И. Н. Бейдеман, Полевая геоботаника, М.–Л., 1960, 2, 333–368.
6. А. Н. Пономарев, Там же, М., 9–19.
7. Т. А. Работнов, Там же, 20–40.
8. Н. А. Плохинский, Алгоритмы биометрии, М., 1980, 152.
9. Т. И. Серебрякова, Т. В. Богомолова, *Ботан. журн.*, 1984, **69**: 6, 729–741.
10. И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова, Там же, 1972, **57**: 5, 417–433.
11. М. В. Ракова, Вопросы биологии семенного размножения, Ульяновск, 1988, 94–102.
12. А. Я. Имханицкая, *Жизнь растений*, М., 1981, 5: 2, 40–45.
13. В. А. Верещагина, *Ботан. журн.*, 1980, **65**: 8, 1147–1156.
14. D. W. Schemske, *Ecology*, 1978, 59, 596–613.
15. Р. А. Карпизонова, *Бюлл. ГБС*, 1976, 99, 10–16.
16. G. Borstrom, *Nature*, 1939, **144**: 3646, 514–515.
17. L. T. Evans, *Ibid.*, 1956, **178**: 4545, 1301.
18. М. В. Ракова, Биология редких видов растений запovedника "Кедровая падь", Владивосток, Дальнаука, 1992, 19–34.

19. Э. С. Терехин и др., Проблемы репродуктивной биологии семенных растений, С-Петербург, 1993, 8, 76–100.
20. Л. Н. Филиппова, Ботанические исследования за полярным кругом, Л., 1987, 23–42.
21. В. И. Ворошилов, Ритм развития растений, 1960, 136.
22. Ч. Дарвин, Соч., 1948, 7, 231–251.
23. В. А. Верещагина, Экология опыления, Пермь, 1976, 82–89.
24. J. C. Th. Uphof, *Bot. Rev.*, 1938, 1: 4, 21–49.
25. E. D. Donnelly, *Crop. Science*, 1979, 19: 4, 528–531.
26. E. M. Lord, *Bot. Rev.*, 1981, 47: 4, 421–449.
27. A. M. Mayers, E. M. Lord, *Amer. J. Bot.*, 1983, 70: 10, 1548–1555.
28. Н. П. Аксенова, Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова, Цветение и его фотопериодическая регуляция, М., 1973, 296.
29. Л. И. Томилова, Е. Ф. Королева, Экология опыления цветковых, Пермь, 1987, 6–23.
30. В. Н. Стародубцев, Ритмы сезонного развития растений в Приморье, Владивосток, 1980, 58–71.
31. Б. А. Юрцев, Жизненные формы в экологии и систематике растений, М., 1986, 9–23.

Ecology of Flowering of Introduced Rare Siberian Species of the Genus *Viola* L.

T. V. ELISAFENKO

Rare Siberian species of the genus *Viola* have two flower types: chasmo- and cleistogamous. In 1993–1996, phenorhythms of introduced populations were studied. The formation of chasmogamous buds is influenced by the length of the photoperiod, temperature, precipitations, the plants' age and the biotic factors, whereas that of cleistogamous buds is influenced mainly by the temperature and precipitations. All the species are spring-flowering. The beginning of chasmogamous flowering is determined by the degree of bud formation and by the sum of effective temperatures above 5 °C.