

УДК 581.48:582.681.26

Некоторые морфологические особенности строения семян видов рода *Viola* L.

Some morphological features of the seeds' structure of species genus *Viola* L.

Елисафенко Т. В.

Elisafenko T. V.

ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: tveli@ngs.ru

FSI Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. Представлена краткая характеристика семян видов рода *Viola* L. Для видов некоторых секций установлены определенные морфологические признаки семян. Выявлена изменчивость окраски хлорофилльного зародыша в зрелых семенах. Отмечено, что у большинства видов более интенсивно окрашен зародыш летнего сбора. Установлено для *Viola acuminata*, что хлорофилльный зародыш характерен для свежесобранных семян и сохраняется 6 лет при сухом хранении.

Summary. A short description of the seeds of the species of the genus *Viola* L. is presented. morphological features of seeds are established for species of some sections. Variability of embryo chlorophyll in mature seeds is determined. The embryos of summer harvest seeds were more intensively colored in most species. The green color of the embryos in *Viola acuminata* seeds were found in freshly harvested seeds and remained for 6 years with dry storage.

Семейство Violaceae широко распространено по земному шару и включает в себя до 23 родов, около 1100 видов (Ballard et al., 2014). Род *Viola* L. – это единственный род семейства, распространенный в умеренных широтах, представлен 550 видами (Ballard, 1999). Род разнообразен по биологическим особенностям, для большинства видов характерна клейстогамия и бутонная автогамия, что обеспечивает самоопыление и повышает вероятность оплодотворения. Характерной особенностью для большинства видов рода (кроме подрода *Chamaemelum*) являются длительные цветение и диссеминация. Для таких видов семенное размножение – основной способ поддержания популяции. Поэтому изучение морфологии семян – важный аспект в исследовании биологии этих видов. Одной из особенностей для семян видов рода *Viola* отмечают хлорофилльный зародыш. Виды в зависимости от наличия хлорофилла в зародыше делятся на лейкоэмбриофиты – растения, ткани зародыша которых не содержат хлорофилл: Boraginaceae, Caprifoliaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae, и хлорэмбриофиты: Convolvulaceae, Cruciferae, Rhamnaceae, Tiliaceae (Яковлев, Жукова, 1973). Зародыш считается хлорофилльным независимо от того, к каким именно органам этот пигмент приурочен и сохраняется или исчезает при созревании семени. Это явление широко распространено и обнаружено у более чем 400 видов из 223 родов и 75 семейств из исследованных 261 семейства и более 1100 видов (Жукова, 1997; Смоликова, 2016). Обычно, это свойство характерно для семейства в целом, но у Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Scrophulariaceae встречаются виды как с зеленым, так и с белым зародышем (Яковлев, Жукова, 1973). Меньше всего хлорэмбриофитов обнаружено среди примитивных покрытосеменных и однодольных. Семена хлорэмбриофитов содержат фотохимически активные хлоропласты и обладают способностью к фотосинтезу, но механизм фотосинтеза в зародыше отличается от того, что протекает в листьях. Кроме этого по окончании развития зародыша фотосинтез заканчивается, и хлоропласты трансформируются в лейкопласты (Смоликова, Медведев, 2016). Семена, которые имеют зеленый зародыш, более самостоятельные, менее зависимы от материнского растения, но остаточный хлорофилл у зрелых семян резко снижает их устойчивость к стрессовым условиям (Jalink et al., 1998; Смоликова и др., 2011). Поэтому, до сих пор вопрос о продвинутости признака «наличие хлорофилла в зародыше» вообще и в зрелых семенах, в частности, является дискуссионным.

Цель данной работы – выявить морфологические особенности строения семян видов рода *Viola*.

Материалом изучения послужили семена, собранные с растений интродукционных популяций в коллекции «Редкие и исчезающие растения Сибири», в рамках которой ведутся исследования рода *Viola* с помощью филогенетического метода. Изучены семена 47 видов из 4 подродов.

Семена изученных видов имеют сходное строение (рис. 1). Они обратнойцевидной формы, разной степени удлинненности, что выражается в разном соотношении ширины семени к длине семени, которое варьирует от 0,5 до 0,8. Семена блестящие, у некоторых видов ослизняются при намокании (подрод *Melanium*). Цвет семенной кожуры разных оттенков коричневого: от орехового и кремового до темно-каштанового. На семенах сформирован присемянник типа ариллоида (ложный ариллус), относится к карункуле (находится у микропиле) и является элайсомой, т.е. образован структурой, которая служит для привлечения муравьев и, таким образом, способствует мирмекохории. У мирмекохорных видов ариллоид крупный, достигает размера семени (секция *Viola*). Кроме видов секции *Viola*, крупный присемянник выявлен у *V. macroceras* и *V. czemalensis* (секция *Violidum*). У типичных автомеханохоров (подрод *Melanium*) длина ариллоида не превышает 40 % длины семени. Семена от 1,11 мм длины (масса 1000 семян – 0,34 г) до 3 мм длины (масса 1000 семян – 5,20 г). Спермодерма (семенная кожура) у большинства видов мягкая. Наиболее плотная кожура у крупносемянных видов подрода *Chamaemelanium* и подрода *Nomimium*: секция *Mirabiles*, *Viola* (кроме *V. taynensis*), *Arosulatae* (*V. elatior*) и *Violidum* (*V. czemalensis*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. incisa*, *V. macroceras*). На поверхности спермодермы выделяется халазальная область (напротив микропиле) и отчетливо выражено рафе (семенной шов). Семя с обильным эндоспермом белого цвета, который у большинства видов – рыхлый. Эндосперм повторяет форму семени и составляет от 70 до 90 % длины семени. В области халазы на эндосперме имеется группа пигментированных клеток (гипостаза). Она присуща семязачаткам большинства цветковых растений и мультифункциональна (Батыгина, Шамров, 1994).

Зародыш крупный, прямой, от почти палочковидного до лопатовидного, дифференцированный в разной степени, белый или зеленый. Длина зародыша у большинства семян составляет более 80% от длины семени. Семядоли сидячие, граница между радикулой (зародышевый корешок) и семядолями не у всех видов четко выражена. Длина семядолей почти равна их ширине у всех видов и составляет половину длины зародыша. Нами установлено, что среди изученных видов в зрелых семенах встречаются как хлорофилльный, так и безхлорофилльный зародыш. Для исследователей представляют особый интерес таксоны, где есть вариации данного признака. На родовом уровне у всех видов должен быть зеленый зародыш. Среди изученных видов у большинства секций в зрелых семенах обнаружен хлорофилльный зародыш (25 видов), а у видов секций *Viola*, *Rosulantes*, *Violidum* – белый или светло-зеленый

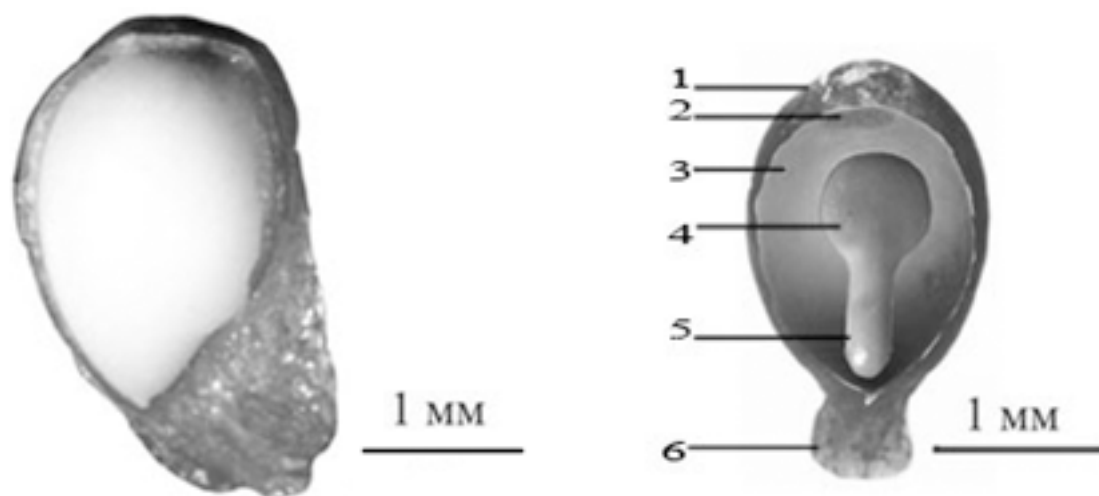


Рис. 1. Строение семени видов рода *Viola* L.

Условные обозначения: 1 – семенная кожура, 2 – гипостаза, 3 – эндосперм, 4 – семядоли, 5 – радикула (зародышевый корешок), 6 – ариллоид (присемянник).

зародыш (22 вида) (табл.). Кроме этого в секции *Viola* у большинства видов в зрелых семенах выявлен белый зародыш, у одного вида (*V. taunensis*) – зеленый. Слабоокрашенный зародыш может обесцвечиваться в воде. Возможно, что в этих секциях хлорофилльным является незрелый зародыш. В незрелых семенах *V. czemalensis* и *V. milanae* (секция *Violidum*) выявлен зеленый незначительно дифференцированный (палочковидный) зародыш, в зрелых – лопатовидный и белый. Так же более светлые семена *V. dissecta* оказались без эндосперма, а зародыш при этом был деформирован и зеленого цвета. Установлено, что форма, размеры и дифференцированность зародыша в зрелых семенах не связаны с его окраской. Так, зрелый палочковидный зародыш (подрод *Melanium*) – хлорофилльный, сглаженно лопатовидный зародыш видов секции *Rosulantes* большей частью не хлорофилльный, а лопатовидный зародыш видов секции *Plagiostigma* – хлорофилльный.

Таблица

Окраска зародыша в зрелых семенах видов рода *Viola* L.

Вид	Цвет зародыша	Вид	Цвет зародыша
<i>V. acuminata</i> Ledeb.	Сз	<i>V. jooi</i> Janka	Б
<i>V. alexandrowiana</i> (W.Becker) Juz.	Б	<i>V. kamschadalarum</i> W.Becker et Hulten	З
<i>V. altaica</i> Ker-Gawl.	З	<i>V. labradorica</i> Schrank	Б, Сз
<i>V. amurica</i> W.Becker	Сз	<i>V. macroceras</i> Bunge	Б, Сз
<i>V. arenaria</i> DC.	Б	<i>V. mandshurica</i> W.Becker	З
<i>V. arvensis</i> Murray	З	<i>V. mauritii</i> Teplouchow	Сз
<i>V. biflora</i> L.	З	<i>V. milanae</i> Vl. Nikit.	З
<i>V. canadensis</i> L.	Б, Сз	<i>V. mirabilis</i> L.	З
<i>V. canina</i> L.	Сз	<i>V. nemoralis</i> Kütz.	З
<i>V. collina</i> Bess.	Б	<i>V. odorata</i> L.	Б
<i>V. cornuta</i> L.	З	<i>V. palustris</i> L.	З
<i>V. czemalensis</i> Zuev	Б	<i>V. patrinii</i> DC. ex Ging.	Б
<i>V. cucullata</i> Aiton	Б, Сз	<i>V. prionanta</i> Bunge	З
<i>V. dactyloides</i> Schult.	Б, Сз	<i>V. sacchalinsensis</i> H.Boissieu	Б
<i>V. disjuncta</i> W.Becker	З	<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie	Б
<i>V. dissecta</i> Ledeb.	З	<i>V. stagnina</i> Kit. ex Schult.	Сз
<i>V. elatior</i> Fries	З	<i>V. subglabra</i> (Ledeb.) Baikov	З
<i>V. epipsiloides</i> A.et D. Löve	З	<i>V. taunensis</i> T.Elisafenko et Ovczinnikova	З
<i>V. gmeliniana</i> Schult.	Б	<i>V. trichosepala</i> (W.Becker) Juz.	Б
<i>V. hirta</i> L.	Б	<i>V. tricolor</i> L.	З
<i>V. incisa</i> Turcz.	Б, Сз	<i>V. variegata</i> Fisch. ex Link	Б
<i>V. ircutiana</i> Turcz.	Б	<i>V. verecunda</i> A.Gray	З
<i>V. irinae</i> N. Zolot.	Б, Сз	<i>V. uniflora</i> L.	З
<i>V. jenseensis</i> Zuev	Б,Сз		

Примечание: цвет зародыша Б – белый, З – зеленый, Сз – светло-зеленый

В 2013 г. проведен сравнительный анализ морфологии семян разного срока сбора – летнего (июль-август) и осеннего (30 сентября) для 10 видов 4 секций: *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. elatior*, *V. incisa*, *V. irinae*, *V. milanae*, *V. mirabilis*, *V. arenaria*, *V. sacchalinsensis*, *V. variegata* (рис. 2). Хлорофилльный зародыш был обнаружен у 8 видов (кроме *V. milanae* и *V. variegata*). Отмечено, что более интенсивно окрашен зародыш летнего сбора у большинства видов.

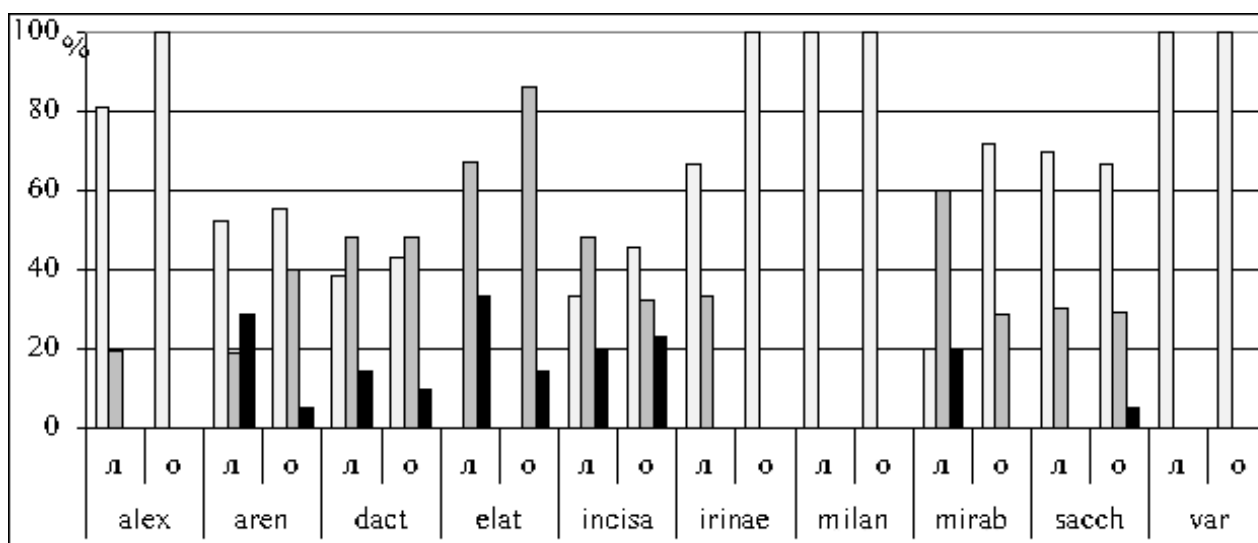


Рис. 2. Цвет зародыша у видов рода *Viola* L. у летних и осенних семян.

Примечание: л – семена летнего сбора; о – семена осеннего сбора, по оси абсцисс – виды, по оси ординат – процент семян из изученных; alex – *V. alexandrowiana*, aren – *V. arenaria*, dact – *V. dactyloides*, elat – *V. elatior*, milan – *V. milanae*, mirab – *V. mirabilis*, sacch – *V. sacchalinensis*, var – *V. variegata*;

□ – белый зародыш, ■ – светло-зеленый зародыш, ■ – зеленый зародыш.

Анализ морфологии семян *V. acuminata* различного срока хранения (от свежесобранных до 6 лет хранения) показал, что семена в течение 4 лет хранения незначительно отличаются по биометрическим показателям. Ранее было установлено, что биологическая долговечность семян этого вида при комнатных условиях составляет 4 года (Елисафенко, 2013). После 4 лет хранения достоверно отличались в основном показатели признаков зародыша и индекс зародыша (отношение длины зародыша к длине семени), значения уменьшаются со сроком хранения, а размеры семян не зависели от срока хранения. Нами отмечено, что доля хлорофилльных зародышей была самой большой у свежесобранных семян. После первого года хранения треть зародышей имеет светло-зеленый цвет, а большинство семян с белым зародышем. Однако окраска зародыша сохранялась во всех сборах (6 лет хранения), т.е. позже биологической долговечности. Г. Н. Смоликова и С. С. Медведев (2016) установили, что остаточный хлорофилл у зрелых семян может неблагоприятно влиять на качество семян при хранении (усиливает процессы окисления) и снижает качество семян. Возможно, этим объясняется деструкция эндосперма, которую мы отметили после 5 лет хранения.

Таким образом, несмотря на морфологическое внешнее сходство семян, установлена секционная приуроченность ряда морфологических признаков. Мирмекохоры (секция *Viola*) – большие светлые семена с крупным ариллоидом, в зрелых семенах – белый зародыш (кроме *V. taynensis*). У видов подрода *Melanium* семена мелкие, темные, у подрода *Chamaemelanium* – крупные и светлые, у всех небольшой ариллоид и зеленый зародыш. В самой многочисленной в видовом отношении секции *Violidium* (подрод *Nomimium*) встречаются разнообразные семена по окраске, размерам семени и ариллоиду, а также наличию зеленого зародыша в зрелых семенах. Установлено, что более интенсивно окрашены зародыши в семенах летнего сбора у большинства видов, а также незрелые и недифференцированные зародыши. Длительность хранения семян *V. acuminata* не оказывает значительного влияния на метрические признаки, несколько заметно снижение длины семядолей. Хлорофилльность зародыша у этого вида характерна для свежесобранных семян и сохраняется длительное время (года).

Благодарности. В статье использовались материалы биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU-440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., Шамров И. И.** Гипостаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.1. Генеративные органы цветка. – СПб.: Мир и Семья, 1994. – С. 168–169.
- Жукова Г. Я.** Хлорофиллоносность зародыша как признак для классификации цветковых растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. Семя. – СПб.: Мир и семья-95, 1997. – С. 461–470.
- Елисафенко Т. В.** Некоторые особенности биологии прорастания семян видов рода *Viola* L. при интродукции (г. Новосибирск) // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 132–134.
- Смоликова Г. Н., Медведев С. С.** Фотосинтез в семенах *хлорэмбриофитов* // Физиология растений, 2016. – Т. 63, № 1. – С. 3–16.
- Смолякова Г. Н., Ламан Н. А., Борискевич О. В.** Роль хлорофиллов и каротиноидов в устойчивости семян к абиотическим стрессорам // Физиология растений, 2011. – Т. 58. – С. 817–825.
- Яковлев М. С., Жукова Г. Я.** Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем. – Л.: Наука, 1973. – 103 с.
- Ballard H. E.** Shrinking the Violets: Phylogenetic relationships of infrageneric groups in *Viola* (Violaceae) based on internal transcribed spacer DNA sequences // Systematic Botany, 1999. – Vol. 23, No. 4. – P. 439–458.
- Ballard H. E., de Paula-Souza J., Wahlert G. A.** Violaceae // Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 11. The Flowering Plants. Eudicots. – Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, 2014. – P. 303–322.
- Jalink H., van der Schoor R., Frandas A., van Pijlen J. G., Bino R. J.** Chlorophyll fluorescence of *Brassica oleracea* seeds as a non-destructive marker for seed maturity and seed performance // *Seed Sci. Res.*, 1998. – Vol. 8. – P. 437–443.