

## Особенности прорастания семян в разных экологических группах видов секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola* L. (Violaceae)

Т. В. ЕЛИСАФЕНКО

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

Статья поступила 29.12.2014

Принята к печати 20.01.2015

### АННОТАЦИЯ

Представлены результаты прорастания семян в разных экологических группах у 14 видов (22 популяций) секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola*. Определены условия прорастания семян, всхожесть, энергия прорастания и ее интенсивность, биологическая и интродукционно-рентабельная долговечность семян, период потери половины всхожести ( $P_{50}$ ). Семена большинства видов ксеромезофитов и мезофитов массово прорастают при температуре +23–25 °С в течение 10 дней. Для остальных видов этих экологических групп благоприятна холодная стратификация. Для гигромезофитов характерно растянутое прорастание семян (до двух месяцев). Семена петрофитов имеют неглубокий физиологический покой (B1). Семена остальных видов, как правило, не имеют покоя.

**Ключевые слова:** секция *Violidum*, подрод *Nomimium*, род *Viola*, биология прорастания, всхожесть, энергия прорастания, долговечность семян, экологические группы.

Исследование биологии прорастания семян – одно из основных направлений при изучении латентного периода. Полученные при этом результаты полезны как для практических целей, для создания и поддержания живых коллекций и семенного фонда, так и для решения вопросов теоретического характера – систематического и филогенетического направлений, выявления эволюционно-адаптационного потенциала рода в целом. Такие исследования проводятся давно, но касаются большей частью сельскохозяйственных, декоративных и лекарственных видов [Николаева, 1956, 1958, 1977; Жизнеспособ-

ность..., 1978; Telewski, Zeevaart, 2002; Ишмуратова, Ткаченко, 2009]. Особенности прорастания семян в связи с ареалом и происхождением рассматривались на примере рода *Euphytius* [Николаева, 1956], *Fraxinus* [Николаева, 1958], *Berberis* [Николаева, Алексеева, 1984], *Pinus* [Николаева, 1990], *Alnus* [Банаев и др., 2006]. Авторами отмечено, что для видов восточноазиатского ареала, как и для третичных реликтов, характерно отсутствие периода покоя у семян, для средиземноморских видов необходим период холодной стратификации. Изучение всхожести и продолжительности хранения семян в связи с

принадлежностью к экологической группе изучала А. А. Светлакова [2000] на примере рода *Delphinium*. Ею установлено, что наиболее высокие показатели всхожести и продолжительности хранения семян выявлены у ксерофитов, наименьшие – у мезофитов. Таким образом, эндогенные факторы, которые влияют на прорастание семян, связаны с филогенией рода и находят свое отражение в широте ареала и экологической приуроченности.

Сведения по биологии прорастания семян видов рода *Viola* L. малочисленны [Семенова 1987; Филиппова, 1987; Deno, 1998]. Долговечность семян, которая является важным признаком для характеристики биологии прорастания семян, определена только для *V. Wittrockiana* Gams как хозяйственная долговечность [Семена..., 1984].

Цель данной работы – выявить особенности прорастания семян видов секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola* L. в связи с принадлежностью к экологической группе и особенностями ареала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований явилась коллекция рода *Viola*, заложенная в 1978 г. в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск). В 2013 г. коллекция представлялась 56 видами 120 популяций. Самая многочисленная таксономическая группа среди видов этого рода – секция *Violidum* подрода *Nomimium*. В коллекции произрастает 14 видов (22 популяции) этой секции. Большинство изученных интродукционных популяций имеют природное происхождение и являются видами сибирской флоры (табл. 1). Исследованные виды принадлежат к разным экологическим группам: гигромезофиты (*V. selkirkii*), мезофиты (*V. dactyloides*, *V. czemalensis*), мезоксерофиты (*V. ircutiana*), ксеромезофиты (остальные виды). Из 14 видов четыре имеют узкую экологическую приуроченность и относятся к петрофитам и кальцефилам – *V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. milanae* (петрофиты), *V. jooi* (кальцефил). Ареал изученных видов различен (табл. 2). Наиболее узкие эндемики – *V. czemalensis* (эндемик Алтая) и *V. jooi* (эндемик Западной Европы),

наиболее распространенный вид – *V. selkirkii*. Шесть видов имеют восточноазиатский ареал – *V. dactyloides*, *V. gmeliniana*, *V. incisa*, *V. ircutiana*, *V. mandshurica*, *V. variegata*, причем у *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana* ареал – дизъюнктивный. *V. dissecta* – североазиатский вид. *V. milanae* и *V. alexandrowiana* являются гемизндемиками (Южная Сибирь и Восточная Сибирь соответственно). Названия таксонов даны в соответствии с классификацией В. В. Зуева [2012].

Опыт проводился с апреля 2011 г. по классическим методикам [Методические указания..., 1980; Флоря, 1987; Ишмуратова, Ткаченко, 2009] с модификацией для видов рода *Viola* [Елисафенко, 2012]. Использовали семена общего сбора (июль–сентябрь), в основном от плодов клейстогамных (автогамных) цветков, собранные с интродукционных популяций урожая 2000–2012 гг., которые хранились в комнатных условиях в бумажных пакетах. Семена проращивали свежесобранными (в течение недели после сбора), первого (3–8 месяцев) и второго годов хранения (15–20 месяцев).

Семена проращивали в чашках Петри диаметром 9 см, с комбинированным ложем (кварцевый песок и бумажный фильтр) в четырехкратной повторности по 100 шт. Комбинированное ложе замедляет потерю влаги, и на бумажном фильтре хорошо видны мелкие семена фиалок. Семена считали проросшими при наличии корешка, превышающего длину семени. Подсчет проросших семян проводили ежедневно в течение 10 дней от начала прорастания, затем – через день. Длительность опыта составляла не менее 30 дней.

Семена проращивали в лабораторных (комнатных) условиях, для которых характерны естественные суточные колебания температур (начало опыта – в марте при 25–28 °С). Для семян некоторых видов фиалок для прорастания требуется стратификация (холодная или двухступенчатая со сменой температур – тепловая и холодная) [Елисафенко, 2001]. В этом случае этап тепловой стратификации начинался в осенние или зимние месяцы, при этом семена помещали в климатокамеру с фотопериодом 16,5 ч и суточными колебаниями температуры, близки-

**Виды секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola* L.: происхождение и продолжительность нахождения в коллекции Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск)**

Вид	Происхождение	С какого года в коллекции
<i>V. alexandrowiana</i>	Республика Бурятия, г. Аршан, скалы	1986
(W. Becker) Juz.	Иркутская обл., 30 км от Иркутска на ю-з, с. Баклаши, правый берег р. Иркут, долинный смешанный лес	1979
<i>V. czemalensis</i> Zuev	Республика Алтай, Чемальский р-н, окрестности с. Еланда створ Катуньской ГЭС	2004
<i>V. cucullata</i> Ait	Италия от садоводов-любителей	2001
<i>V. dactyloides</i> Schultes	Республика Саха, Олекминский р-н, с. Чапаево, сосновый лес	1979
<i>V. dissecta</i> Ledeb.	Красноярский край, Шарыповский р-н, д. Ивановка, оз. Инголь, южный склон, разнотравный луг	1984
	Республика Алтай, Онгудайский р-н, левый берег р. Катунь между селами Купчегень и Иня, каменистый берег	2009
	Республика Алтай, Онгудайский р-н, устье р. Чуя, левый берег р. Катунь, галечник в пойме реки	2006
	Республика Алтай, Майминский р-н, г. Горно-Алтайск, г. Тугоя, лесопарковая зона	2009
<i>V. gmeliniana</i> Roem et Schultes	Иркутская обл., Республика Бурятия, окрестности с. Зун-Мурино, оспенный луг	2009
<i>V. incisa</i> Turcz.	Красноярский край, Шарыповский р-н, д. Ивановка, оз. Инголь, южный степной склон	1982
<i>V. ircutiana</i> Turcz.	Республика Бурятия, Тункинский р-н, с. Толгой, левый берег р. Хуря-Хобок, опушка березового леса, разнотравный луг	1986
<i>V. irinae</i> N. Zolot.	Новосибирская обл., Колыванский р-н, окрестности пос. Колывань, пойма Оби, окрестности дачного пос. Рыбачий, сосновый бор	1993
	Республика Алтай, Майминский р-н, г. Горно-Алтайск, г. Тугоя, лесопарк	2009
<i>V. jooi</i> Janka	Германия, г. Дрезден, ботанический сад	2003
<i>V. mandshurica</i> W. Beckr.	Коллекция ЦСБС лаб. Гербарий	2003
<i>V. milanae</i> Vl. Nikit.	Республика Тыва, Тес-Хемский р-н, окрестности с. Берт-Даг, долина р. Хыраалыг, пойма, галечник	2003
	Республика Алтай, Онгудайский р-н, долина р. Айгулак, каменистый крутой склон, степь	2001
<i>V. selkirkii</i> Pursh	Республика Бурятия, юго-восточное побережье Байкала, окрестности пос. Горячинска, пихтовый лес	2004
	Новосибирская обл., Академгородок, пос. Кирово, окрестности ЦСБС, склон оврага	2001
	Республика Хакасия, спуск с пер. Саянский, 800 м над ур. м., пойма р. Бол. Он, смешанный лес	2003
<i>V. variegata</i> Fisch. ex Link	Забайкальский край, Балейский р-н, д. Куникан, долина реки, степной каменисто-карбонатный склон	1981

ми к естественным условиям летнего периода (+27 °С в световой период и +17 °С в темный). Длительность первого этапа составляла один месяц. При втором этапе – холодной стратификации – семена помещали в холо-

дильную установку при температуре 4–6 °С от 1 до 3 месяцев.

Для обработки полученных результатов учитывали год сбора семян, срок хранения, режим опыта, дату начала и продолжитель-

Экологическая характеристика некоторых видов секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola* L.

Вид	Ареал	Экологическая группа, специализация
<i>V. alexandrowiana</i>	Эндемик Восточной Сибири	Мезофит, факультативный петрофит
<i>V. czemalensis</i>	Эндемик Алтая, юг Западной Сибири	Мезофит, петрофит
<i>V. cucullata</i>	Североамериканский: Канада	Ксеромезофит
<i>V. dactyloides</i>	Североазиатский с дизъюнктивным ареалом: вся Сибирь, Дальний Восток, Япония, Китай	Мезофит
<i>V. dissecta</i>	Североазиатский: вся Сибирь, Дальний Восток, Средняя Азия, Монголия, Китай	Ксеромезофит
<i>V. gmeliniana</i>	Восточноазиатский: Восточная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Манчжурия	То же
<i>V. incisa</i>	Восточноазиатский с дизъюнктивным ареалом: юг Сибири, средняя часть и юг Дальнего Востока	»
<i>V. ircutiana</i>	Восточноазиатский с дизъюнктивным ареалом: Восточная Сибирь, Дальний Восток	Мезоксерофит
<i>V. irinae</i>	Эндемик юга Западной Сибири	Ксеромезофит
<i>V. jooi</i>	Эндемик Западной Европы: Румыния, Украина.	Мезофит, кальцефил
<i>V. mandshurica</i>	Восточноазиатский: Амурская обл., Маньчжурия, Сахалинская обл.	Ксеромезофит
<i>V. milanae</i>	Эндемик Южной Сибири	Ксеромезофит, петрофит
<i>V. selkirkii</i>	Евразийско-североамериканский: вся Европа и Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Япония, Китай, Северная Америка	Гигромезофит
<i>V. variegata</i>	Восточноазиатский: Восточная Сибирь (Даурия), средняя часть и юг Дальнего Востока, Япония, Китай, Манчжурия, Корея	Ксеромезофит

ность опыта (дни), период до прорастания семян (дни), период прорастания (дни), всхожесть (%), энергию прорастания (%). Последнюю определяли на пятый день от начала прорастания семян. Кроме этого нами определялась интенсивность энергии прорастания (%) – процент из проросших семян на 5-й день от начала прорастания [Елисафенко, 2012]. Для характеристики долговечности семян определяли биологическую и интродукционно-рентабельную долговечность [Дорогина, Елисафенко, 2014], период падения всхожести семян на 50 % (период потери половины всхожести) –  $P_{50}$ . Последний признак считается важным для характеристики биологии прорастания семян [Стрельцов и др., 1988; Dowsett et al., 2012].

Результаты прорастания семян представлены в виде диапазона минимального и максимального значений, а сравнение признаков проводим по максимальным значениям.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Семенам большинства видов не требовалось стратификации, они проросли при комнатной температуре весной или в климатической камере в зимнее время, кроме видов *V. czemalensis*, *V. cucullata* и свежесобранных семян *V. incisa* и *V. jooi* (табл. 3). Для семян *V. czemalensis* и *V. cucullata* положительные результаты проращивания получены при переменном режиме температур: после тепловой стратификации (1 месяц) требовалась длительная холодная стратификация (2–3 месяца). Этот факт не объясняется недоразвитостью зародыша или незрелостью семян, так как свежесобранные семена этих видов имели хорошо развитые дифференцированные зародыши.

По динамике прорастания семян, исследованные виды можно разделить на 4 груп-

Характеристика прорастания семян секции *Violidum* подрода *Nomimium* рода *Viola*

Режим прора- щивания	Срок хранения семян, лет	Всхожесть, %	Период, дни		Энергия прорастания, %	Интенсивность энергии про- растания, %
			до прорас- тания	прорастания		
1	2	3	4	5	6	7
<i>V. alexandrowiana</i> (Республика Бурятия)						
32 Км	4	36-38	5	21	19-23	50-64
32 Км	3	38-49	4	5-20	27-41	81-100
32 Км	2	47-58	4	15-22	25-36	48-62
32 Км	1	67-76	4	9-22	45-67	67-92
32 Км	0	9-22	10-17	7-32	1-10	11-67
<i>V. alexandrowiana</i> (Иркутская обл.)						
32 Км	4	36-58	5-6	18-23	15-41	34-71
32 Км	3	26-38	5-6	11-23	6-22	16-73
32 Км	2	45-56	4-6	11-28	24-34	49-67
32 Км	1	56-80	4	11-28	40-73	71-94
55 Км	0	60-78	8-10	32-45	13-36	17-60
<i>V. czemalensis</i>						
50Км+66Х+20Км	4	8-11	117-119	4-14	1-10	13-100
50Км+66Х+20Км	3	32-44	115	5-12	27-43	82-98
50Км+66Х+20Км	2	37-58	115	12-14	28-48	76-83
50Км+66Х+20Км	1	39-71	115-117	7-12	35-36	81-97
<i>V. cucullata</i>						
40Км+216Х+18Км	5	0-5	5	3		
40Км+216Х+18Км	4	0				
40Км+216Х+18Км	3	8-27	7-258	2-253	8-27	100
40Км+216Х+18Км	2	30-84	5-7	251-254	30-84	100
40Км+216Х+18Км	1	90-98	5-15	245-262	90-98	98-100
30Х+80Т	1	0	-	-		
30Х+80Км	1	51	37	61	10	20
80Т	1	0	-	-		
80Км	1	17	16	63	6	35
40Км+216Х+18Км	0	94-97	11-257	4-250	89-97	94-100
<i>V. dactyloides</i> (Республика Саха)						
35Км	7	0-1	12	1		
35Км	6	1-7	8-10	5-9	1-7	50-100
35Км	5	47-68	5-6	10-14	42-51	72-89
35Км	4	67-83	4-5	25-28	58-76	87-92
35Км	3	87-90	4	11-18	82-84	91-97
35Км	2	74-94	4	21-28	67-85	87-91
35Км	1	94-99	3-5	6-18	91-96	96-97
35Км	0	68-100	4-9	3-12	4-99	4-100
<i>V. dissecta</i> (Красноярский край)						
38Км	8	33-36	7-9	13-22	17-26	50-72
38Км	7	19-34	8-9	18-26	11-16	41-63

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
38Км	6	33-65	6-8	15-28	12-36	23-55
38Км	5	63-74	7-9	17-30	20-51	30-73
38Км	4	84-90	4-5	13-21	71-84	84-93
38Км	3	90	6	26	82	91
38Км	2	96-100	4-6	16-28	75-91	75-93
38Км	1	96-100	3-6	10-17	79-92	82-98
38Км	0	85-100	4-10	10-22	19-91	20-91
38Км	0	89-100	4-8	24-37	52-89	55-89
<i>V. gmeliniana</i>						
50Км	2	68-100	3	2-39	50-100	69-100
50Км	1	94-96	3-4	7-37	90	94-96
<i>V. incisa</i> (Красноярский край)						
41 Км	9	0-1	29	1		
41 Км	8	7-17	13-19	15-21	2-9	18-53
41 Км	7	24-51	13-15	14-18	12-37	50-81
41 Км	6	75-79	12-13	10-17	56-72	75-91
41 Км	5	87-95	11-13	12-19	78-82	86-91
41 Км	4	71-98	11	7-23	66-93	92-97
41 Км	3	95-100	11	7-21	91-99	95-99
41 Км	2	68-100	11	6-27	59-100	87-100
41 Км	1	81-94	9-11	15-28	47-84	58-92
48Км+112Х+14Кл	0	56-63	26-139	5-118	54-63	95-100
30Км+100Х+14Кл	0	23-78	25-132	6-115	22-77	94-100
30Кл	0	66-72	5	9-16	56-59	79-85
<i>V. irtutiana</i>						
35Км	4	1-6	9-33	1-14	1-5	40-100
35Км	3	45-68	8-10	15-25	24-49	53-84
35Км	2	76-83	5-6	15-21	69-74	86-93
35Км	2	77-78	5-6	9-29	66-78	86-95
35Км	1	89-100	5	6-16	81-98	87-98
40Км	0	58-89	10	14-22	47-68	59-93
<i>V. irinae</i>						
60Км	4	55-67	5-7	32-41	26-30	39-53
60Км	3	84-95	4	21-37	62-76	74-80
60Км	2	66-77	4-6	39-41	40-52	53-79
60Км	1	95-100	3	24-32	92-95	94-98
60Км	0	99-100	9	12-15	53-86	53-85
<i>V. jooi</i>						
45Км	5	0-1	25	1		
45Км	4	23-43	6-7	22-39	6-21	19-58
45Км	3	40-49	3-5	13-40	32-43	67-95
45Км	2	12-19	6-11	26-34	1-10	6-53
45Км	1	34-41	5-13	24-34	2-14	6-34
80Км	1	0	-	-		
48Км+130Х+12Кл	0	87-99	18-31	152-166	86-97	98-100

1	2	3	4	5	6	7
<i>V. mandshurica</i>						
45Км	6	0-1	29	1		
45Км	5	0-3	33	2	2	67
45Км	4	56-58	7-11	32-36	6-12	11-21
45Км	3	81-97	5-6	19-37	57-83	70-87
45Км	2	95-100	5-6	26-37	70-81	73-81
45Км	1	90-99	3	13-35	84-93	88-98
80Т	1	2.22	76	1	2.22	
45Км	0	87-100	3-4	8-16	1-77	1-78
<i>V. milanae</i> (Республика Тыва)						
38Км	8	1	10-11	1	1	
38Км	7	0				
38Км	6	2-9	8-15	1-14	2-3	33-100
38Км	5	14-17	7-8	11-18	9-13	53-93
38Км	4	60-70	3-4	13-28	39-59	62-91
38Км	1	87.5	3	13	80	91
38Км	0	95-100	7-8	17-23	14-23	15-23
<i>V. milanae</i> (Республика Алтай)						
38Км	4	21-45	4	12-30	14-29	58-78
38Км	2	67-73	4-5	19-30	36-44	52-60
38Км	1	96-100	3-4	9-21	79-93	82-92
80Т	1	4	73	6	3	75
80Км	1	89	12	49	13	15
50Км	0	69-81	7-9	23-36	1-9	1-13
<i>V. selkirkii</i> (Республика Бурятия)						
60Км	5	0				
60Км	3	74-89	9	32-45	22-44	25-52
60Км	2	67-84	7-9	41-45	17-43	25-58
60Км	1	77-97	4-6	35-51	9-72	12-74
60Км	0	62-76	1-18	37-58	1-2	2-3
<i>V. selkirkii</i> (Новосибирская обл.)						
60Км	8	0				
60Км	7	0				
60Км	4	0-11	10-21	13-16	3-4	27-67
60Км	3	36-56	8-9	46-47	1-8	2-22
60Км	1	49-73	3-5	39-51	14-16	22-29
60Км	0	31-64	5-6	57-69	2	22
<i>V. variegata</i>						
35Км	6	0-1	6	1		
35Км	5	0-1	11	1		
35Км	4	13-24	7-13	20-26	5-8	24-46
35Км	3	85-95	5-6	14-28	39-64	46-67
35Км	2	89-96	4	23-29	62-79	69-88
35Км	1	98-100	4	7-26	85-92	85-94
35Км	0	100	10	16-20	14-34	14-34

Примечание. Км - комнатные условия; Т - термостат, Кл - климатокамера, Х - холодильная установка.

пы: 1) массовое прорастание при комнатной температуре – большинство видов секции *Violidum*; 2) растянутое прорастание при комнатной температуре – *V. selkirkii*; 3) единичное прорастание при тепловой стратификации, массовое прорастание после холодной (*V. cucullata*, свежесобранные семена и урожай отдельных лет *V. incisa* и *V. jooi*); 4) необходима двухступенчатая стратификация, единичное прорастание в холодильной установке, массовое – после холодной стратификации (*V. czemalensis*).

Период до начала прорастания зависит от срока хранения. У большинства видов самый короткий период наблюдался у семян первого года хранения и составил  $5 \pm 2$  дня, кроме *V. incisa* (10 дней) и *V. czemalensis* (115 дней). У свежесобранных семян этот показатель в 2 раза продолжительнее, чем у семян первого года хранения, за исключением *V. mandshurica*. Дальнейшее хранение семян не влияло на продолжительность периода до начала прорастания у пяти видов (*V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. cucullata*, *V. dissecta*, *V. irinae*). У других видов со сроком хранения этот показатель увеличивается в 2 раза (у *V. irtutiana* – на третий год хранения семян, у *V. mandshurica*, *V. selkirkii* и *V. variegata* – на четвертый, у *V. dissecta*, *V. milanae* – на пятый, у *V. dactyloides* – на шестой год). У *V. incisa* период до начала прорастания незначительно увеличивался с седьмого года хранения. У *V. jooi* на пятый год хранения он возрос в 2–5 раз. У свежесобранных семян гигромезофитов и мезофитов период до начала прорастания в 2–4 раза короче (от 4 до 9 дней) по сравнению с другими экологическими группами. У всех видов период до начала прорастания свежесобранных семян больше, чем у семян первого года хранения.

Семена большинства видов прорастали в течение 30 дней, за исключением *V. gmeliniana* и *V. selkirkii*, которым требовалось 40 и 70 дней соответственно. Период прорастания отличался между свежесобранными семенами и семенами первого года хранения только у шести видов. Для *V. alexandrowiana*, *V. irtutiana*, *V. jooi* и *V. milanae* период прорастания свежесобранных семян оказался длиннее в 2 раза и более, чем у семян первого года хранения, в 2 раза – для *V. dactyloides*, *V. irinae* и *V. mandshurica*. Свежесоб-

ранные семена *V. incisa* в разные годы прорастали при разных режимах, соответственно и период прорастания отличался. У остальных видов *V. cucullata*, *V. dissecta*, *V. selkirkii* и *V. variegata* эти показатели не отличались. Период прорастания семян после первого года хранения значительно не отличается у всех видов, кроме *V. selkirkii*, у которого он сокращается в 3 раза. Наибольшее значение отмечается у гигромезофита (*V. selkirkii*) – более 35 дней, семена видов остальных экологических групп прорастали в течение месяца.

Максимальная всхожесть семян первого года хранения у 10 видов из 14 исследованных достигала 90–100 % (*V. cucullata*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. gmeliniana*, *V. incisa*, *V. irtutiana*, *V. irinae*, *V. mandshurica*, *V. selkirkii*, *V. variegata*). Самое низкое значение у *V. jooi* – 40 %.

У пяти видов всхожесть свежесобранных семян оказалась ниже, чем у семян первого года хранения (*V. alexandrowiana* (Бурятия), *V. incisa*, *V. irtutiana*, *V. milanae* (Алтай), *V. selkirkii*), у шести видов эти показатели не отличались (*V. alexandrowiana* (Иркутск), *V. cucullata*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. irinae*, *V. mandshurica*, *V. variegata*).

У *V. jooi* при проращивании семян первого года хранения максимальная лабораторная всхожесть составила 40 %. Однако свежесобранные семена этого вида прорастали только после двухступенчатой стратификации, и всхожесть достигала 100 %. Отмечено, что у мезофитов и большинства ксеромезофитов наблюдались близкие показатели всхожести свежесобранных семян и семян первого года хранения, у кальцефила (*V. jooi*) всхожесть свежесобранных семян была выше, чем у семян первого года хранения, но требовался другой режим проращивания (см. табл. 3). У остальных экологических групп – мезоксерофиты (*V. irtutiana*), гигромезофиты (*V. selkirkii*), петрофиты (*V. alexandrowiana* и *V. milanae*) – всхожесть свежесобранных семян оказалась ниже, чем у семян первого года хранения.

У всех видов при длительном хранении семян всхожесть снижается. При сухом хранении в лабораторных условиях период падения всхожести на 50 % ( $P_{50}$ ) для семян *V. cucullata* составил 3 года, для большинства



изученных видов – *V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. ircutiana*, *V. jooi*, *V. selkirkii* (Новосибирская обл.), *V. variegata* – 4 года, для *V. dactyloides*, *V. irinae*, *V. mandshurica*, *V. milanae* (Тува) – 5 лет, для *V. dissecta* – 7 лет и для *V. incisa* – 8 лет. Период сохранения всхожести более 10 % (интродукционно-рентабельная долговечность) у большинства изученных видов соответствовал  $P_{50}$ , за исключением *V. dissecta*, у которого этот показатель превышал  $P_{50}$  на один год, и составил 8 лет. Сохранение всхожести более 0 % (биологическая долговечность) для пяти видов составило 4–5 лет – *V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. ircutiana*, *V. irinae*, *V. selkirkii* (Новосибирская обл.). Наибольшая биологическая долговечность обнаружена у *V. incisa* – 9 лет.

Таким образом, у ряда видов наблюдалось резкое падение всхожести до 0 % в течение 4–5 лет ( $P_{50}$  и биологическая долговечность совпадали). Остальные виды разделились на три группы: в первой биологическая долговечность наступала на следующий год после  $P_{50}$  (*V. jooi*, *V. mandshurica*, *V. dissecta*, *V. incisa*), во второй семена не проросли через 2 года после потери половины всхожести (*V. cucullata*, *V. variegata*, *V. dactyloides*), в последнюю группу входит *V. milanae*, чья биологическая долговечность составила 8 лет, через 3 года после потери половины всхожести. Нами не выявлена связь долговечности семян и  $P_{50}$  с экологической группой видов.

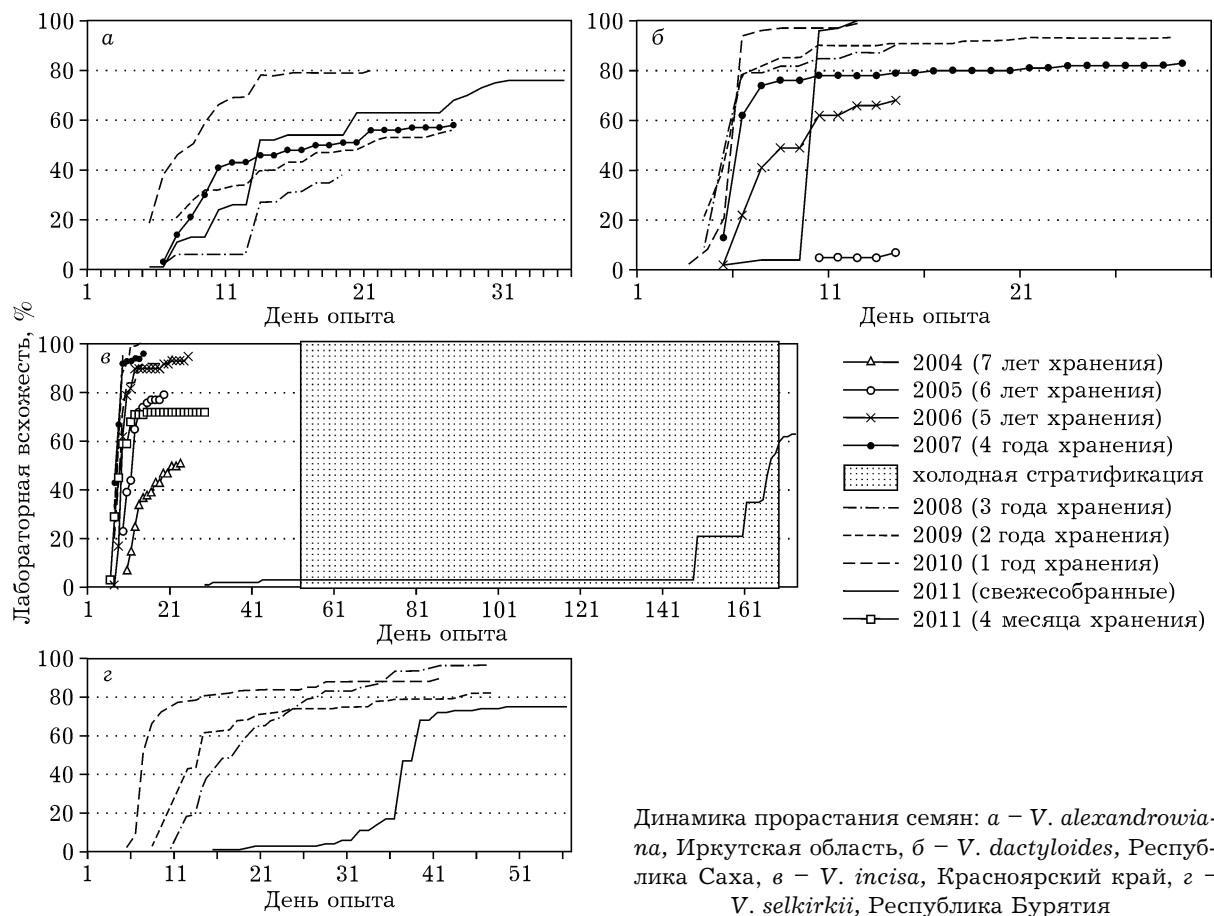
Энергия прорастания в зависимости от срока хранения семян изменялась так же, как и всхожесть (см. табл. 3). Для большинства видов энергия прорастания свежесобранных семян оказалась ниже, чем у семян первого года хранения. У *V. alexandrowiana*, *V. milanae*, *V. selkirkii* и *V. variegata* эти значения меньше в несколько раз. Только у трех видов – *V. cucullata*, *V. dactyloides* и *V. dissecta* – эти показатели близки. Интенсивность энергии прорастания, которая отражает динамику, для большинства изученных видов у свежесобранных семян меньше, чем у семян первого года хранения. Для многих из них эти показатели отличаются на 30 % и более. У *V. cucullata*, *V. dactyloides*, *V. ircutiana* динамика прорастания свежесобранных семян и семян первого года хранения не отличается. При длительном сухом хранении она видоспецифична. Так, ранее для *V. mirabilis* из секции

*Mirabiles* отмечена низкая изменчивость интенсивности энергии прорастания от срока хранения семян [Елисафенко, 2012]. Однако в секции *Violidum* мы наблюдаем незначительную изменчивость значений этого признака в зависимости от срока хранения (см. рисунок). Для *V. dactyloides* характерна наиболее типичная динамика прорастания семян. На примере *V. dactyloides*, *V. alexandrowiana*, *V. incisa* и *V. selkirkii* определялись среднее арифметическое значение, коэффициент вариации и диапазон значений для всхожести, энергия прорастания и ее интенсивность при длительном хранении в лабораторных условиях (табл. 4), а также выявлялись коэффициенты корреляции между этими признаками с учетом всех повторностей (табл. 5). Наибольшая изменчивость обнаружена для энергии прорастания. Несмотря на то, что коэффициент корреляции между энергией прорастания и интенсивностью энергии прорастания высок (0,48–0,92), у рассматриваемых четырех видов последний показатель менее зависит от срока хранения, как и динамика прорастания семян.

Итак, выявлены различия по энергии прорастания семян у всех экологических групп между свежесобранными семенами и семенами первого года хранения. Обнаружено, что у петрофитов и мезоксерофитов интенсивность энергии прорастания у семян первого года хранения выше, чем у свежесобранных. Гигромезофиты, мезофиты и ксеромезофиты не отличались по динамике прорастания.

Таким образом, у разных экологических групп выявлены отличия по периоду до начала прорастания семян, периоду прорастания семян, всхожести. Для гигромезофитов и мезофитов характерен короткий период до начала прорастания семян (4–9 дней), для остальных – более 10 дней. Семена *V. selkirkii* (гигромезофит) имеют специфическое длительное прорастание (70 дней), остальных видов – около 30 дней.

Представитель группы гигромезофитов – *V. selkirkii* – имеет самый широкий (евразийско-североамериканский) ареал среди изученных видов. Можно предположить, что растянутое прорастание обуславливает выживание проростков в неблагоприятных условиях и повышает вероятность произрастания в различных климатических зонах, при



Т а б л и ц а 4

Характеристика прорастания семян некоторых видов секции *Violidum*

	Всхожесть	Энергия прорастания	Интенсивность энергии прорастания
<i>V. alexandrowiana</i>			
$M \pm m$	52,4 ± 3,7	30,66 ± 3,6	58,0 ± 4,47
V, %	31,22	52,43	34,50
min – max	26–80	6–73	16–94
<i>V. dactyloides</i>			
$M \pm m$	71,9 ± 5,9	62,5 ± 6,1	87,1 ± 3,7
V, %	43,69	51,33	22,49
min – max	1–100	1–99	4–100
<i>V. incisa</i>			
$M \pm m$	72,1 ± 4,8	62,9 ± 5,1	80,0 ± 3,5
V, %	39,9	48,8	25,9
min – max	7–100	2–100	18–100
<i>V. selkirkii</i>			
$M \pm m$	64,1 ± 4,0	17,7 ± 3,4	26,5 ± 3,9
V, %	34,8	105,2	82,6
min – max	6–97	1–72	1,5–74

П р и м е ч а н и е.  $M$  – среднее арифметическое значение,  $m$  – его ошибка,  $V$  – коэффициент вариации, min – max – диапазон значений.

**Корреляция всхожести, энергии и интенсивности энергии прорастания при длительном хранении в лабораторных условиях**

	Объем выборки	Всхожесть – энергия прорастания	Энергия прорастания – интенсивность энергии прорастания	Всхожесть – интенсивность энергии прорастания
<i>V. alexandrowiana</i>	20	0,64	0,78	0,09
<i>V. dactyloides</i>	28	0,84	0,48	0,02
<i>V. incisa</i>	36	0,98	0,92	0,89
<i>V. selkirkii</i>	31	0,59	0,84	0,15

этом приуроченность к влажным местообитаниям дает оптимальный режим водообеспечения.

Отмечено, что для прорастания семян видов с экологической специализацией (петрофиты *V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. milanae* и кальцефил *V. jooi*) благоприятна холодная стратификация. В отдельные годы сбора урожая без холодной стратификации семена не прорастали, как и свежесобранные семена *V. jooi* и *V. incisa*. Все эти виды, кроме того что являются экологически специализированными, имеют узкий ареал. Все они – эндемики от узколокальных до региональных.

В целом для большинства видов секции *Violidum* наиболее высокие показатели изученных признаков характерны для видов группы ксеромезофитов. Следовательно, можно считать, что умеренно увлажненные условия являются наиболее оптимальными для рода. Механизмы адаптации для выживания растений к различным условиям влагообеспечения и эдафическому фактору обусловлены физиологическими процессами в период прорастания семян, например, для гигромезофитов и мезофитов – это отсутствие периода покоя семян, для петрофитов – наличие физиологического покоя у свежесобранных семян и у семян отдельных лет сбора, а также растянутое прорастание.

Таким образом, семена изученных видов не имеют покоя или имеют В1 (неглубокое, физиологическое торможение) по классификации М. Г. Николаевой [1977]. В. И. Ворошилов [1960] отмечает, что у видов тропического происхождения только что созревшие семена не имеют периода покоя и способны прорасти сразу после диссеминации. Дейст-

вительно, для многих изученных видов характерно прорастание семян от самосева с июня по сентябрь при благоприятных погодных условиях (высокая температура, умеренная влажность). Виды, свежесобранные семена которых не прорастали сразу, – это эндемики юга Сибири (*V. czemalensis* и *V. incisa*), эндемик Западной Европы (*V. jooi*) и североамериканский вид (*V. cucullata*). Выявлены специфические требования к прорастанию семян у видов *V. jooi* и *V. incisa*. Первый вид с узким ареалом, редкий для Европы, в природе встречается в Румынии и на Украине, кальцефил. Второй является редким для территории России, эндемик Южной Сибири. Свежесобранные семена этих видов не прорастали, им необходима холодная стратификация или хранение в лабораторных условиях в течение трех месяцев. При этом в отдельные годы (сбор семян 2013 г.) после хранения в лабораторных условиях также требовалась холодная стратификация, так как при проращивании в комнатных условиях выявлено единичное прорастание семян.

Среди изученных видов выделяется *V. incisa* (Красноярский край), у которого самая высокая биологическая долговечность (9 лет), и различаются режимы проращивания свежесобранных семян и семян длительного хранения. Нами выдвигалась гипотеза о гибридогенной природе этого вида [Елисафенко, 2009; Елисафенко, Жмудь, 2011]. Возможно, это объясняет полученные данные.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семена большинства изученных видов массово прорастали при температуре 25–28 °С. Семена видов *V. czemalensis*, *V. cucullata* и

свежесобранные семена *V. incisa* и *V. jooi* прорастали после двухступенчатой стратификации. Одноэтапный режим свидетельствует о тропическом происхождении рода. Необходимость холодной стратификации является свидетельством адаптации видов к условиям умеренных широт.

Период до прорастания для большинства видов у семян первого года хранения составил  $5 \pm 2$  дня, у свежесобранных семян он увеличился в 2 раза, и со сроком хранения удлинялся после трех лет хранения. Период прорастания семян большинства видов продолжался в пределах 30 дней. Максимальная всхожесть семян первого года хранения у 10 видов из 14 исследованных достигала 90–100 %. Самое низкое значение у *V. jooi* – 40 %.

При сухом хранении семян в лабораторных условиях у большинства видов потеря половины всхожести равнялась 4 годам. Наибольший показатель биологической долговечности обнаружен у *V. incisa* – 9 лет, наименьший – 4 года – у *V. alexandrowiana*, *V. czemalensis*, *V. ircutiana*, *V. irinae*, *V. milanae*. Для большинства изученных видов интродукционно-рентабельная долговечность составляет 4 года, наименьшая – 3 года (*V. succullata*), наибольшая – 8 лет (*V. incisa* и *V. dissecta*). Интенсивность энергии прорастания семян в меньшей степени зависит от срока хранения семян, чем всхожесть и энергия прорастания.

Короткий период до прорастания семян и собственно прорастания обеспечивает максимальную всхожесть семян в течение лета.

Для петрофитов и кальцефила, которые являются эндемиками, благоприятна холодная стратификация.

Исследования выполнены при финансовой поддержке грантов РФФИ № 13-04-00351, Интеграционного проекта между СО РАН и УрО РАН № 20 и № 12-С-4-1028 и Программы “Биологическое разнообразие” № 30 Президиума РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Банаев Е. В., Банаева Ю. Б., Киселева Т. И. Сравнительно-экологическое исследование прорастания семян в различных систематических группах рода *Alnus* Mill. s.l. // Сиб. экол. журн. 2006. № 2. С. 175–179.
- Ворошилов В. И. Ритм развития растений М.: Изд-во АН СССР, 1960. 136 с.
- Дорогина О. В., Елисафенко Т. В. Некоторые аспекты изучения биологии прорастания семян редких и исчезающих видов // Криохранилище семян: итоги и перспективы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 92–99.
- Елисафенко Т. В. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabiles* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян // Растит. мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 66–72.
- Елисафенко Т. В. К вопросу о гибридизации в роде *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы 8-й Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 19–22 октября 2009 г.). Барнаул, 2009. С. 289–291.
- Елисафенко Т. В. Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana*) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 1. С. 40–46.
- Елисафенко Т. В., Жмудь Е. В. Состояние природных популяций *Viola incisa* (Violaceae) в Южной Сибири // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 5. С. 622–633.
- Жизнеспособность семян / под ред. М. К. Фирсовой. М.: Колос, 1978. 415 с.
- Зуев В. В. Семейство Violaceae Batsch // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 147–151.
- Ишмурадова М. М., Ткаченко К. Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа: Гилем, 2009. 116 с.
- Методические указания по семеноведению интродукторов. М.: Наука, 1980. 64 с.
- Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 3. С. 393–403.
- Николаева М. Г. Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов // Там же. 1958. Т. 43, № 5. С. 679–683.
- Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Там же. 1977. Т. 62, № 9. С. 1350–1368.
- Николаева М. Г. Особенности прорастания семян голосеменных // Там же. 1990. Т. 75, № 12. С. 1648–1656.
- Николаева М. Г., Алексеева Х. А. Биология прорастания семян видов рода *Berberis* L. // Там же. 1984. Т. 9, № 7. С. 925–931.
- Светлакова А. А. Дельфиниумы (морфология прорастания семян, ритм роста и развития, семенная продуктивность) Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2000. 123 с.
- Семена цветочных культур. Правила приемки и методы определения качества. ГОСТ 24933.0–81 – ГОСТ 24933.3–81. М.: Изд-во стандартов, 1984. 54 с.
- Семенова Г. П. Изучение семян редких видов флоры Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду // Вопросы обогащения генофонда в семеноведении интродукторов: тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (5–8 апреля 1987). М.: Совет ботанических садов, Главный ботанический сад АН СССР, 1987. С. 109–110.

- Стрельцов Б. Н., Рукавишников А. М., Коротанов В. А. Хранение цветов. М.: Агропромиздат, 1988. 204 с.
- Филиппова Л. Н. Биология развития растений рода *Viola* L. при введении их в культуру // Ботанические исследования за полярным кругом. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 23–42.
- Флоря В. Н. Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминосные, медоносные). Кишинев: Штиинца, 1987. 296 с.
- Deno N. C. Second supplement to seed germination theory and practice. State College, PA: N. C. Deno, 1998. 101 p.
- Dowsett C. A., James T. K., Trivedi P. D. Adaption of a technique for the accelerated ageing of weed seeds to evaluate their longevity // New Zealand Plant Protection. 2012. Vol. 65. P. 69–73.
- Telewski F. W., Zeevaart J. A. D. The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment // Am. J. Bot. August. 2002. Vol. 89, N 8. P. 1285–1288.

## Features of Seed Germination in Different Ecological Groups of the Species of the Section *Violidum*, Subgenus *Nomimum*, Genus *Viola* L. (Violaceae)

T. V. ELISAFENKO

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

Seed germination of 14 species (22 populations) of the section *Violidum*, subgenus *Nomimum*, genus *Viola* in different ecological groups was studied. The conditions for germination of seeds, germinating ability, germination energy, intensity of germination energy, longevity of seeds and profitability of their introduction, and the period when the seeds' germinating ability decreased by 50 % ( $P_{50}$ ) were determined. The seeds of most species of xeromesophytes and mesophytes massively germinated at +23–25 °C within the period of 10 days. For other species of these ecological groups cold stratification was favourable. The hygromesophytes had prolonged seed germination (up to 2 months). The petrophyte seeds had shallow physiological dormancy (B1). Seeds of other species as a rule were non-dormant.

**Key words:** section *Violidum*, subgenus *Nomimum*, genus *Viola*, biology of germination, germinating ability, germination energy, longevity of seeds, ecological groups.