

УДК 58.084:582.842.2(571.14)

## Особенности ритма сезонного развития сибирских видов рода *Viola* L. (Violaceae) в интродукции (г. Новосибирск)

### Features of season rhythms of the development of Siberian species of the genus *Viola* L. (Violaceae) under the introduction conditions (Novosibirsk)

Елисафенко Т. В.

Elisafenko T. V.

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

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

**Реферат.** Представлены результаты 30-летних наблюдений за интродукционными популяциями сибирских видов рода *Viola* L. (г. Новосибирск). Особенностью сезонного ритма развития в роде является наличие хазмогамных и клейстогамных цветков у растений видов подродов *Nomimium* и *Dischidium*. На тип цветения влияют продолжительность фотопериода, температура, возраст и жизнеспособность растений. Установлено, что факторами-ингибиторами хазмогамного цветения являются понижение температуры, старое генеративное возрастное состояние растений, гибридное происхождение и смена экологических факторов при интродукции.

**Summary.** The results of thirty-year observation of introduction populations of siberian species of the genus *Viola* L. (Novosibirsk) are presented. A feature of the seasonal rhythm of studied species is the presence of chasmogamous and cleistogamous flowers in plants in the subgenera *Nomimium* and *Dischidium*. The length of the photoperiod, temperature, age and vitality of plants influence the flowering type. The lowering of the temperature, the old age state of generative plants, the hybrid origin and change of environmental factors under introduction are the inhibitor-factors for chasmogamous flowering.

Ритм сезонного развития – ежегодное повторение закономерно чередующейся смены периодов активной вегетации, генерации и периода покоя (Серебряков, 1948). Особенности прохождения фаз отражают процесс интродукционной адаптации растений. При интродукции отдельные фазы феноритма в экстремальных условиях сокращаются, а при неблагоприятном сочетании факторов, препятствующих прохождению некоторых этапов морфогенеза, удлиняются (Карпионовна, 1976; Остапко, 1986). Однако удлинение периодов цветения и вегетации интродуцентов может быть обусловлено положительной сменой экологических условий и меньшей конкуренцией (Остапко, 1986). Цель настоящей работы – определить особенности сезонного развития у сибирских видов рода *Viola* L. в условиях интродукции.

Исследования проводились на интродукционных популяциях коллекции «Violaceae» Центрального сибирского ботанического сада. Коллекция создавалась с 1982 г. в рамках экспозиции «Редкие и исчезающие виды растений Сибири» (Семенова, 2001). В настоящее время на участке представлены 38 сибирских видов из 4 подродов, 12 секций и несколько межвидовых гибридных форм. Нами используется система рода в основе обработки В. В. Зуева (Зуев, 2012), с учетом работы В. В. Никитина и М. М. Силантьевой (Никитин, Силантьева, 2006). Кроме этого учитываем новый вид для флоры Сибири *V. taunensis* Т. Елисафенко et Овчинникова (Елисафенко, Овчинникова, 2015). При создании коллекции использовали метод родовых комплексов Н.Ф. Русанова (Русанов, 1971), который позволяет выявлять адаптационные признаки в роде. При описании моделей побегообразования использовали классификацию Т. И. Серебряковой и Т. В. Богомоловой (Серебрякова, Богомолова, 1984). Род *Viola* тропического происхождения (Clausen, 1929). Расширение ареала рода *Viola* до умеренных широт сопровождалось формированием своеобразного ритма цветения. Особенностью сезонного ритма развития в роде является наличие двух типов цветков у растений диморфных видов подродов *Nomimium* и *Dischidium*: хазмогамные (открытые) и клейстогамные (закрытые). Виды подродов *Chamaemelianium* и *Melianium* являются мономорфными, т. к. имеют один тип цветков – открытый. Ниже представлена основная характеристика сезонного ритма видов рода *Viola* в коллекции.

**Подрод *Nomimium*. Секция *Viola*.** Зимнезеленые растения. *V. collina* Bess. – факультативно зимнезеленый вид, т. к. в отдельные годы надземная часть всех или некоторых растений в интродукционной популяции отмирала в течение зимы. У растений *V. hirta* L. наблюдалось ежегодное хазмогамное цветение весной. Осенью не все популяции или не все особи цвели хазмогамно. Это зависело от жизненности растений и онтогенетического состояния, старые генеративные особи не цвели хазмогамно. Растения *V. collina* ежегодно образовывали хазмогамные цветки весной после первых двух лет интродукции, когда оно отсутствовало. Повторное хазмогамное цветение было очень редко. Для растений *V. taynensis* отмечено только ежегодное весеннее хазмогамное цветение. Хотя близкородственный европейский вид *V. odorata* L. ежегодно цвел весной и осенью. **Секция *Mirabiles*.** *V. subglabra* (Ledeb.) Vaikov. проходит первичную интродукцию, за это время *V. mirabilis* L. из исходной популяции окрест. ЦСБС цвели хазмогамно и весной, и осенью, в остальных интродукционных популяциях цветение было не ежегодно. **Секция *Rosulantes*.** Растения всех популяций зимнезеленые, образовывали хазмогамные цветки ежегодно весной, а *V. arenaria* DC. – и осенью, кроме 2015 и 2016 гг., когда не было осеннего хазмогамного цветения. **Секция *Arosulatae* и секция *Plagiostigma*.** Все виды хазмогамно цвели весной ежегодно. Осеннее цветение было отмечено за все время наблюдений только для *V. stagnina* Kit. в 2014 г. **Секция *Violidum*.** В самой многочисленной секции наблюдались разнообразные феноритмы. Для большинства видов характерно двукратное хазмогамное цветение (май–июнь и август–сентябрь), причем у некоторых популяций встречалось спорадическое хазмогамное цветение у единичных особей в течение вегетационного сезона. Растения *V. trichosepala* (W. Becker) Juz. не формировали хазмогамных цветков в условиях культуры, *V. alexandrowiana* (W. Becker) Juz., *V. gmeliniana* Roem et Schultes, *V. patrenii* Ging. – только весной и не ежегодно. Однако у *V. alexandrowiana* наблюдалось повторное цветение в 2000, 2011, 2015, 2016 гг. **Секция *Arction*.** Единственный представитель этой секции в сибирской флоре в коллекции отсутствует. Ритм цветения изучался у растений близкородственного дальневосточного вида – *V. kamtschadalarum* Beck. et Hult. Растения ежегодно обильно цвели весной и не цвели осенью. **Секция *Bilobatae*.** Единственный представитель этой секции в сибирской флоре *V. amurica* Beck., чей феноритм аналогичен предыдущей секции. **Подрод *Dischidium*.** Для растений *V. biflora* L. характерно ежегодное весеннее хазмогамное цветение и подавленное осеннее. Вероятно, это связано с неблагоприятными условиями для роста и развития растений в условиях интродукции.

**Подрод *Chamaemelanium*.** Растения мономорфного вида *V. uniflora* L. ежегодно обильно цвели весной, спорадически единично – в июле, а также у популяции из Новосибирской области в отдельные годы было повторное отрастание в августе и цветение осенью. **Подрод *Melanium*. Секция *Caudicales*.** Растения *V. altaica* Ker-Gawler – многолетние, зимнезеленые, раннецветущие. Могут цвести очень длительно в течение лета при благоприятных условиях в интродукции. Обычно в культуре растения угнетались в росте и развитии и существовали непродолжительное время, до 4 лет. **Секция *Novercula*.** Однолетние растения. Озимые зацветают со сходом снега и цветут до середины июля. Ярвые цветут с июня до осени. Цветение непрерывное.

Ритм сезонного развития у сибирских видов рода *Viola* отражает тропическое происхождение семейства. Это выражается, в первую очередь, в длительном периоде фенофаз и зимнезеленности у некоторых секций. У изученных видов рода *Viola* почки возобновления почти полностью сформированы осенью, поэтому возможно раннее зацветание. Начало отрастания и цветения зависело от типа побегообразования и жизненной формы. Самыми первыми цвели зимнезеленые розеточные растения. Отрастание и цветение у двухосных, розеточных и длиннокорневищных растений с полициклическими побегами начиналось раньше, чем у трехосных, длиннопобеговых растений с моноциклическими побегами. У видов рода *Viola* генеративные почки открытые и защищены только полусгнившими остатками летних и осенних листьев, поэтому бутоны и цветущие побеги повреждаются при низких температурах осенью и весной, особенно у раннецветущих видов. У растений длиннопобеговой жизненной формы почки хазмогамных цветков закладываются в августе, в вегетативно-генеративной почке базальной части побега следующего года, и защищены чешуевидным листом первого метамера и зачатками листьев последующих, всего закладывается 2–4 хазмогамных цветка. Цветковая почка растений такой жизненной формы менее развита, чем у розеточных растений с полициклическими побегами. В результате все растения с моноциклическими побегами вступали в фазу хазмогамного цветения последними из сибирских видов фиалок (с середины мая). Продолжительность периода цветения, как и конкретная дата наступления фенофазы, зависит от погодных условий, в первую очередь – от темпе-

ратуры. Кроме этого на дату начала фазы цветения влияют даты схода снега и установления снежного покрова в предыдущий год.

Зачатки листьев и цветков перезимовывают и развиваются весной, однако первые листья остаются недоразвитыми из-за действия низких температур. Поэтому первый хазмогамный цветок у растений длиннопобеговой жизненной формы тормозится в развитии и более крупными оказываются хазмогамные цветки следующих метамеров (второго–третьего), и они раньше вступают в фазу плодоношения. Хазмогамное цветение в августе–сентябре можно наблюдать у видов секций *Viola*, *Mirabiles*, *Rosulantes*, *Violidum*. Во всех флористических сводках указывается, что хазмогамные цветки у длиннопобеговых растений (*Arosulatae*, *Mirabiles*, *Rosulantes*) «прикорневые». Действительно, весенние хазмогамные цветки, как правило, образуются в узлах нижних укороченных метамеров. В условиях культуры у зимнезеленых растений (*V. arenaria*) весной наблюдаются хазмогамные цветки и на апикальной части дициклических побегов и в базальной части новых побегов. Осенью у *V. mirabilis* можно наблюдать хазмогамные цветки в апикальной части годичных побегов наряду с хазмогамными цветками в базальной части позднелетних новых побегов.

Нами установлено, что у диморфных видов почки закладываются во второй половине лета, когда уменьшается фотопериод до 15 ч (середина августа) и при определенных погодных условиях зацветают в августе – сентябре. Не все хазмогамные бутоны развивались до цветков осенью, часть уходила под снег до весны, когда повышение температуры стимулировало продолжение развития бутонов. Наши исследования показали, что низкие ночные температуры в короткодневных условиях задерживали формирование хазмогамных бутонов как осенью, так и весной. Также неблагоприятными для инициации цветения оказались длительные высокие температуры осенью при недостатке осадков. Однако наблюдались всплески единичного хазмогамного цветения в начале уменьшения длинного фотопериода у видов секции *Violidum*. Таким образом, наследственная программа хазмогамного цветения в данной секции не строго детерминирована и, возможно, находится в процессе становления. Клейстогамные цветки образуются в течение всего вегетационного периода. Для образования клейстогамного бутона в связи со значительной редуцией венчика, андроеца и гинецея требуется меньше времени, и поэтому у диморфных видов наблюдается одновременное цветение хазмогамных и клейстогамных цветков на одной особи в конце мая – начале июня. Метеорологические факторы также оказывают влияние и на формирование клейстогамных цветков. Первые весенние клейстогамные цветки следующего года закладываются осенью после хазмогамных. При неблагоприятных условиях (длительно пониженные или повышенные температуры, засушливый период) затормаживался рост и развитие цветков. О влиянии понижения температуры на тип цветения отмечалось у дальневосточных и кавказских фиалок (Ракова, 1992; Тихонова, 2007). Отмечено, что при неблагоприятной дождливой погоде и низких температурах у дальневосточных фиалок закладываются преимущественно клейстогамные цветки. Исследования кавказских фиалок установили, что для хазмогамного цветения недостаточно только температуры, необходимо сочетание длины дня с пониженной температурой, что запускает определенные гормоны и приводит к нормальному цветению. У мономорфных видов хазмогамные цветки закладываются либо только осенью и зацветают весной (подрод *Chamaemelianum*) либо непрерывно в течение всего сезона (подрод *Melianium*).

Кроме указанных факторов регуляции хазмогамного цветения, нами выявлено, что гибридное происхождение таксона подавляло хазмогамное цветение, например, в секции *Violidum*. Интродукционный стресс приводил кроме повторного хазмогамного цветения у видов, отмеченных выше, наоборот, к подавлению формирования хазмогамных цветков в период первичной интродукции (*V. incisa* Turcz. (Иркутская обл.), гибриды секций *Violidum* и *Arosulatae*). Растения некоторых из этих популяций начали цвести после нескольких лет интродукции, около 5 лет. Например, нами с 2010 г. проведена интродукция растений *V. trichosepala* из 4 популяций, как живым материалом, так и семенами. В течение 7 лет не зафиксировано хазмогамное цветение. При этом у растений близкородственных видов, например, *V. alexandrowiana*, интродуцированных из близкорасположенных местообитаний, регулярно наблюдается хазмогамное цветение.

У диморфных видов рода *Viola* проявляется дуализм к продолжительности фотопериода. Используя общепринятую классификацию (Аксенова и др., 1973), 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. Мономорфные виды относятся также к нейтральной группе. На формирование типа цветка у растений первого года у ди-

морфных видов влияло уменьшение продолжительности фотопериода, и в августе – сентябре при определенных условиях цвели хазмогамные цветки. У старых генеративных растений хазмогамное цветение значительно подавлено, и репродукция осуществляется за счет клейстогамного цветения.

Таким образом, по сезонному ритму большинство изученных видов являются весенне-осенне хазмогамноцветущими и весенне-летне-осенне клейстогамноцветущими; длительновегетирующими, с непрерывной репродукцией в период вегетации, с длительной диссеминацией, до 120 дней, и мноморфные виды гемизфемироиды подрода *Chamaemelanium*. Большая продолжительность фенофаз (вегетации, цветения, диссеминации) у сибирских видов рода *Viola* отражает тропическое происхождение семейства. На тип цветения воздействуют 4 фактора: фотопериод, температура, возраст и жизненность растений. Температурный фактор, кроме этого, влияет на время, период и интенсивность цветения. У редких сибирских видов генеративные почки почти полностью сформированы осенью, дата начала цветения весной зависит от температурного режима весной (сумма положительных температур и выше +5 °С). Изученные виды зацветают раньше, чем начинается интенсивный рост листьев. Однако, т. к. почки открыты и защищены только полусгнившими остатками летних и осенних листьев, бутоны и цветки подвержены влиянию низких температур весной и осенью. Установлено, что факторами-ингибиторами хазмогамного цветения являются понижение температуры, старое генеративное возрастное состояние растений, гибридное происхождение и смена экологических факторов при интродукции.

Расширение ареала рода от тропического до умеренных широт связано с основными двумя эволюционными линиями в биологии цветения: непрерывное хазмогамное цветение с факультативной автогамией и непрерывное клейстогамное цветение с облигатной автогамией в сочетании с кратковременным хазмогамным цветением. Повторное цветение также может быть отнесено к адаптационным признакам, т.к. неустойчивость сроков хазмогамного цветения позволяет расширить периоды ксеногамного опыления и таким образом увеличить разнообразие генотипов в популяции. Клейстогамное цветение для рода *Viola* является преобладающим альтернативным способом репродукции. Сочетание ксеногамии и автогамии у изученных видов позволило расширить зону толерантности видов к экологическим факторам и обеспечило выживание видов при изменении условий обитания в историческом прошлом и при интродукции в настоящее время.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. – М., 1973. – 296 с.
- Елисафенко Т. В., Овчинникова С. В. Лектотипификация *Viola taynensis* (Violaceae) // Растит. мир Азиатской России, 2015. – № 4. – С. 12–13.
- Зуев В. В. Семейство Violaceae Batsch // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 147–151.
- Карпионов Р. А. Цветение неморальных многолетников в опыте интродукции // Бюл. Гл. бот. сада, 1976. – Вып. 99. – С. 10–16.
- Никитин В. В., Силантьева М. М. Фиалки (*Viola* L., Violaceae) Алтайского края // Новости сист. высш. раст., 2006. – Т. 38. – С. 165–201.
- Остапко В. М. Цветение редких, эндемичных и реликтовых видов флоры Донбасса при интродукции // Интродукция и акклиматизация растений. – Киев, 1986. – Вып. 5. – С. 47–51.
- Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». – Владивосток, 1992. – С. 19–34.
- Русанов Ф. Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюл. Гл. бот. сада, 1971. – Вып. 81. – С. 15–20.
- Семенова Г. П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. – Новосибирск, 2001. – 132 с.
- Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1948. – Т. 53, Вып. 2. – С. 49–66.
- Серебрякова Т. И., Богомоллова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. // Бот. журн., 1984. – Т. 69, №6. – С. 729–741.
- Тихонова И. Н. Род *Viola* L. Северного Кавказа (биология, экология, распространение): Автореф. дисс. ... к. б. н. – Ставрополь, 2007. – 16 с.
- Clausen J. Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola* // Ann. Bot., 1929. – Vol. 43, №172. – P. 741–764.