

- cheese. International Journal of Food Microbiology 109: 109-120.
12. Sarantinopoulos P., Kalantzopoulos G., Tsakalidou E. 2001. Citrate metabolism by *Enterococcus faecalis* FAIR-E 229. Applied and Environmental Microbiology 67: 5482-5487.
13. Suzzi G., Caruso M., Gardini F., Lombardi A., Vannini L., Guerzoni M.E., Andrighetto C., Lanorte, M.T. 2000. A survey of the *Enterococci* isolated from an artisanal Italian goat's cheese (*Semicotto caprino*). Journal of Applied Microbiology 89: 267-274.
14. Veljovic K., Fira D., Terzic-Vidojevic A., Abriouel H., Galvez A., Topisirovic L. 2009. Evaluation of antimicrobial and proteolytic activity of *Enterococci* isolated from fermented products. European Food Research and Technology 230: 63-70.

УДК 581.47-681.26

Гаврилова С.Е.

Московский государственный областной университет

Девятков А.Г.

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *VIOLA* L.

S. Gavrilova

Moscow State Regional University

A. Deviatov

Lomonosov Moscow State University

ANATOMIC-MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF FRUIT SPECIES *VIOLA* L.

Аннотация. В статье приводятся результаты анатомо-морфологического исследования плодов видов рода *Viola* L. Изучена ультраскульптура поверхности коробочек, анатомическое строение стенки и основания плода, типы устьичного аппарата, особенности вскрывшихся коробочек. Показана зависимость анатомического строения и механизма вскрывания плодов. Выделены основные карпоэкологические типы плодов.

Ключевые слова: *Viola* L., коробочка, гигрохазическое вскрывание, ксерохазическое вскрывание, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий.

Abstract: The article presents the results of anatomical and morphological study of the fruits of the genus *Viola* L. Ultraskulptura surface capsules, anatomical wall and the base of the fruit as well as the types of stomatal apparatus, especially uncovered capsules have been studied. The dependence of the anatomical structure and mechanism dehiscence fruits has been revealed. The basic carpoecologic types of fruits have been distinguished.

Key words: *Viola* L., capsula, dehiscencia gistrochastica, dehiscencia xerochastica, exocarpium, mesocarpium, endocarpium.

Плоды фиалок – продолговато-эллипсоидальные, реже шарообразные паракарпные коробочки, вскрывающиеся по спинным жилкам плодолистиков тремя лодочкообразными створками.

Важными признаками строения плодов, применяемыми в систематике рода *Viola* L., являются форма коробочек и характер их расположения. Данные признаки традиционно используются для диагностики видов секции *Viola* [2, 4, 5, 6]. В последнее время также было показано, что в систематике рода могут быть использованы признаки скульптуры поверхности коробочек, которые позволяют различать группы достаточно высокого ранга – подроды и секции [3].

У видов рода *Viola* коробочки образуются из хазмогамных и клейстогамных цветков (подрод *Viola*), или только из хазмогамных цветков (подрод *Melanium* (Ging.) Peterm.). Плоды хазмогамных цветков фиалок отличаются от плодов клейстогамных цветков большей шириной, наличием столбика на верхушке и отогнутыми нижними чашелистиками, между которыми проходил шпорец хазмогамного цветка [1, 7].

Вскрывание коробочек у одних видов происходит гигрохазически, без разбрасывания семян (секция *Viola*), у других – ксерохазически, с разбрасыванием семян на некоторое расстояние. Способ вскрывания коробочек напрямую связан со способом распространения семян [2].

Комплексное исследование строения плодов фиалок до последнего времени не проводилось. Остаются не обобщенными разрозненные данные о морфологическом и анатомическом строении плодов, механизме их вскрывания, взаимосвязи строения коробочек с экологическими условиями обитания видов.

Нами проведено всестороннее сравнительное изучение плодов видов рода *Viola*, произрастающих на территории Московской области (МО): *V. mirabilis* L., *V. hirta* L., *V. collina* Bess., *V. odorata* L., *V. montana* L., *V. persicifolia* Schreb., *V. nemoralis* Kütz., *V. canina* L., *V. rupestris* F.W.Schmidt, *V. riviniana* Reichenb.,

V. selkirkii Pursh ex Goldie, *V. uliginosa* Bess., *V. palustris* L., *V. epipsila* Ledeb., *V. arvensis* Murr., *V. matutina* Klok., *V. tricolor* L.

С целью изучения морфологических особенностей раскрывшихся коробочек и определения характера их расположения проведены наблюдения в природе, а также просмотрены гербарные коллекции УРАН Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МВ), Московского государственного областного университета (МГОУ). Для изучения анатомического строения коробочек и особенностей ультраскульптуры поверхности использовали плоды фиалок, собранные на территории МО в 2008 - 2010 гг., зафиксированные в 70% спирте. Особенности строения поверхности коробочек были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6380 (МГУ им. М.В.Ломоносова) после высушивания фиксированного материала в критической точке, а также с использованием метода отпечатков, сделанных с поверхности коробочек при помощи лака. Анатомию плодов изучали путем анализа сделанных от руки поперечных и продольных срезов разных частей плода, на которых была проведена флороглюциновая реакция на одревеснение. Отпечатки и срезы рассматривали в проходящем свете под световым микроскопом Микромед Р-1 на малом (Ч100) и на большом увеличении (Ч400 и Ч1000). По результатам исследования сделаны фотографии.

В ходе исследования нами установлено, что форма плодов, образующихся из хазмогамных и клейстогамных цветков, более или менее различается у изученных видов. Так, у видов секции *Viola* коробочки из хазмогамных цветков имеют шаровидную форму; коробочки из клейстогамных цветков у *V. odorata* и *V. hirta* более удлиненные, а у *V. collina* Bess. обычно имеют округло обратно-яйцевидную форму. У *V. riviniana* коробочки из хазмогамных цветков продолговато-яйцевидные, из клейстогамных – продолговато-эллиптические. У *V. selkirkii* плоды из хазмогамных цвет-

ков эллиптические, из клейстогамных – более или менее яйцевидные. Наиболее явно различаются по форме коробочки у *V. rupestris*: плоды из хазмогамных цветков эллиптические, из клейстогамных – обратно-яйцевидные. У *V. mirabilis*, *V. nemoralis*, *V. canina*, *V. montana*, *V. palustris*, *V. epipsila* форма плодов различного происхождения практически не различается.

Нами также отмечены различия в окраске коробочек. У большинства видов они зеленые. У *V. selkirkii* поверхность коробочек (особенно образующихся из клейстогамных цветков) обычно покрыта фиолетовыми пятнами. У *V. hirta*, *V. collina* и *V. odorata* плоды, возникающие из хазмогамных цветков, зеленые, а из клейстогамных цветков – фиолетовые.

Эпидерма, покрывающая поверхность коробочек видов *Viola*, образована более или менее вытянутыми или почти изодиаметрическими клетками. У видов секции *Plagiostigma* радиальные стенки эпидермальных клеток извилистые, в отличие от остальных видов, у которых радиальные стенки эпидермальных клеток прямые. У таких видов, как *V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata* и *V. rupestris* часть эпидермальных клеток имеет выросты в виде простых волосков.

У всех исследованных видов рода *Viola* на

поверхности коробочек обнаружены устьица. При этом характер их распределения различается у разных видов. Так, у розеточных видов *V. selkirkii*, *V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata*, *V. uliginosa*, *V. palustris*, *V. epipsila*, а также у *V. mirabilis* устьица более или менее равномерно распределены по всей поверхности коробочки. У видов с хорошо развитым стеблем – *V. nemoralis*, *V. riviniana*, *V. rupestris*, *V. arvensis*, *V. matutina* устьица располагаются только на противоположных плаценте частях створок коробочки, а по краям створок устьица отсутствуют.

Ранее отмечалось, что устьица на поверхности коробочек видов рода *Viola* могут быть двух типов: анизоцитного и аномоцитного [3]. Однако помимо устьиц анизоцитного и аномоцитного на поверхности плодов подмосковных видов *Viola* нами обнаружены также тетрацитные, парацитные и диацитные устьица. Преобладающим типом устьичного аппарата у всех исследованных видов является анизоцитный. Кроме того, у всех видов всегда встречаются единичные устьица тетрацитного типа. У большинства видов, за исключением *V. palustris*, *V. uliginosa*, *V. odorata*, *V. arvensis* на поверхности коробочек также встречаются единичные устьица аномоцитного типа. Парацитный тип устьичного аппарата был обнаружен нами только

Таблица 1

Типы устьичного аппарата на поверхности плодов некоторых видов *Viola*

Вид	Тип устьичного аппарата				
	Анизоцитный	Аномоцитный	Тетрацитный	Диацитный	Парацитный
<i>V. mirabilis</i>	+	+	+		
<i>V. hirta</i>	+	+	+		
<i>V. odorata</i>	+		+		
<i>V. nemoralis</i>	+	+	+		
<i>V. rupestris</i>	+	+	+		
<i>V. riviniana</i>	+	+	+		
<i>V. selkirkii</i>	+	+	+		
<i>V. uliginosa</i>	+		+		
<i>V. palustris</i>	+		+		
<i>V. epipsila</i>	+	+	+	+	
<i>V. arvensis</i>	+		+		+
<i>V. matutina</i>	+	+	+		+

у видов подрода *Melanium* – *V. arvensis* и *V. matutina*. Диацитный тип является наиболее редким и был обнаружен нами только у *V. epipsila* (табл.1).

Плоды исследованных видов различаются по характеру опушения. У видов секции *Viola* (*V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata*) коробочки всегда густо опушены довольно длинными волосками, часто заметными невооруженным глазом. Плоды *V. rupestris* опушены более короткими волосками, характер опушения у этого вида варьирует: коробочки могут быть густо опушенными, рассеянно опушенными, реже голыми. У остальных видов, произрастающих на территории МО, плоды всегда голые.

Исследование ультраскульптуры поверхности коробочек показало, что плоды всех исследованных видов рода *Viola* снаружи покрыты кутикулой, которая бывает двух типов: гладкая и струйчатая.

Гладкая кутикула обнаружена нами у представителей подрода *Melanium* – *V. arvensis* и *V. matutina*. Струйчатая кутикула покрывает коробочки видов подрода *Viola*. Наиболее мощная кутикула характерна для болотных видов *V. epipsila* и *V. palustris*. Наше исследование подтверждает данные В.В. Никитина о том, что для видов подрода *Viola* характерно наличие на поверхности коробочек «валикообразных, червеобразно извивающихся кутикулярных складок».

В анатомической структуре коробочки четко выделяются экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий-1-слойный, образован клетками с целлюлозными оболочками. Мезокарпий имеет довольно сложное строение и состоит из двух слоев: наружного паренхимного и внутреннего склеренхимного. Паренхимный слой образован живыми клетками, в которых до созревания коробочки хорошо заметны хлоропласты. У *V. rivini-*

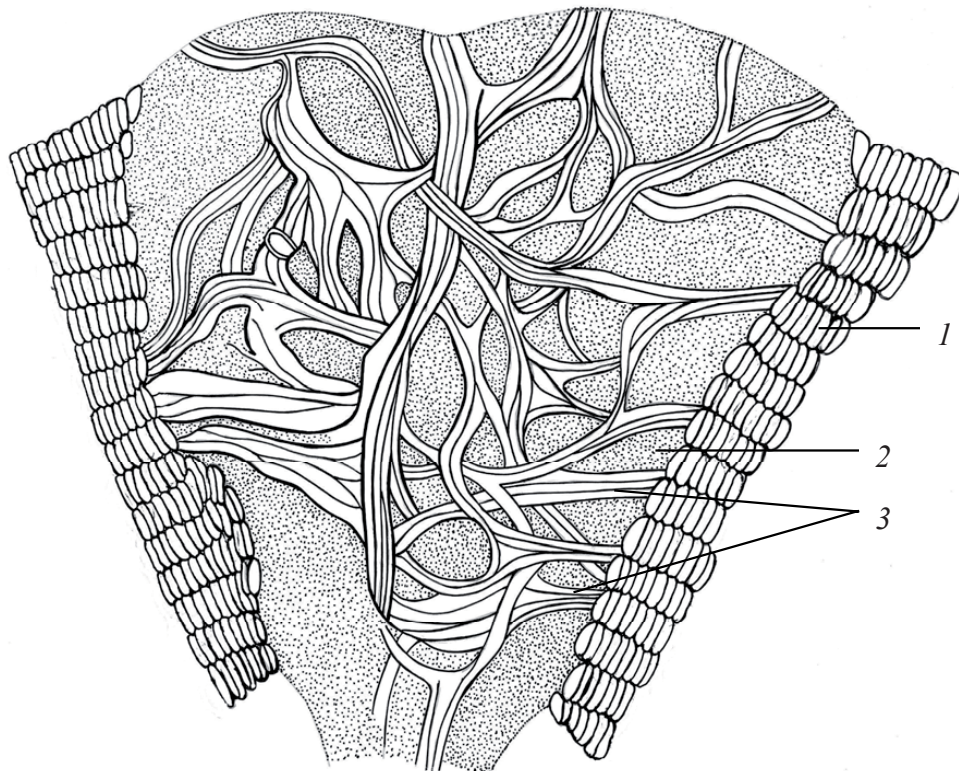


Рис.1. Схема анатомического строения разрастаний в основании коробочки (на примере *V. arvensis*):

1 – склеренхима створки, 2 – флоэма, 3 – ксилема.

ana и *V. mirabilis* в составе паренхимы мезокарпия нами были обнаружены идиобласты, у остальных видов структура этого слоя более или менее равномерная. Склеренхимный слой мезокарпия образован одревесневшими волокнами, которые вне плацент ориентированы в поперечном направлении. В области плацент во внутреннем слое мезокарпия имеются группы радиально вытянутых клеток с разной степенью лигнификации. У видов секции *Viola* одревеснение отсутствует. У *V. nemoralis*, *V. canina*, *V. montana* ткани плаценты сильно одревесневают. У *V. arvensis*, *V. mirabilis*, *V. palustris*, *V. epipsila* одревеснение менее мощное. В мезокарпии в области плацент проходят проводящие пучки, ведущие к семезачаткам. Эндокарпий однослойный, в области створок представлен поперечно ориентированными лигнифицированными волокнами.

Изучение анатомии основания коробочек показало, что большая часть его образована переплетающимися проводящими пучками, наибольшую часть массы которых составляют неодревесневшие флоэмные волокна (рис.1). Самый большой объем эти проводя-

щие пучки имеют у *V. mirabilis*, *V. nemoralis* и *V. riviniana*; наименьший объем – у видов секции *Viola*.

Основание коробочки, по-видимому, играет ведущую роль при ксерохазическом вскрывании плодов. По мере созревания коробочки оно деформируется, в результате чего коробочка начинает растрескиваться по швам. При дальнейшем усыхании основания створки коробочки отгибаются и располагаются более или менее под прямым углом к плодоножке. У видов секции *Viola*, коробочки которых вскрываются гиgroхазически, створки раздвигаются за счет разбухания ткани плацент.

Исследование морфологии вскрывшихся коробочек показало, что у всех видов, за исключением представителей секции *Viola*, створки коробочки после вскрывания сжимаются и выдавливают лежащие в них семена.

Створки могут сжиматься в различной степени: края створок при сжатии плотно смыкаются, створка сжимается не полностью или вообще не сжимается (рис.2).

У всех исследованных видов обнаружены коробочки с различной степенью сжатия

Таблица 2

Встречаемость коробочек с различной степенью сжатия створок

вид	кол-во исследованных гербарных листов (MW, МГОУ) (шт.)	кол-во исследованных растений с плодами (шт.)	Кол-во растений с коробочками, створки которых:		
			сомкнуты (шт.)	не сомкнуты (шт.)	сомкнуты и не сомкнуты (шт.)
<i>V. mirabilis</i>	110	124	62	50	12
<i>V. montana</i>	29	33	19	11	3
<i>V. persicifolia</i>	11	20	12	6	2
<i>V. nemoralis</i>	25	34	27	4	3
<i>V. canina</i>	96	148	100	34	14
<i>V. riviniana</i>	67	80	54	22	4
<i>V. rupestris</i>	98	208	46	108	54
<i>V. selkirkii</i>	54	99	86	4	9
<i>V. uliginosa</i>	14	23	14	9	0
<i>V. palustris</i>	28	61	55	6	0
<i>V. epipsila</i>	52	91	76	12	3
<i>V. arvensis</i>	50	103	32	41	30
<i>V. matutina</i>	20	25	6	10	8
<i>V. tricolor</i>	57	71	33	23	15

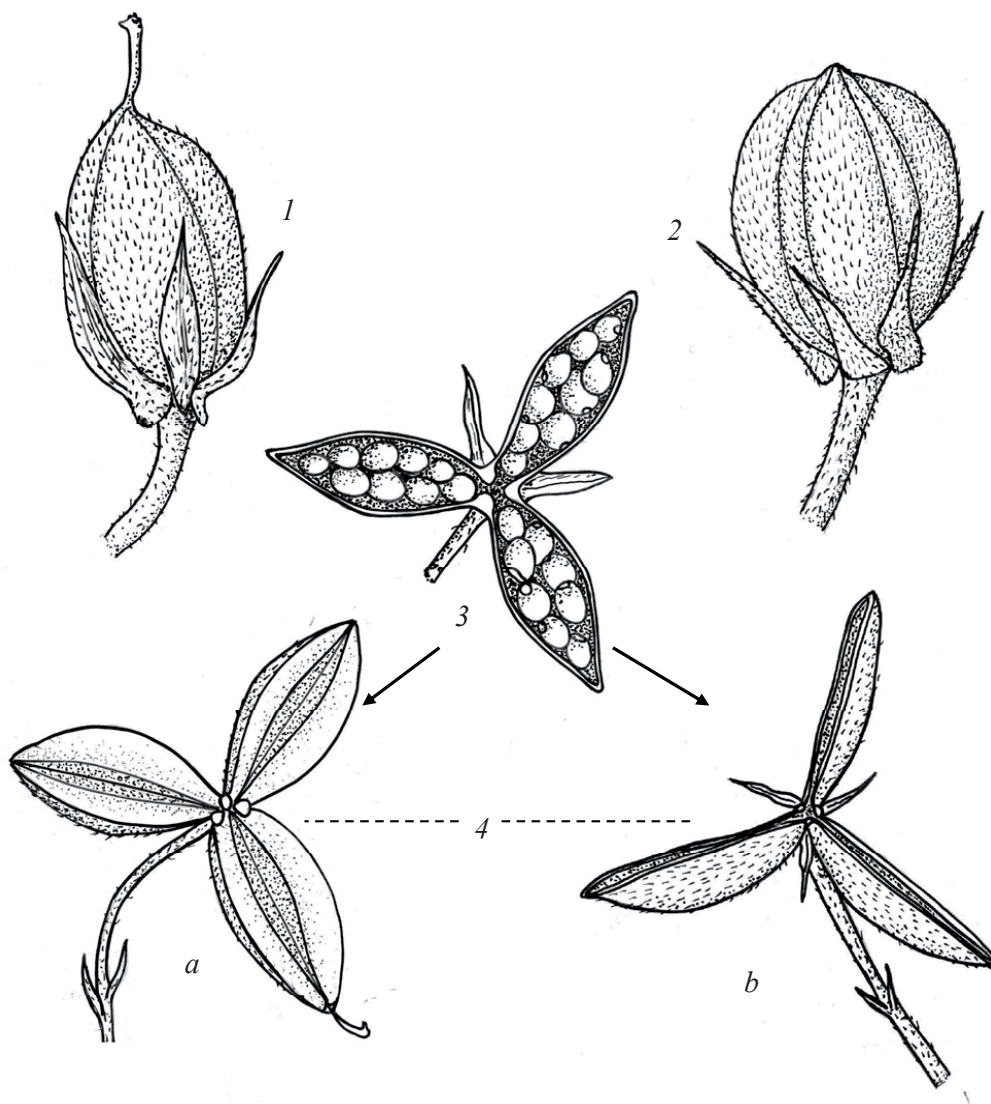


Рис. 2. Строение ксерохазических коробочек (на примере *V. rupestris*)

1 – коробочка из хазмогамного цветка, 2 – коробочка из клейстогамного цветка, 3 – вскрывшаяся коробочка, 4 – коробочка после разбрасывания семян: а – створки сжаты, б – створки сохраняют свою форму.

створок (табл. 2).

Следует отметить, что по данному признаку различаются близкородственные виды *V. riviniana* и *V. rupestris*: у *V. riviniana* явно преобладают коробочки со сжатыми створками, а у *V. rupestris* гораздо чаще встречаются коробочки, створки которых после вскрывания сохраняют свою форму (рис.3).

Коробочки со сжатыми створками преобладают также у *V. mirabilis*, *V. canina*, *V. nemoralis*, *V. montana*, *V. persicifolia*, *V. selkirkii*, *V. epipsila*, *V. palustris*, *V. uliginosa*. У видов подрода *Melanium* – *V. arvensis* и *V. matutina*

– наиболее часто встречаются коробочки, створки которых после вскрывания не сжимаются, а у *V. tricolor* преобладают плоды со сжатыми створками. У всех исследованных видов, за исключением *V. palustris* и *V. epipsila*, на одном растении могут встречаться коробочки с различной степенью сжатия створок. Степень сжатия створок коробочки, по-видимому, определяется степенью одревеснения радиально ориентированных клеток склеренхимы в области плаценты. Чем больше одревеснение, тем сильнее сжимаются края створок.

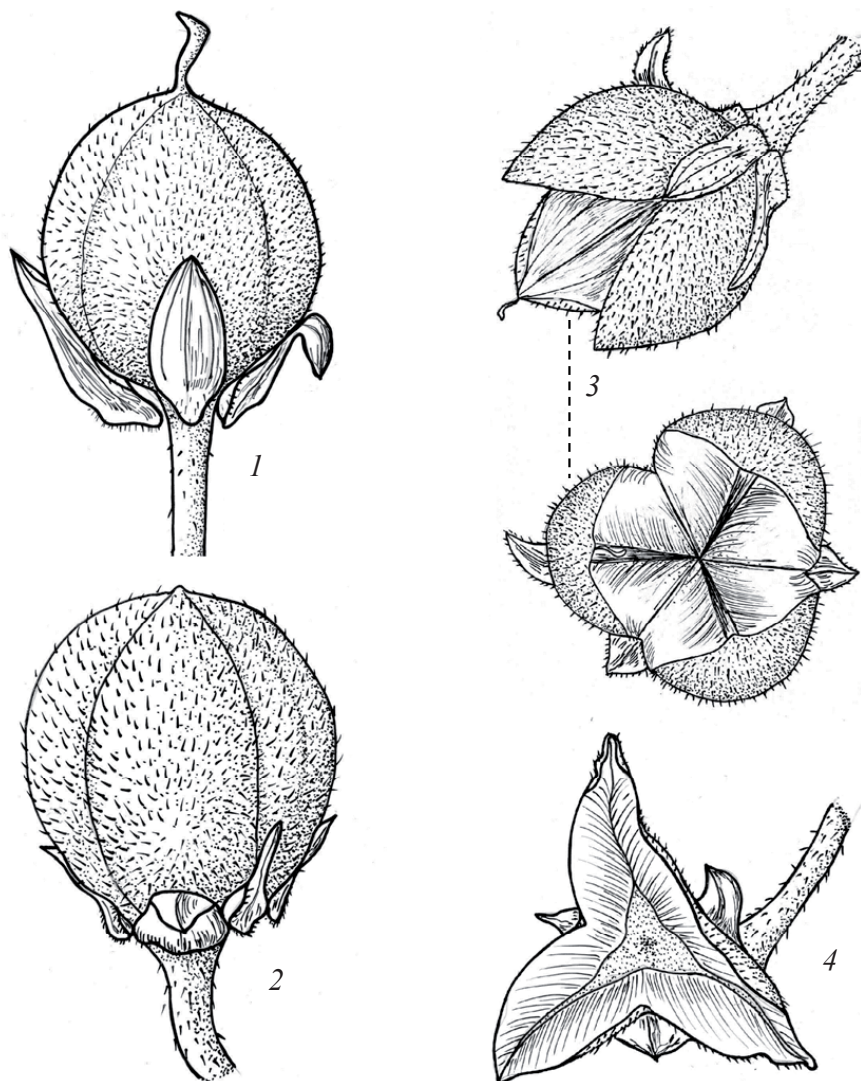


Рис.3. Строение гиgroхазических коробочек (на примере *V. hirta*)

1 – коробочка из хазмогамного цветка, 2 – коробочка из клейстогамного цветка, 3 – вскрывшаяся коробочка, 4 – коробочка после высыпания семян.

У видов секции *Viola* створки раскрывшейся коробочки постепенно засыхают, но не сжимаются (рис.3).

В целом, среди фиалок МО мы можем выделить два карпоэкологических типа.

I тип. Гигрохазические коробочки. Зрелые плоды шаровидной формы, с характерным опушением, лежат на земле или погружены в лесную подстилку, вскрываются при намокании. Кутикула струйчатая. Механические ткани в области плаценты не одревесневают, проводящие пучки в основании коробочки развиты слабо. Плоды раскрываются примерно на 2/3 длины за счет разбухания ткани

плацент. Створки раскрывшейся коробочки постепенно засыхают, но не сжимаются. – *V. hirta*, *V. collina*, *V. odorata* (секция *Viola*)

II тип. Ксерохазические коробочки. Зрелые плоды расположены на прямостоячих плодоножках в пазухах розеточных или стеблевых листьев. Вскрываются при подсыхании. Механические ткани в области плаценты в различной степени одревесневают, проводящие пучки в основании коробочки хорошо развиты. Вскрытие плода происходит в результате деформации его основания по мере созревания, в результате чего коробочка начинает растрескиваться по швам. Створки

раскрывшейся коробочки сжимаются в различной степени или вообще не сжимаются.

1 подтип. Кутикула струйчатая:

1 вариант. Коробочки голые: *V. mirabilis* (секция *Mirabiles* (Nym. ex Borb.) Vi.Nikit.); *V. montana*, *V. persicifolia*, *V. nemoralis*, *V. canina* (секция *Triginocarpea* Godr., подсекция *Arosulatae* (Borb.) Juz.), *V. riviniana* (секция *Triginocarpea*, подсекция *Rosulantes* (Borb.) Juz.); *V. selkirkii* (секция *Adnatae* (W.Beck.) Vl.Nikit.), *V. uliginosa* (секция *Ictasion* Juz. ex Tzvel.); *V. palustris*, *V. epipsila* (секция *Plagiostigma* Godr.).

2 вариант. Коробочки опушенные: *V. rup-estris* (секция *Triginocarpea*, подсекция *Rosulantes* (Borb.) Juz.);

2 подтип. Кутикула гладкая: *V. arvensis*, *V. matutina*, *V. tricolor* (подрод *Melanium*, секция *Novercula* Kupff.)

ЛИТЕРАТУРА:

1. Елисафенко Т.В. Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сиб. экол. журн. 2001. Т. 6. № 6. С. 711-716.
2. Немирова Е.С., Гаврилова С.Е. Род *Viola* L. флоры Московской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. Ставрополь: АГРУС, 2010. 304 с.
3. Никитин В.В. Род *Viola* L. флоры Восточной Европы и Кавказа: дис...к.б.н.: 03.00.05. СПб., 1996а. 446 с.+ прил. (240 с.: ил.).
4. Никитин В.В. *Violaceae* Batsch - Фиалковые // Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб: Изд-во «Мир и семья – 95», 1996. Т. IX. С. 180-206.
5. Никитин В.В. Система рода *Viola* L. (*Violaceae*) флоры Восточной Европы и Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 123-137.
6. Юзепчук С.В. Фиалковые - *Violaceae* Juss. // Флора СССР. М.Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. Т. 15. С. 350-452.
7. Uphof J. Cleistogamie flowers // Bot. Rev., 1938. V.4. №1. P. 21-49.