

УДК 577.19

**Немирова Е.С.<sup>1</sup>, Гаврилова С.Е.**

<sup>1</sup>Московский государственный областной университет

<sup>2</sup>ООО «Инженерная Геология» (г. Москва)

## ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ОСНОВНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ РОДА VIOLA L.

**E. Nemirova<sup>1</sup>, S. Gavrilova<sup>2</sup>**

Moscow State Regional University

Engineering Geology Ltd. (Moscow)

### EVOLUTION OF THE MAIN MORPHOLOGICAL AND ANATOMIC FEATURES OF THE GENUS VIOLA L.

*Аннотация.* В статье рассматриваются вопросы эволюции рода *Viola* L. На основе изучения основных морфологических и анатомических особенностей выделены морфогенетические ряды, отражающие наиболее вероятные направления эволюции рода *Viola* L., такие, как: формирование на базе основных моделей побегообразования различных жизненных форм в ходе расширения ареала и заселения новых фитоценозов; совершенствование вегетативных органов для обеспечения наиболее комфортного существования в определенных экологических условиях; совершенствование генеративных органов для осуществления наиболее эффективного опыления.

*Ключевые слова:* *Viola* L., направления эволюции, морфогенетические ряды.

*Abstract.* The problems of evolution of the *Viola* L. genus species are considered. Studying the main morphological and anatomic features has made it possible to identify the morphogenetic ranks reflecting the most probable directions of *Viola* L. species evolution, such as formation (on the basis of the main models of sprout formation) of various vital forms during expansion and organization of new plant communities; improvement of vegetative bodies for ensuring the most comfortable existence under certain ecological conditions; improvement of generative bodies for implementation of the most effective pollination.

*Key words:* *Viola* L., directions of evolution, morphogenetic ranks.

Сравнительное изучение видов рода *Viola* L., основанное на анализе морфолого-анатомических признаков вегетативных и генеративных органов, а также особенностей экологии и географического распространения, позволило выделить основные морфогенетические ряды, отражающие наиболее вероятные направления эволюции в пределах рода:

- 1) кустарники → полукустарники → полукустарнички → многолетние травянистые растения → однолетние травянистые растения;
- 2) двухосно-трехосные растения → строго двухосные или строго трехосные растения (побеги дифференцированы на скелетные и цветоносные);
- 3) двухосно-трехосная модель побегообразования с цветоносными главным и боковыми побегами → двухосно-трехосная с цветоносными боковыми побегами и вегетативным главным побегом → безрозеточная;
- 4) двухосно-трехосная модель побегообразования с цветоносными главным и боковыми побегами → розеточная с цветоносным главным побегом → розеточная с розеточным и корневищно-розеточными побегами → корневищная;
- 5) эпигеогенные корневища → гипогеогенные корневища;
- 6) система главного корня → придаточная корневая система;
- 7) листовая пластинка овальная → яйцевидная → сердцевидная → почковидная;

- 8) листовая пластинка голая → листовая пластинка опушенная;
- 9) листовая пластинка амфистоматическая → листовая пластинка гипостоматическая;
- 10) черешки с небольшими ребрами → черешки с выраженными ребрами → крылатые черешки;
- 11) прилистники цельные → прилистники раздельные;
- 12) стебель без воздушной полости в центре → с воздушной полостью в центре;
- 13) стебли одиночные → стебли многочисленные;
- 14) цветоножка без воздушной полости в центре → с воздушной полостью в центре;
- 15) наличие хазмогамных цветков → наличие хазмогамных и клейстогамных цветков;
- 16) хазмогамные цветки без запаха → хазмогамные цветки с запахом;
- 17) придатки чашелистиков хазмогамных цветков небольшие → придатки чашелистиков крупные, хорошо выраженные;
- 18) все лепестки венчика окрашены одинаково → окраска лепестков варьирует в пределах цветка;
- 19) лепестки без бородак → лепестки с бородаками;
- 20) шпорец длинный → шпорец короткий;
- 21) нектарники длинные S-образно изогнутые или шпорецевидные → нектарники короткие бородавкообразные;
- 22) столбик прямой, равномерно утолщенный по всей длине → столбик булавовидно утолщен → столбик шаровидно утолщен;
- 23) головка столбика гладкая → головка столбика с различными выростами — сосочками и волосками, приплюснутая, окаймленная с боков или раздвоенная;
- 24) полуклейстогамные цветки → клейстогамные цветки, напоминающие несформировавшийся хазмогамный цветок → клейстогамные цветки, отличающиеся по строению от несформировавшихся хазмогамных цветков;
- 25) коробочки ксерохазические → коробочки гигрохазические;

- 26) коробочки голые → коробочки опушенные;
- 27) семена с небольшим ариллусом → семена с крупным ариллусом;
- 28) растения диплохорные → автохорные; диплохорные → мирмекохорные;
- 29) семенное возобновление → семенное и вегетативное возобновление;
- 30) мезофиты → мезоксерофиты; мезофиты → мезогигрофиты.

Выделенные морфогенетические ряды отражают наиболее вероятные направления эволюции в пределах рода *Viola*, к которым мы относим:

- формирование на базе основных моделей побегообразования различных жизненных форм в ходе расширения ареала и заселения новых фитоценозов;
- совершенствование вегетативных органов для обеспечения наиболее комфортного существования в определенных экологических условиях;
- совершенствование генеративных органов для осуществления наиболее эффективного опыления [3].

Эволюция рода *Viola* и образование новых видов происходили в ходе расширения ареала рода, освоения новых местообитаний и приспособления к жизни в различных экологических условиях. Мы придерживаемся общего мнения о том, что предковыми формами фиалок были кустарники, произрастающие в тропиках [4]. Затем, через полукустарниковую жизненную форму, в процессе приспособления к существованию в сезонном климате осуществлялся переход к многолетним травянистым растениям, а затем — и к однолетним. Первыми представителями рода *Viola* мы считаем мезофитные виды, обитающие в лесах. Именно от них в дальнейшем произошли ксерофитные и гигрофитные виды, заселявшие вновь возникающие фитоценозы — луга, степи, болота и т. д.

По вопросу эволюции жизненных форм фиалок мы придерживаемся точки зрения, что наиболее древней в роде *Viola* является моноподиальная розеточная модель, представленная тремя вариантами: двухосным,

трехосным и двухосно-трехосным [5]. Эволюция моделей побегообразования в пределах рода шла в двух направлениях. Первое показывает переход от двухосно-трехосных растений (*V. mirabilis* L.) к строго двухосным (секции *Viola*, *Adnatae* (W.Beck.) V.I. Nikit., *Ictasion* Juz. ex Tzvel.) за счет сохранения только главного укороченного соцветия и полной утраты боковых. Второе направление эволюции показывает переход от двухосно-трехосных растений к строго трехосным (секция *Trigonocarpea* Godr. подсекция *Rosulantes* (Borb.) Juz., секция *Dischidium* (Ging.) V.I. Nikit.) за счет потери способности к формированию главного соцветия, превращения скелетного побега в чисто вегетативный и сохранения только боковых цветоносов. Позже на основе разных вариантов моноподиальной розеточной модели сформировались моноподиальная длиннопобеговая (секция *Plagiostigma* Godr.) и симподиальная длиннопобеговая секция (секция *Trigonocarpea* подсекция *Arosulatae* (Borb.) Juz.) модели побегообразования. В результате приспособления к различным экологическим условиям на базе основных моделей побегообразования возникают разнообразные жизненные формы фиалок. При этом розеточная жизненная форма с ползучими боковыми побегами является вторичной и происходит от чисто розеточной.

На наш взгляд исходным типом корневой системы видов рода *Viola* является система главного корня [5]. Придаточная корневая система является более прогрессивной, поскольку обеспечивает большую поверхность соприкосновения с окружающей почвенной средой, что отражает общее направление эволюции растений в связи с их выходом на сушу. Исходным типом корневища у фиалок, по-видимому, можно считать эпигеогенное корневище, к образованию которого приводит полегание гипокотыля на ранних этапах онтогенеза у многих видов подрода *Viola*. При этом у некоторых видов из спящих почек на эпигеогенном корневище первого порядка развиваются гипогеогенные корневища второго порядка, в результате форми-

руется ветвящаяся смешанная система корневищ (*V. hirta* L., *V. collina* Bess.). По нашему мнению, разветвленное корневище является более эволюционно продвинутым в сравнении с неветвящимся, поскольку на нем формируется большее количество придаточных корней. Кроме того, на верхушках разветвленного корневища образуется, как правило, несколько надземных побегов, в то время как растения с неветвящимся корневищем имеют обычно один надземный побег. Образование нескольких надземных стеблей и их ветвление приводит в свою очередь к формированию большего количества листьев, что способствует значительному увеличению поверхности соприкосновения с воздушной средой. В связи с этим одним из направлений эволюции в пределах рода *Viola* можно считать переход от растений с одним олиственным стеблем к растениям с несколькими стеблями.

Эволюция стебля, черешков, цветоножек, по-видимому, шла в направлении увеличения прочности данных органов, которая достигается за счет появления ребер и крыльев, где обычно располагается механическая ткань. Наличие воздушной полости внутри стеблей, черешков и цветоножек является прогрессивным признаком, поскольку полые органы обладают такой же прочностью, как и заполненные, но при этом расходуется меньшее количество материала [3].

Эволюция листовой пластинки, вероятно всего, шла по пути увеличения фотосинтезирующей поверхности за счет изменения формы от овальной до почковидной. Большая фотосинтезирующая поверхность была необходима для осуществления эффективного фотосинтеза в условиях затенения под пологом леса, где изначально обитали представители рода *Viola*. В дальнейшем форма листовой пластинки и характер опушения изменялись в соответствии с изменением экологических условий при заселении новых фитоценозов. Например, у фиалок, заселяющих открытые, хорошо освещенные, часто засушливые местообитания, наблюдается уменьшение площади листовых пластинок. Виды подро-

да *Melanium* (Ging.) Peterm. имеют листовые пластинки узкие, продолговатые, без густого опушения. По-видимому, это связано с тем, что данные виды в течение всего вегетационного периода находятся в условиях сильного освещения. Такая форма листовых пластинок у этих высокоорганизованных представителей рода *Viola* является примером гетеробатмии [4].

Виды фиалок (секции *Viola*), обитающие на открытых, хорошо освещенных, часто засушливых местообитаниях, напротив, имеют листовые пластинки довольно широкие, от треугольно-сердцевидных до почковидных, часто густо опушенные. В течение вегетационного периода их размеры увеличиваются. Виды секции *Viola* находятся в условиях сильной освещенности и недостатка влаги только во время хазмогамного цветения, а заканчивают свое сезонное развитие в условиях сильного затенения. В связи с этим вместо редукции листовой пластинки у них вырабатываются другие приспособления, помогающие пережить ксерофитные условия на ранних этапах вегетации, такие, как наличие опушения, большое количество устьиц на единицу площади. Весной, когда растения находятся в условиях сильного освещения и недостатка влаги, фотосинтез у них осуществляют небольшие по размерам и сильно опушенные весенние листья. При изменении экологических условий во второй половине вегетации растения формируют более крупные летние листья, обеспечивающие эффективный фотосинтез в условиях значительного затенения.

Первые мезофитные представители рода *Viola*, по-видимому, имели амфистоматические листовые пластинки. Гипостоматические листовые пластинки являются производными от амфистоматических. Наиболее вероятным направлением эволюции прилистников мы считаем переход от цельных к перисто-раздельным, что совпадает с мнением ряда авторов по этому вопросу [4]. Такой переход хорошо прослеживается и в онтогенезе *V. tricolor* L.

Основным направлением эволюции цветка в роде *Viola* явилось его совершенство-

вание для осуществления наиболее эффективного опыления: в хазмогамных цветках — перекрестного опыления; в клейстогамных — самоопыления. Эволюция хазмогамных цветков шла в направлении выработки приспособлений, препятствующих самоопылению и способствующих лучшему привлечению насекомых. С выработкой дополнительных приспособлений, препятствующих самоопылению, связана эволюция гинецея, которая, на наш взгляд, шла по пути усложнения строения головки столбика. При проникновении насекомого в цветок столбик пестика обычно отгибается назад, а конус пыльников раскрывается. При этом пыльца из пыльников может попасть на головку столбика, а затем и на рыльце. Наличие сосочков и других образований на головке столбика, в значительной мере препятствуют этому. Шаровидно утолщенные столбики видов подрода *Melanium*, покрытые сосочками и волосками, являются, на наш взгляд, наиболее специализированными и эволюционно продвинутыми.

Лучшему привлечению насекомых способствует различная окраска лепестков венчика в пределах одного цветка, наличие запаха, а также защита нектара от поедания насекомыми, не участвующими в опылении. Так, эволюция нектарников, вероятнее всего, шла в направлении их редукции с целью лучшей защиты от поедания муравьями. Вместе с редукцией нектарников происходила и редукция шпорца. Как известно, муравьи довольно часто поедают нектар, при этом они прокусывают шпорец и повреждают нектарники. Длинные шпорцы, в которых находятся длинные шпорцевидные нектарники, являются хорошо заметными и чаще повреждаются муравьями. Короткий шпорец с бородавкообразными нектарниками является менее заметным, кроме того, его почти полностью закрывают снаружи придатки чашелистиков, обеспечивая дополнительную защиту. В связи с этим можно также предположить, что эволюция чашелистиков шла по пути увеличения их придатков, с целью обеспечения лучшей защиты шпорца.

Большое значение в эволюции цветка видов рода *Viola*, имеет наличие бородак на боковых лепестках, которые, по-видимому, защищают цветок от проникновения ненужных опылителей. Поэтому цветки, не имеющие этого признака, мы считаем более примитивными. Мы придерживаемся мнения большинства авторов о первичности хазмогамных цветков в роде *Viola*. Появление клейстогамных цветков — признак несомненно прогрессивный, так как обеспечивает образование плодов даже в том случае, если хазмогамные цветки остаются бесплодными. Возникновение клейстогамных цветков в процессе эволюции можно связать с расширением ареала рода и освоением фиалками новых экологических ниш, а также с активностью необходимых опылителей в новых условиях [5; 2].

Некоторые авторы склонны считать клейстогамные цветки неотенической формой хазмогамных, на основании того, что они по своему строению сходны с бутонами хазмогамных цветков [1]. Так, в бутонах хазмогамных цветков всегда имеется пять лепестков, пять тычинок на очень коротких тычиночных нитях или без них, нижние тычинки с нектарниками, пестик со столбиком характерной для каждого вида формы. Проведенное нами исследование клейстогамных цветков фиалок показало, что подобное строение имеют лишь клейстогамные цветки видов секции *Viola* и некоторые цветки *V. mirabilis* (у этого вида строение клейстогамных цветков варьирует). Большинство авторов придерживаются мнения о том, что клейстогамные цветки представляют собой особый тип цветка, возникший в ходе эволюции, и отмечают, что клейстогамный цветок нельзя рассматривать как случай задержки развития хазмогамного [2]. Наши исследования подтверждают, что у большинства видов *Viola*, произрастающих на территории Европейской России, клейстогамные цветки довольно сильно отличаются от недоразвитых хазмогамных. Лепестки и тычинки в них, как правило, в различной степени редуцированы, сохраняются обычно нижние тычинки на

длинных тычиночных нитях, столбик также сильно редуцирован. Можно предположить, что у таких видов на определенном этапе несформировавшийся хазмогамный цветок начинает развиваться по пути выработки приспособлений к самоопылению. В результате формируется типичный клейстогамный цветок, являющийся не просто этапом в развитии хазмогамного цветка, а представляющий собой совершенно другой тип цветка, с особым строением, обеспечивающим эффективное самоопыление.

Эволюция плодов и семян фиалок, а также способов их распространения, по нашему мнению, шла параллельно с эволюцией жизненных форм в ходе приспособления видов к различным экологическим условиям. Первичным типом плодов в роде *Viola* мы считаем продолговатые коробочки, располагающиеся на прямостоячих плодоножках, вскрывающиеся ксерохазически. По-видимому, такие плоды не имели опушения. Гладкая поверхность коробочек способствовала тому, что влага не задерживалась на поверхности, в результате чего они быстрее высыхали и вскрывались. Дальнейшая эволюция ксерохазических коробочек шла по пути приобретения приспособлений к различным экологическим условиям, в том числе развития мощного слоя кутикулы на поверхности плодов болотных видов (*V. epipsila* Ledeb., *V. palustris* L.). В ходе специализации двухосных растений по линии мирмекохории появились шаровидные гигрохазические коробочки, поверхность которых покрыта волосками, задерживающими влагу. Такие коробочки располагаются, как правило, на лежащих плодоножках, при этом часть из них погружены в лесную подстилку. Важным этапом этого эволюционного направления стало появление геокарпии. В ходе эволюции тип плодов тесно коррелировал с эволюцией семян и способами их распространения. Эволюция шла в двух направлениях: от диплохоров к автохорам и мирмекохорам. При переходе к автохории происходило уменьшение размеров ариллуса семени, а при переходе к мирмекохории — его увеличение [4].

По поводу способов размножения фиалок можно предположить, что у первых представителей рода существовало только семенное возобновление, а вегетативное размножение появилось позже, в процессе освоения новых территорий. При этом наиболее примитивным, по-видимому, является вегетативное размножение за счет деления ветвящихся корневищ (*V. hirta*, *V. collina*). Такой тип размножения наблюдается довольно редко и только у сенильных растений, и не способствует широкому распространению вида. Более продвинутым является вегетативное размножение ползучими побегами, укореняющимися в узлах (секции *Plagiostigma*, *Ictasion*). В результате происходит формирование клонов, виды широко распространяются, занимая большие территории. Кроме того, подземные побеги лучше защищены от механических повреждений, чем надземные. Еще более совершенным является вегетативное размножение за счет корневых отпрысков (*V. selkirkii* Pursh. ex Goldie.) [3].

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Верещагина В.А. Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты): автореф. дис...д-ра биол.наук. — СПб., 1980. — 36 с.
2. Елисафенко Т.В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. — 1998. — Т. 83. — № 6. — С. 66-73.
3. Немирова Е.С., Гаврилова С.Е. Род *Viola* L. флоры Московской области. — М.: Ставропольское книжное издательство «Мысль», 2009. — 263 с.
4. Никитин В.В. Тенденции морфологической эволюции и родственные связи таксонов рода *Viola* L. (*Violaceae*) флоры Восточной Европы и Кавказа // Бот. журн. — 2002. — Т. 87. — № 4. — С. 31-55.
5. Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. (*Violaceae*) // Бот. журн. — 1984. — Т. 69. — № 6. — С. 729-741.