

## БОТАНИКА

УДК 581.41.543

### **ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И РАЗВИТИЕ *VIOLA XANTHOPETALA* NAKAI В ОНТОГЕНЕЗЕ**

**Т.А. Безделева**

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

*Viola xanthopetala* Nakai – короткокорневищно-кистекарневой травянистый поликарпик с розеточным побегом. Для вида характерна розеточная моноподиальная модель побегообразования. Выявлено две жизненные формы, отличающиеся по ритму сезонного развития. К первой жизненной форме относятся весеннезеленые растения, заканчивающие вегетацию в конце мая – начале июня и являющиеся эфемероидами. Ко второй жизненной форме относятся весенне-летнезеленые особи, которые вегетируют в течение всего сезона. В онтогенезе *Viola xanthopetala* выделено 4 периода и 8 возрастных состояний.

**Ключевые слова:** *жизненные формы, онтогенез, ритм сезонного развития, побег, корневище.*

**Введение.** Фиалка желтолепестковая, *Viola xanthopetala*, относится к подроду *Chamaemelum* (Ging.) Juz. рода *Viola* (сем. *Violaceae*). На Российском Дальнем Востоке (РДВ) данный вид распространен только на самом юге Приморского края (Хасанский, Надеждинский и Уссурийский р-ны). За пределами РДВ встречается в Китае, на Корейском полуострове и в Японии. Обитает на сухих и скалистых склонах в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах (Безделева, 1987, 2006). Севернее от обсуждаемого вида распространен близкий к нему вид *Viola orientalis*, отличающийся опушенными плодами, числом и размерами листьев (Безделева и др. 2006). Виды декоративны: зацветая рано весной (в конце марта – апреле), образуют красивые ярко желтые, солнечные аспекты и могут быть рекомендованы для озеленения придомовых территорий, парков и скверов (рис.1).

*V. xanthopetala* и *V. orientalis* – многолетние травянистые растения с укороченным эпигеогенным корневищем и моноподиально нарастающим розеточным побегом. Верхушечная почка никогда не дает начало генеративным органам. Удлиненные, прямостоячие, моноциклические генеративные побеги выходят из пазухи чешуевидных и ассимилирующих листьев розеточного побега.

Онтогенез и биологические особенности ряда сибирских и дальневосточных фиалок рассмотрены в статьях М.В. Раковой (1980, 1985), М.В. Раковой и Р.И. Коркишко (1991), Т.В. Богомоловой (1984),

Т.А. Безделева и А.Б. Безделевым (2002), Т.В. Елисафенко и Г.П. Семенов (2004). Однако жизненные формы (ЖФ), онтогенез, ритм сезонного развития и биологические особенности *V. xanthopetala* и *V. orientalis* остаются неизученными. Так как цикл развития особей у этих видов одинаков, мы рассмотрим их онтогенез и ритм сезонного развития на примере *V. xanthopetala*.



Рис. 1. Цветущие особи *Viola xanthopetala*: А — аспект *V. xanthopetala* в широколиственном лесу; Б — цветущие особи *V. xanthopetala*

**Методика.** В основу работы легли материалы наблюдений, проводившихся в течение полевых сезонов 2000-2005 и 2014 гг. в

хвойно-широколиственных и широколиственных лесах окрестностей г. Владивостока. В маршрутах собирался гербарный и живой материал разновозрастных особей фиалки желтолепестковой, проводились наблюдения по ритму ее сезонного развития. Кроме того, при исследовании использовался гербарий Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН (VLA). Структурные особенности растений изучались с помощью бинокулярной лупы.

Исследования жизненной формы *V. xanthopetala* и ее становление в онтогенезе проводились по общепринятым методикам Т.А. Работнова (1950) и И.Г. Серебрякова (1962, 1964); ритм сезонного развития изучался по методике И.Г. Серебрякова (1947). Основное внимание уделялось изучению структуры надземных и подземных органов фиалки в разновозрастных состояниях и ритма ее сезонного развития.

**Результаты и обсуждение.** В онтогенезе *V. xanthopetala* выделено 4 периода: латентный, предгенеративный, генеративный и постгенеративный. Онтогенез полночленный и включает все возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное и сенильное.

Латентный период. Плоды фиалки – желтолепестковой коробочки. Размер плодов – 8-14 мм. Длина коробочек первой генерации – 12-14 мм, плодов второй генерации – 8-9 мм. В крупных коробочках *V. xanthopetala* развивается (12) 21-29 (30), а в мелких – 12-16 семян. Обычно плоды фиалок трехстворчатые, однако нами неоднократно отмечались 4-створчатые коробочки.

Семена *V. xanthopetala* созревают в конце мая – начале июня. Коробочки фиалок по созревании семян растрескиваются на 3(4) створки. Стенки створок, подсыхая, начинают сближаться и выталкивают семена, которые под давлением разлетаются на расстояние до 3-4 метров. Семена светлые, яйцевидные, тупые на верхушке, с небольшим придатком, 2,5 мм длины и 1,2-1,8 мм ширины (рис. 2). Вес 1000 сырых свежесобранных семян – 4,5 г, сухих – 2,6 г.



Р и с . 2 . Семена *V. xanthopetala*.

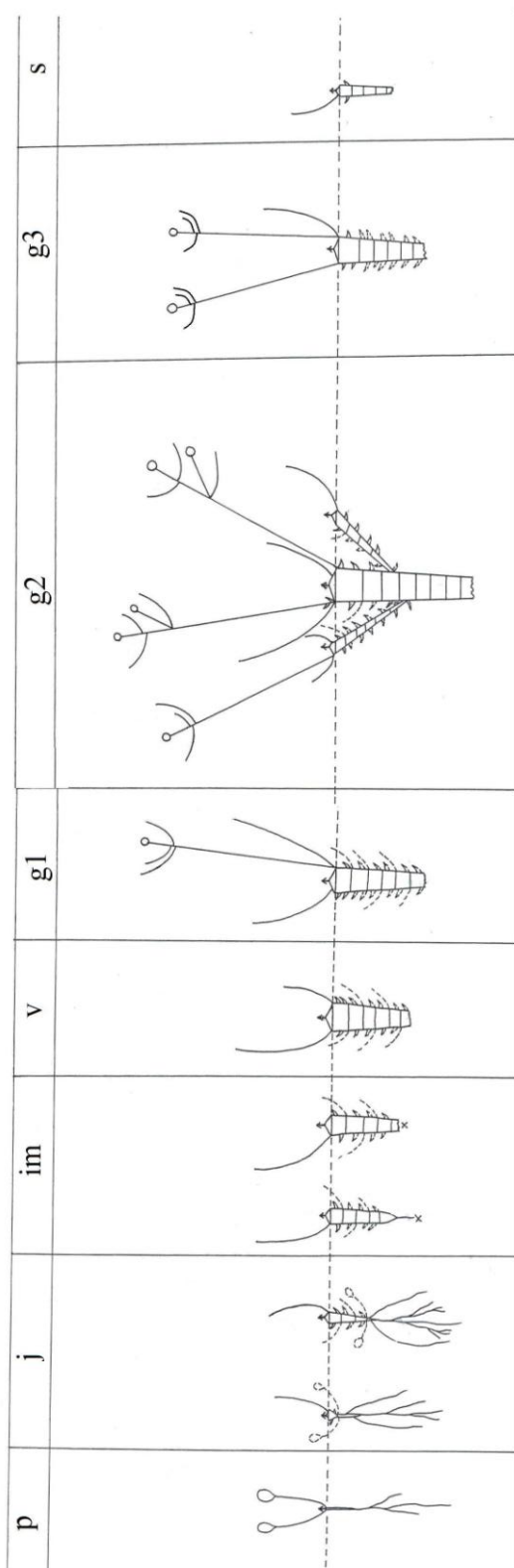


Рис. 3. Возрастной ряд *Viola xanthopetala*

p – проросток, j – ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное, сенильное возрастные состояния

Условные обозначения:

- ☞ - чешуевидные листья
- ☞☞ - ассимилирующие листья
- ♀ - отдельный цветок
- ↑ - почка
- ☞☞☞ - отмершие органы

Предгенеративный период. *Проросток.* Семена прорастают в конце апреля – начале мая. Прорастание надземное, гипокотиллярное – на дневную поверхность выносятся 2 длинночерешковые семядоли: черешок семядоли 1,6-2,5 см длины, листовая пластинка 4-0,7 см длины и 0,3-0,45(0,5) см ширины, обратнойцевидной или почти округлой формы, в основании клиновидно суженная в черешок, на верхушке округлая. Гипокотиль – 1-2(2,5) мм дл. Главный корень стержневой, 1,3-3,5 см длины, с одним-двумя зачатками боковых корней (рис. 3). Гипокотиль слабо отличим от главного корня; иногда от него отходит придаточный корень 1,5-2 мм длины. Основания черешков семядолей слегка расширены и между ними находится верхушечная почка проростка.

В состоянии проростка растение остается до конца вегетации, которая у данного вида заканчивается в конце мая – начале июня. Затем семядоли отмирают и растение переходит в состояние покоя.

*Ювенильные растения.* На следующий год растение переходит в ювенильное возрастное состояние, которое может длиться от одного до нескольких лет. Рано весной (в апреле месяце) верхушечная почка проростка или годичного побега последующих лет развития трогается в рост и дает начало побегу данного года вегетации. Годичный побег розеточный, на нем развивается 2-(3) чешуевидных листа и 1 ассимилирующий. Ассимилирующий лист длинночерешковый, 3,4-4,5 см длины. Листовая пластинка округлая, до 0,9 см длины и 0,8 см ширины. Ювенильные растения стержнекорневые. Главный корень достигает 4,8-5,6 см длины и 0,1 см в диаметре с несколькими ветвящимися боковыми корнями. От годичных приростов побега отходят придаточные корни, часто не отличающиеся по размеру от главного. К концу вегетации (в конце мая – начале июня) в верхушечной почке розеточного годичного побега закладываются зачатки побега будущего года. Особям в ювенильном возрастном состоянии характерно моноподиальное нарастание побега.

*Имматурные растения.* В имматурном возрастном состоянии у *V. xanthopetala* наблюдается отмирание главного корня. Растение продолжает нарастать моноподиально, формируя ежегодно розеточные побеги. Годичные приросты розеточных побегов образуют укороченное эпигеогенное корневище, которое нарастая на верхушке, одновременно отмирает в основании. От корневища отходит несколько придаточных корней 4,4-4,8 см длины и 0,06-0,11 см толщины. Главный корень иногда частично сохраняется до конца имматурного возрастного состояния. Если главный корень отмер полностью, то абсолютный возраст установить практически невозможно. У таких особей определялся собственный возраст, т.е. возраст сохранившейся части корневища (Бородина, 1968; Петрова, 1978). Собственный возраст имматурных особей составляет 4-5(6) лет.

У имматурных растений увеличиваются размеры, и изменяется форма листьев. Лист длинночерешковый. Длина листового черешка до 4,9 см. Листовая пластинка яйцевидная, на верхушке приостренная, 1,0-1,4 см длины и 0,8-0,9 см ширины.

Таким образом, в этом возрастном состоянии отмирает главный корень и формируется короткокорневищно-кистекопневая подземная структура, а также наблюдается увеличение размеров надземных и подземных органов.

*Виргинильные растения.* В виргинильном возрастном состоянии наблюдается дальнейшее увеличение размеров и числа надземных и подземных органов. Моноподиально нарастающий розеточный побег несет 2-3(4) чешуевидных и 1, изредка 2, ассимилирующих листа. В пазухах чешуевидных листьев иногда закладываются почки, остающиеся некоторое время спящими. Ассимилирующий лист в этом возрастном состоянии значительно отличается по размеру: длина черешка до 6,5 см, листовая пластинка яйцевидная, либо широко-яйцевидная, с плоским усеченным основанием, приостренной верхушкой и пильчатым краем, до 7 см длины и до 4,1 см ширины, т.е. значительно крупнее листьев особей предшествующего возрастного состояния. С нижней стороны хорошо заметны 3 жилки, отходящие от черешка. Корневище укороченное, ортотропное, возраст – 7-8 лет. Хорошо видны годовичные приросты, между которыми образуются перетяжки: годовичный прирост в основании тоньше, чем на верхушке. Длина корневища – 2-2,3 см, толщина в основании – 0,1 см, на верхушке – 0,5 см. От корневища отходит до 10 и более придаточных корней. Корни светлые, слегка утолщенные, диаметром до 1,5 мм. На последнем годовичном приросте придаточные корни часто отсутствуют.

В предгенеративном периоде формируется одноосное растение; особи во всех возрастных состояниях моноцентрические, т.к. не ветвятся и остаются вегетативно неподвижными.

Генеративный период. *Молодые генеративные растения.* После накопления достаточного количества питательных веществ особи *V. xanthopetala* зацветают и переходят в молодое генеративное состояние.

В генеративном состоянии мы также можем определить только относительный (собственный) возраст особи. Главный побег остается розеточным, нарастает моноподиально, формируя первичный одноосный побег. В основании годовичного побега располагается 2-3 чешуевидных листа, а выше – зеленые ассимилирующие: 2 хорошо развитых и один зачаточный. Побег заканчивается верхушечной почкой, которая никогда не формирует генеративных органов. Генеративный побег боковой и выходит из пазухи нижнего ассимилирующего листа розеточного побега. Генеративный побег удлиненный моноциклический, прямостоячий, несет 3 ассимилирующих листа в своей верхней части и 1 верхушечный цветок. В конце вегетации

генеративный побег полностью отмирает. В пазухе чешуевидных листьев главного побега закладываются почки, которые некоторое время остаются спящими.

Изучение структуры генеративных особей фиалки желтолепестковой показало, что у данного вида присутствуют моноподиальная розеточная модель побегообразования, т.е. верхушечная почка главного побега постоянно нарастает моноподиально, формируя годовичные розеточные побеги. Генеративные же побеги формируются в пазухах чешуевидных и ассимилирующих листьев главного побега. Особи в данном возрастном состоянии остаются моноцентрическими, вегетативно неподвижными.

Моноподиальная розеточная модель побегообразования характерна для большинства дальневосточных фиалок. Отличие заключается в том, что у одних видов (*V. collina* Bess., *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. alisoviana* Kiss, *V. variegata* Fisch. ex Link и др.) из пазухи розеточных листьев выходят одиночные цветки, а у других видов (*V. xanthopetala*, *V. orientalis*, *V. sachalinensis* Boissieu, *V. verecunda* A. Gray, *V. brachysepala* Maxim. и пр.) – удлиненные побеги. Модели побегообразования для фиалок описаны Т.И. Серебряковой и Т.В. Богомоловой (1984). Трудно не согласиться с М.В. Марковым (1990), который считает, что розеточность играет важную роль в жизни растений, будучи способом быстрого наращивания ассимиляционной поверхности за счет экономии на росте междоузлий.

*Средневозрастные генеративные растения.* В средневозрастном генеративном состоянии особи *V. xanthopetala* достигают максимального развития. Относительный возраст корневища 8-10 лет, длина до 4,9 см, толщина до 0,8 см. Прирост последнего года вегетации до 0,9 см. С возрастом наблюдается увеличение годовичного прироста осевой части побега. Корневище может быть вертикальным, а в результате контрактильной деятельности корней – также восходящим или даже частично горизонтальным. От корневища отходит большое число слегка утолщенных придаточных корней до 10 см длины. Таким образом, по структуре подземных органов *V. xanthopetala* можно охарактеризовать как короткорневищно-кистекорневое растение.

Годичный побег средневозрастных генеративных особей остается розеточным; на нем развивается 2-3 чешуевидных и 2-3 ассимилирующих листа. В пазухе чешуевидных листьев закладываются почки, часть из которых дает начало генеративным побегам, часть же слаборазвитых почек остается спящими. Во взрослом генеративном состоянии спящие почки, расположенные на корневище, трогаются в рост, дают начало новым побегам, приводящим к ветвлению особи. Новые боковые побеги в течение всего цикла развития также нарастают моноподиально. В результате ветвления образуется несколько центров

побегообразования и формируется полицентрическая или неявно полицентрическая особь.

В рассматриваемом возрастном состоянии для описываемого вида также характерна моноподиальная розеточная модель побегообразования. На особи развивается до 3-4 генеративных побегов, часть из которых выходит из пазухи чешуевидных листьев, а остальные – из пазухи ассимилирующих. Генеративный побег прямостоячий, удлинённый, в основании несет 2-3 чешуевидных, ближе к верхушке 3 ассимилирующих листа и верхушечный цветок. Зачастую в данном возрастном состоянии в пазухе нижнего ассимилирующего листа генеративного побега, который в данном случае оказывается несколько удалённым от остальных листьев, также развивается одиночный цветок.

В конце вегетации верхушечную почку главного побега окружает 2 чешуевидных листа. В пазухе нижнего чешуевидного листа уже хорошо заметен зачаток генеративного побега будущего года вегетации, на котором хорошо видны зачатки листьев. Верхний чешуевидный лист окружает конус нарастания с зачатками двух листьев. Очевидно, что уже в середине мая текущего года идет формирование побега будущего года вегетации.

В конце мая – начале июня у *V. xanthopetala* созревают плоды и семена, отмирают боковые генеративные побеги, листья розеточных побегов и большинство особей переходит в состояние покоя. Однако заканчивают вегетацию не все особи, часть из них продолжает вегетацию в течение всего лета. Вид ведет себя как гемиэфмероид, имеющий по ритму сезонного развития 2 жизненные формы: весеннезеленого растения и весенне-летнезеленого. Основная часть особей, отмирая в конце мая – начале июня, является истинными эфмероидами. Подобный ритм развития характерен также для *V. orientalis* и отмечается для *V. unijuga* – вида, близкого *V. xanthopetala* (Богомолова, 1984).

Таким образом, удалось выявить у *V. xanthopetala* и *V. orientalis* по 2 жизненные формы: (1) весенне-зеленый короткокорневищно-кистекокорневой моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным поликарпическим главным побегом и удлинённым прямостоячим, моноциклическим боковым генеративным побегом (Безделев, Безделева, 2006) и (2) весенне-летнезеленый короткокорневищно-кистекокорневой моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным поликарпическим главным побегом и удлинённым моноциклическим боковым генеративным побегом. Корневище у обеих жизненных форм укороченное эпигеогенное, а побег розеточный моноподиально нарастающий и отличаются жизненные формы только по ритму сезонного развития.

*Старые генеративные растения.* В данном возрастном состоянии у *V. xanthopetala* уменьшается число генеративных побегов,



развивающихся на особи; верхушечная почка главного побега нередко отмирает, а нарастание особи происходит за счет боковых побегов, формирующихся из спящих почек, расположенных на корневище. Одни из этих побегов достигают генеративного состояния, другие же до конца жизни остаются вегетативными. Генеративный побег выходит из пазухи розеточного листа главного побега или одного из побегов, развившихся из спящих почек. Отмирание верхушечной почки главного побега ускоряет старение особи (Работнов, 1950). Кроме того у стареющих особей резко ослабевает корневая система: уменьшается число и размеры придаточных корней, отходящих от корневища.

**Постгенеративный период.** *Сенильные растения* слабо развиты: особи прекращают формирование генеративных побегов, корневища у них короткие и тонкие, с несколькими слабо развитыми придаточными корнями. Одновременно уменьшаются размеры листьев, которые напоминают листья разновозрастных особей предгенеративного периода.

**Заключение.** Исследование онтогенеза и ритма сезонного развития *V. xanthopetala* показало, что вид имеет 2 жизненные формы, отличающиеся по ритму сезонного развития.

Первая жизненная форма – весеннезеленый короткокорневищно-кистекорневой травянистый поликарпик с моноподиально нарастающим поликарпическим розеточным главным побегом и пазушными удлинёнными моноциклическими генеративными побегами.

Вторая жизненная форма – весенне-летнезеленый короткокорневищно-кистекорневой травянистый поликарпик с моноподиально нарастающим поликарпическим розеточным главным побегом и пазушными удлинёнными моноциклическими генеративными побегами. Многолетние наблюдения показали, что большинство особей *V. xanthopetala* – эфемероиды, т.е. преобладает первая жизненная форма.

Данному виду характерна моноподиальная розеточная модель побегообразования. Годичные приросты моноподиально нарастающего розеточного побега формируют укороченное эпигеогенное корневище, от которого отходит несколько утолщенных придаточных корней.

На протяжении большей части онтогенеза особи изучаемого вида остаются моноцентрическими и только во взрослом генеративном состоянии бывают полицентрическими или неявно полицентрическими.

### Список литературы

- Безделева Т.А. 1987. Сем. Фиалковые – Violaceae Batsch // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 2. С. 93-131.
- Безделева Т.А., Безделев А.Б. 2002. Онтоморфогенез жизненной формы *Viola selkirkii* (Violaceae) // Интродукционные центры Дальнего Востока России: итоги исследований: материалы первой отчет. сессии регион. Совета ботан. садов Дальнего Востока (10-11 окт. 2001 г., Владивосток). Владивосток: Дальнаука. С. 9-16.
- Безделева Т.А., Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Кожевникова З.В. 2006. Семейство Фиалковые – Violaceae. Владивосток: Дальнаука. С. 96-107.
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 295 с.
- Богомолова Т.В. 1984. К биологии фиалки одноцветковой (*Viola uniflora* L.) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. Т. 89. Вып. 6. С. 99-195.
- Бородина А.П. 1968. Большой жизненный цикл плосколистного крестовника в субальпийском поясе Западного Закавказья // Биол. науки. Вып. 3. С. 65-76.
- Елисафенко Т.В., Семенова Г.П. 2004. Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* L. (Violaceae) в культуре // Бот. журн. Т. 89. № 6. С. 986-998.
- Марков М.В. 1990. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Изд-во Казанского университета. 186 с.
- Петрова Е.Ф. 1978. Особенности развития скополии карнеолистной (*Scopolia carniolica* Jacq.) и влияние промышленных заготовок на возрастной состав популяций // Биол. науки. Вып. 3. С. 90-97.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в стационарных геоботанических исследованиях // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер.3. Геоботаника. Вып. 6. С. 112-120.
- Ракова М.В. 1980. О редком дальневосточном виде фиалки *Viola rossii* Hemsl. (Violaceae) // Бот. журн. Т. 65. № 7. С. 994-1000.
- Ракова М.В. 1985. Редкий вид фиалки *Viola hirtipes* S. Moore (Violaceae) Южного Приморья // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток. С. 171-180.
- Ракова М.В., Коркишко Р.И. 1991. Фиалка хасанская – *Viola chassanica* Korkischko // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. С. 135-145.
- Серебряков И.Г. 1947. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. Моск. ун-та. № 6. С. 75-108.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 277 с.
- Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука. Т. 3. С. 146-205.
- Серебрякова Т.И., Богомоллова Т.В. 1984. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae) // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 729-742.

**LIFE FORMS AND DEVELOPMENT OF  
*VIOLA XANTHOPETALA* NAKAI IN ONTOGENY**

**T.A. Bezdeleva**

Botanical Garden Institute of Far East Branch of RAS, Vladivostok

*Viola xanthopetala* is a short rhizomatous-fimbriose root system herbaceous polycarpic species with the rosette shoot. The species is characterized by rosette monopodial way of shooting. Two life forms of *V. xanthopetala*, varying in the rhythms of seasonal development, are revealed: (1) spring-green ephemeroïd, finishing its vegetation at the end of May – early June and (2) summer-green plant, vegetating throughout the entire season. Ontogeny of *Viola xanthopetala* can be split into four periods and eight age stages.

**Keywords:** *life forms, ontogeny, rhythm of seasonal development, shoot, rhizome.*

*Об авторах:*

БЕЗДЕЛЕВА Тамара Аркадьевна – кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории криптогамной биоты, ФГБОУ ВПО Ботанический сад-институт ДВО РАН, 690024, Владивосток, ул. Маяковского, д. 142, e-mail: niimt@niimt.ru.

Безделева Т.А. Жизненные формы и развитие *Viola xanthopetala* Nakai в онтогенезе / Т.А. Безделева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 3. С. 66-76.