

УДК 581.47-681.26

## ПРИЗНАКИ СТРОЕНИЯ КЛЕЙСТОГАМНЫХ ЦВЕТКОВ В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА *VIOLA*

С.Е. Гаврилова

ООО «Инженерная Геология», Москва

В статье приводятся результаты исследования морфологических признаков клейстогамных цветков некоторых представителей рода *Viola* L. Установлено, что строение клейстогамных цветков разных видов заметно отличается. Наиболее четкие различия проявляются на уровне секций и подсекций.

**Ключевые слова:** *Viola*, клейстогамные цветки, клейстогамия.

**Введение.** Явление клейстогамии широко распространено в роде *Viola* L. Клейстогамные цветки фиалок закладываются весной и продолжают образовываться на протяжении всего вегетационного периода. В роде *Viola* образование клейстогамных цветков характерно для видов подрода *Viola*, в то время как у видов подрода *Melanium* (Ging.) Peterm. клейстогамные цветки не образуются.

Известно, что по морфологическому строению, клейстогамные цветки сильно отличаются от хазмогамных: чашечка их всегда закрытая, лепестки недоразвитые, тычинки в количестве от двух до пяти, пыльники небольшие, нектарники редуцированы, столбик очень короткий, изогнутый, в результате чего рыльце контактирует с верхней частью пыльников [3; 5]. Клейстогамные цветки разных видов *Viola* отличаются между собой по характеру расположения на растении, форме, размерам, опушенности, степени редукции венчика и андроеца [1; 4; 6]. Следует отметить, что, несмотря на достаточную изученность явления клейстогамии в роде *Viola*, признаки клейстогамных цветков в систематике рода до настоящего времени не используются. Существуют лишь общие указания на то, что эти признаки могут служить диагностическими [1].

Большинство представителей рода *Viola* являются раннецветущими растениями, и их хазмогамное цветение непродолжительно. После прекращения хазмогамного цветения у фиалок продолжается рост побегов. У некоторых видов появляется новая генерация листьев, отличающихся от весенних более крупными размерами и формой листовой пластинки. В результате внешний вид растения сильно изменяется, и определение представителей рода *Viola* часто становится довольно затруднительным. В этой связи использование признаков клейстогамных цветков наряду с признаками

строения вегетативных органов может быть весьма эффективным для определения фиалок в летнее время.

**Материал и методика.** Нами проведено изучение морфологического строения клейстогамных цветков фиалок, произрастающих на территории Средней России с целью выявления характера изменчивости признаков и определения возможности их использования в качестве диагностических. Изучено 15 представителей рода *Viola* (12 видов и 3 гибрида): *V. mirabilis* L., *V. hirta* L., *V. collina* Bess., *V. odorata* L., *V. montana* L., *V. nemoralis* Kütz., *V. canina* L., *V. rupestris* F.W.Schmidt, *V. riviniana* Reichenb., *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. palustris* L., *V. epipsila* Ledeb. *V.* × *ruprechtiana* Borbas, *V.* × *braunii* Borbas, *V.* × *neglecta* F.W.Schmidt.

Сбор клейстогамных цветков осуществлялся летом 2010 и 2011 гг. на территории Московской, Ярославской, Тверской, Тульской, Владимирской и Рязанской областей. Клейстогамные цветки каждого вида взяты из разных ценопопуляций. Количество ценопопуляций зависело от характера распространения видов. Из каждой ценопопуляции исследовано по 10 цветков. Минимальное количество цветков – 10 шт. для редких видов (*V. montana*, *V. selkirkii*); максимальное количество цветков – 50 шт. для широко распространенных видов.

Клейстогамные цветки фиксировались в 70% спирте. Морфология цветков изучалась с использованием микроскопа МБС-10. Измерения проводились с помощью окуляра с линейкой.

**Результаты и обсуждение.** В ходе исследования нами определено, что клейстогамные цветки фиалок различаются по форме и размерам. Самые маленькие цветки округло-конической или более или менее яйцевидной формы характерны для видов секции *Viola*. Их длина обычно не более чем в два раза превышает ширину. У видов секции *Plagiostigma* Godr. цветки крупнее, они также имеют более или менее яйцевидную форму, но длина их примерно в два раза превышает ширину. У видов этих секций верхушка цветка притупленная или заостренная, придатки чашелистиков небольшие.

Остальные виды имеют конические или узко конические постепенно заостренные клейстогамные цветки, длина которых в два и более раз превышает ширину. Придатки чашелистиков хорошо развиты и часто располагаются почти под прямым углом плоскости чашелистика. Наиболее крупные цветки, длиной до 12 мм, мы наблюдали у *V. nemoralis* (таблица).

Строение цветков, форма и количество его частей также довольно заметно отличаются у различных представителей рода *Viola*. Чашечка цветка у всех исследованных видов представлена пятью чашелистиками. По форме чашелистиков выделяются виды секции

Plagiostigma и секции Viola. Для них характерны овальные, обратно яйцевидные или эллиптические чашелистики, с более или менее притупленной верхушкой.

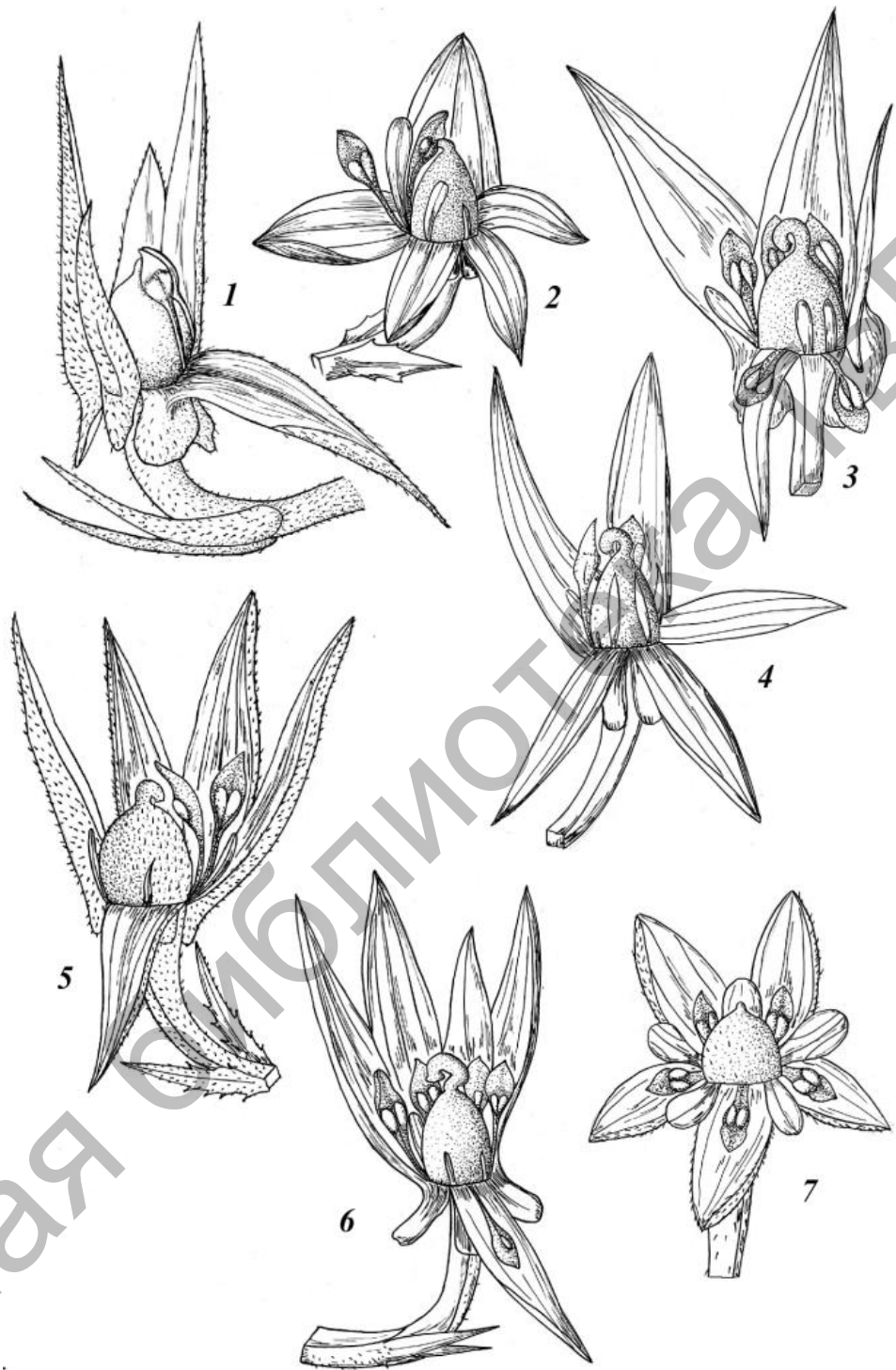
Т а б л и ц а  
Размеры клейстогамных цветков некоторых видов рода *Viola*

Вид	Длина цветка, мм	Диаметр цветка, мм
<i>V. mirabilis</i>	9,5±2,5	2,85±0,75
<i>V. hirta</i>	2,25±0,35	1,8±0,5
<i>V. collina</i>	2,2±0,4	1,75±0,25
<i>V. odorata</i>	2,75±1,25	1,5±0,5
<i>V. montana</i>	5,45±1,25	1,75±0,25
<i>V. nemoralis</i>	7,5±4,5	1,9±0,6
<i>V. canina</i>	5,0±2,0	1,45±0,55
<i>V. rupestris</i>	4,0±1,2	1,7±0,3
<i>V. riviniana</i>	4,5±1,5	2,0±0,5
<i>V. selkirkii</i>	4,6±0,4	1,6±0,1
<i>V. epipsila</i>	4,4±1,1	2,05±0,45
<i>V. palustris</i>	3,8±1,2	2,05±0,55
<i>V. ×ruprechtiana</i>	3,75±0,75	1,9±0,2
<i>V. ×braunii</i>	4,5±1,0	1,55±0,35
<i>V. ×neglecta</i>	3,75±0,75	1,3±0,2

У представителей других секций рода *Viola* чашелистики могут быть удлинённые, ланцетные, треугольно-ланцетные, треугольно-яйцевидные, на верхушке, как правило, заострённые.

Чашелистики исследованных видов могут быть в различной степени опушённые или голые. Наиболее густое опушение чашелистиков наблюдается у *V. rupestris* и *V. montana*. У видов секции *Viola* и у *V. canina* чашелистики могут быть опушены в различной степени. Очень редкое опушение имеется на чашелистиках *V. mirabilis*. У *V. selkirkii* и *V. epipsila* единичные волоски покрывают только придатки чашелистиков, причем, у *V. epipsila* этот признак выражен не всегда. Голые чашелистики характерны для *V. riviniana*, *V. nemoralis* и *V. palustris*.

Венчик в клейстогамных цветках фиалок может быть представлен различным количеством лепестков (от одного до пяти), либо вообще отсутствует (рис.1). Лепестки сильно недоразвиты по сравнению с венчиком хазмогамных цветков. Форма лепестков варьирует в пределах одного цветка. Нижний лепесток обычно крупнее остальных и отличается от них по форме; он может быть плоским или лодочковидным. Боковые и верхние лепестки более мелкие, иногда почти незаметные, узкие, линейные или ланцетные.



Р и с у н о к . Внутреннее строение клейстогамных цветков  
некоторых видов рода *Viola* L.:

1 – *V. montana*, 2 – *V. epipsila*, 3 – *V. mirabilis*, 4 – *V. canina*,  
5 – *V. rupestris*, 6 – *V. riviniana*, 7 – *V. hirta*

Наиболее развитый венчик мы наблюдали в цветках *V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata*. У этих видов венчик всегда представлен пятью лепестками; они довольно крупные и заметно отличаются друг от друга по форме. Нижний лепесток лодочковидный, более или менее яйцевидный; боковые лепестки обратно яйцевидные; верхние – эллиптические или обратно яйцевидные (у *V. hirta*, *V. collina*), либо узко обратно яйцевидные (*V. odorata*). В целом, венчик клейстогамных цветков видов секции *Viola* напоминает недоразвитый венчик хазмогамного цветка и отличается от него только размерами лепестков и отсутствием бородок на боковых лепестках.

Венчик, представленный пятью лепестками, характерен также для *V. palustris*. У этого вида лепестки в пределах венчика различаются по форме, но менее четко, чем у видов секции *Viola*. Верхние лепестки обычно линейные, часто почти нитевидные, боковые – линейные или узко обратно яйцевидные, нижний более или менее эллиптический или лопатчатый. По строению венчика *V. palustris* отличается от близкородственного вида *V. epipsila*, у которого верхние и боковые лепестки иногда полностью отсутствуют, в результате чего венчик представлен одним или тремя лепестками.

У таких видов как *V. canina*, *V. nemoralis*, *V. rupestris*, *V. riviniana* и *V. mirabilis* количество лепестков венчика варьирует от нуля до пяти. В составе венчика может сохраняться только нижний лепесток, нижний и боковые или нижний и верхние лепестки. Довольно часто имеются все пять лепестков. Из них наиболее развит нижний, а верхние и боковые обычно очень мелкие прозрачные, пленчатые. Указанные виды по степени редукции венчика различаются между собой. Отличия в основном наблюдаются на уровне секций и подсекций.

Так у *V. mirabilis* (секция *Mirabiles* (Nym. ex Borb.) Vl.Nikit.) количество лепестков венчика варьирует от двух до пяти. Верхние и боковые лепестки обычно линейные или ланцетные, нижний – яйцевидный или ланцетный, реже лодочковидный.

Венчик *V. rupestris* и *V. riviniana* (секция *Trigonocarpea* Godr., подсекция *Rosulantes* (Borb.) Juz.) обычно представлен пятью лепестками, очень редко некоторые лепестки отсутствуют. При этом у *V. rupestris* лепестки сильно недоразвитые, практически не отличающиеся друг от друга по форме: они обычно линейные или ланцетные, на верхушке округлые, реже заостренные. У *V. riviniana* лепестки более сформированные, более или менее различающиеся между собой: верхние лепестки линейные, боковые линейные, обратно яйцевидные или лопатчатые, нижний – линейный или более или менее овальный, лодочковидный, иногда с небольшим шпорцем.

Венчик *V. nemoralis* и *V. canina* (секция *Trigonocarpea* Godr., подсекция *Arosulatae* (Borb.) Juz.) обычно редуцирован. При этом у

*V. nemoralis* венчик в большинстве случаев полностью отсутствует, а у *V. canina* чаще сохраняется только нижний лепесток. Очень редко у данных видов сохраняются все пять лепестков. В этом случае лепестки *V. canina* линейные, а у *V. nemoralis* лепестки в пределах венчика могут различаться по форме: верхние линейные, боковые - линейные или обратно яйцевидные, нижний - линейный или более или менее овальный.

Полное отсутствие лепестков мы наблюдали у *V. montana* и *V. selkirkii*.

Андроцей в цветках фиалок представлен 2–5 тычинками (рис. 1). Тычинки располагаются вокруг пестика, придатки связников соприкасаются и образуют конус, полностью закрывающий столбик. Рыльце пестика при этом упирается в пыльники нижних тычинок. Тычинки, как правило, имеют хорошо развитые тычиночные нити, часто довольно длинные и тонкие, чего не наблюдается в хазмогамных цветках. Только у видов секции *Viola* тычиночные нити очень короткие, либо вообще отсутствуют. Придатки связников окрашены в оранжевый цвет, реже они прозрачные (*V. hirta*, *V. epipsila*, *V. selkirkii*).

У всех исследованных видов всегда сохраняются две нижние тычинки. Редукция нижних тычинок происходит очень редко. Такое явление мы наблюдали лишь в отдельных цветках *V. mirabilis*.

Верхние тычинки обычно сохраняются в количестве от одной до трёх. У таких видов как *V. montana*, *V. selkirkii* и *V. epipsila* верхние тычинки отсутствуют полностью. Данный признак позволяет отличать *V. montana* от остальных исследованных видов секции *Trigonocarpa*, а *V. epipsila* от близкородственного вида *V. palustris*, у которого иногда сохраняется одна верхняя тычинка с одним пыльником. Кроме того, в большинстве случаев верхние тычинки полностью редуцированы и у *V. rupestris*. Редко у этого вида сохраняются от одной до трех верхних тычинок, но тогда они сильно недоразвиты и имеют вид прозрачных плёночек с оранжевой верхушкой; пыльники отсутствуют, очень редко сохраняется один недоразвитый пыльник.

У видов секции *Viola*, *V. canina*, *V. nemoralis*, *V. riviniana*, и *V. mirabilis* верхние тычинки всегда сохраняются. Их количество равно трем, и лишь у *V. mirabilis* оно иногда сокращается до двух. При этом следует отметить, что у перечисленных видов верхние тычинки развиты в различной степени. Так у *V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata* и *V. mirabilis* верхние тычинки по форме не отличаются от нижних, они лишь немного мельче их; все тычинки обычно имеют по два развитых пыльника. У остальных видов верхние тычинки заметно отличаются от нижних. Так у *V. riviniana* пыльники верхних тычинок развиты в различной степени или отсутствуют, а у *V. canina* и *V. nemoralis* пыльники всегда отсутствуют, а сами верхние тычинки имеют вид

прозрачных плёночек с оранжевой верхушкой.

Гинецей в клейстогамных цветках, так же как и в хазмогамных, образован тремя сросшимися плодolistиками. Завязь пестика у разных видов отличается характером опушения. У видов секции *Viola* завязь может быть как голой, так и опушенной. Завязь *V. rupestris* обычно довольно густо опушена, очень редко опушение отсутствует. У остальных исследованных видов рода *Viola* завязь голая.

Строение столбика в целом сходно у всех исследованных видов и не имеет такого важного систематического значения как в хазмогамных цветках. У большинства исследованных видов столбик цилиндрический, равномерно утолщенный по всей длине или постепенно расширяющийся кверху, изогнут горизонтально или улиткообразно. Отверстие рыльца направлено в сторону или вниз и контактирует обычно с пыльниками нижних тычинок.

Некоторые отличия в строении столбика наблюдаются у *V. hirta* и *V. collina*. Столбик данных видов цилиндрический, равномерно утолщенный или слегка суживающийся кверху, слабо изогнутый или торчащий почти вертикально. Отверстие рыльца направлено в сторону и контактирует только с пыльниками нижних тычинок, либо направлено вверх и контактирует с пыльниками всех пяти тычинок.

В целом можно предположить, что строение столбика напрямую связано с редукцией андроеца в клейстогамных цветках фиалок. Так у видов с изогнутым столбиком, контактирующим с нижними тычинками, отпадает необходимость в наличии верхних тычинок, которые в опылении не участвуют. У этих видов верхние тычинки обычно сильно недоразвиты, имеют один пыльник, либо пыльники вообще отсутствуют, а сами тычинки представлены прозрачными плёночками. У *V. hirta* и *V. collina* столбик часто почти прямой и рыльце может контактировать с любой из пяти тычинок. У этих видов все пять тычинок всегда сохраняются и каждая имеет нормально развитые пыльники.

Изучение клейстогамных цветков гибридов фиалок показало, что у *V. × neglecta* и *V. × braunii* цветки по своему морфологическому строению занимают промежуточное положение между родительскими видами, а у *V. × ruprechtiana* цветок имеет точно такое же внешнее и внутреннее строение как у родительских видов. Нами замечено, что у *V. × ruprechtiana* в отличие от родительских видов наблюдается большее количество жилок на чашелистиках. Если у *V. palustris* и *V. epipsila* на чашелистиках имеется обычно три хорошо заметные жилки, то у *V. × ruprechtiana* их количество может достигать до семи.

**Заключение.** Результаты наших исследований показывают, что строение клейстогамных цветков заметно отличается у различных представителей рода *Viola*. В наибольшей степени виды различаются по

степени редукции венчика и андроцея. Наиболее четкие различия проявляются на уровне секций и подсекций.

Так цветки видов секции *Viola* четко отличаются наличием овальных, более или менее опушенных чашелистиков, хорошо развитым венчиком из пяти лепестков, наличием пяти тычинок с короткими тычиночными нитями и хорошо развитыми пыльниками и гинецеем с более или менее опушенной завязью и слабо изогнутым столбиком. При этом цветки этих видов расположены на лежащих цветоножках, часть цветков погружена в лесную подстилку.

Цветки *V. mirabilis* (секция *Mirabiles*) расположены на верхушке прямостоячих побегов. Чашелистики удлиненные, с хорошо развитыми придатками, венчик обычно из пяти лепестков, андроцей из пяти тычинок с длинными тычиночными нитями.

У видов секции *Trigonocarpa* клейстогамные цветки расположены в пазухах верхних и средних стеблевых листьев. В пределах данной секции наблюдаются явные отличия в строении цветков между парами видов: *V. canina* и *V. nemoralis* с одной стороны и *V. rupestris* и *V. riviniana* с другой.

Клейстогамные цветки *V. rupestris* и *V. riviniana* (подсекция *Rosulantes*) имеют венчик из пяти более или менее развитых лепестков. Признаки чашечки, андроцея и гинецея различаются у этих близкородственных видов. Так цветки *V. rupestris* характеризуются опушением чашелистиков и завязи и наличием в большинстве случаев только двух нижних тычинок с развитыми пыльниками. У *V. riviniana* чашелистики и завязь голые, тычинок обычно пять, при этом нижние тычинки немного крупнее верхних с хорошо развитыми пыльниками, пыльники верхних тычинок развиты в различной степени или отсутствуют.

В клейстогамных цветках *V. canina* и *V. nemoralis* (подсекция *Arosulatae*) венчик обычно отсутствует, а андроцей состоит из пяти тычинок, из которых развиты только нижние, верхние же имеют вид прозрачных пленочек.

Кроме того, среди исследованных видов подсекции *Arosulatae* по строению клейстогамных цветков выделяется *V. montana*. Чашелистики этого вида сильно опушены, венчик отсутствует, андроцей представлен только двумя нижними тычинками.

Представители секции *Plagiostigma* – *V. palustris* и *V. epipsila*, отличаются от остальных видов расположением цветков на ползучих побегах. Венчик клейстогамных цветков обычно представлен пятью лепестками, а андроцей – двумя нижними тычинками. При этом венчик *V. palustris* всегда состоит из пяти лепестков, а у *V. epipsila* верхние и боковые лепестки иногда могут отсутствовать. Кроме того, у *V. palustris* может сохраняться одна из верхних тычинок, чего нам не приходилось



наблюдать у *V. epipsila*. Следует также отметить, что чашелистики *V. palustris* всегда голые, а у *V. epipsila* они могут иметь единичные волоски на придатках. Столбик *V. palustris* чаще изогнут крючковидно, так что отверстие рыльца направлено вниз; столбик *V. epipsila* обычно изогнут под прямым углом и отверстие рыльца направлено в сторону.

Единственный представитель секции Adnatae (W.Beck.) V. Nikit. – *V. selkirkii* имеет клейстогамные цветки расположенные на прямостоячих цветоножках в пазухах розеточных листьев. Чашелистики с единичными волосками на придатках, венчик полностью отсутствует, андроцей состоит из двух хорошо развитых нижних тычинок.

Таким образом, результаты нашего исследования противоречат ранее выдвинутому утверждению о том, что в строении цветков *V. mirabilis*, образующихся на верхушке прямостоячих побегов и цветков *V. epipsila*, располагающихся на ползучих побегах, нет никакой разницы [2].

Следует отметить, что диагностическое значение может иметь вся совокупность признаков клейстогамных цветков, а не отдельные признаки строения чашечки, венчика, андроеца и гинецея. Данные признаки вполне можно использовать при определении видов рода *Viola* в летнее время наряду с признаками строения вегетативных органов.

#### Список литературы

1. Безделева Т.А. Диагностические признаки клейстогамных цветков фиалок // Актуальные вопросы ботаники: тез. докл. делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1988. С. 13.
2. Верецагина В.А. Эмбриология некоторых клейстогамных фиалок // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 8. С. 1147–1156.
3. Елисафенко Т.В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 6. С. 66–73.
4. Немирова Е.С., Гаврилова С.Е. Род *Viola* L. флоры Московской области. 2-е изд., перераб. и доп. Ставрополь: АГРУС, 2010. 304 с.
5. Юзепчук С.В. Фиалковые – *Violaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. Т. 15. С. 350–452.
6. Uphof J. Cleistogamie flowers // Bot. Rev. 1938. Vol.4, №1. P. 21–49.

**SIGNS OF THE STRUCTURE CLEISTOGAMOUS FLOWERS  
ON THE CLASSIFICATION OF VIOLA**

**S.E. Gavrilova**

Engineering Geology, Moscow

The article presents the results of a study of morphological characters cleistogamous flowers of some species of the genus *Viola*. It is established that the structure of cleistogamous flowers of different species differs markedly. The most distinct differences are manifested at the level of sections and subsections.

**Keywords:** *Viola, cleistogamous flowers, cleistogamy.*

*Об авторах:*

ГАВРИЛОВА Светлана Евгеньевна—кандидат биологических наук, инженер-лаборант отдела лабораторных исследований, ООО «Инженерная геология», Москва, ул. Бойцовая, д. 27, e-mail: s-e-gavrilova@rambler.ru