

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОНТОГЕНЕЗ ГРУШАНКИ ПОЧКОЛИСТНОЙ
(*PYROLA RENIFOLIA* MAXIM)**

В результате изучения онтогенеза *Pyrola renifolia* были установлены его закономерности и морфологические особенности особей различных возрастных этапов. Описаны возникшие в результате эволюции вида биологические и биоморфологические особенности.

Ключевые слова: грушанка почколистная (*Pyrola renifolia*), этапы онтогенеза, жизненные формы, микогетеротрофы, смена питания.

N.A. Tonkova

THE MORPHOLOGICAL PECULIARITIES AND ONTOGENESIS OF *PYROLA RENIFOLIA* MAXIM

As a result of *Pyrola renifolia* ontogenesis research some natural laws and morphological peculiarities for the species of different age stages were determined. The biological and bio-morphological peculiarities which appeared as the result of species evolution are described in the article.

Key words: *Pyrola renifolia*, ontogenesis stages, life forms, mico- heterotrophs, nutrition change.

Введение. Некоторые группы покрытосеменных растений, как это справедливо отметил для *Pyroleae* (грушанковые) W.H. Camp (1940), значительно чаще, чем другие, привлекают к себе внимание исследователей. Одна из основных причин – сложные филогенетические связи и структуры [Терёхин, 1962б]. В трибе *Pyroleae* расположены тесно связанные таксоны. Все представители трибы являются мико-, гетеротрофными на ранних стадиях развития [Leake, 1994], но при достижении зрелого возрастного состояния они занимают полный спектр трофического питания от автотрофов к миксотрофам [Tedersoo et al., 2007; Zimmer et al., 2007] и далее – к потенциально полной мико-гетеротрофии у *P. alphylla*. Природа вечнозеленых растений, ныне входящих в состав фации хвойного леса, должна была оформиться в условиях более теплого умеренного климата третичного периода, ранее плиоцена [Крылов, 1989]. А.И. Толмачёв (1954) убедительно показал, что изучение древнейших спутников хвойных лесных массивов оказывает большую помощь в решении крупнейших эволюционных проблем.

На данный момент в ботанической литературе имеются обширные материалы по биоморфологии *Orthilia secunda* (L.) House, *Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton, *Pyrola rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *P. minor* L. и *Moneses uniflora* (L.) A. Gray [Серебряков, 1952; Каверзнева, 1955, 1959; Шилова, 1959, 1960; Хохряков, 1961; Багдасарова, 1990; Катомина, 1996, 1999; Бобров, 2004, 2009 и др.]. Все виды грушанковых обладают набором специфических черт: различные особи одного и того же вида при изменении светового и температурного режима растения резко отличаются по габитусу, внутри вида особи могут быть отнесены к таким, казалось бы, различным группам, как травы или кустарнички.

Представители подсемейства *Pyroloideae* не только интересны по биологическим и ценотическим особенностям, но и обладают полезными для человека качествами. Они издавна широко используются в традиционных медицинах разных стран, особенно стран Восточной Азии [Шретер, 1975]. В составе *P. renifolia* обнаружены ириноиды: монотропеин; фенолгликозиды; хиноны: ренифолин, химафилин [Раст. ресурсы, 1985]. При изучении распространенности антиоксидантов в травянистых цветковых растениях Приморского края Н.И. Кулеш и др. (1988) обнаружили наивысшее их содержание у четырех представителей сем. грушанковых: *P. dahurica* (Andres) Kom., *P. japonica*, *P. renifolia*, *Ch. japonica*.

До сих пор в литературе мало освещены вопросы биоморфологии *P. renifolia* Maxim (грушанки почколистной), представителя секции *Chlorantha* Kriisa рода *Pyrola*, входящей в подсемейство *Pyroloideae* Feps. семейства Ericaceae Jus., что, видимо, связано с узким распространением данного вида – темнохвойные и темнохвойно-широколиственные леса Японии, Китая и российского Дальнего Востока [Хохряков, Мазуренко, 1991]. А.Б. Безделев и Т.А. Безделева (2003) описывают жизненную форму *P. renifolia* как многолетний зимнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом. В условиях муссонного климата нами выделено еще две жизненные формы этого вида [Тонкова, 2011]. В освещенных местах – многолетний зимнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом. В экс-

тремальных экологических условиях формируется иная жизненная форма – многолетний летнезеленный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом.

Цель исследования. Изучение онтогенеза *P. renifolia* на северной границе ареала для уточнения эволюции подсемейства.

Задачи исследования. Изучить биоморфологические особенности побегов и их систем в ходе онтогенеза особи.

Объектами исследования являются разновозрастные особи *Pyrola renifolia*.

Материал и методы исследования. Материалом для исследования послужили особи всех возрастных состояний *P. renifolia*.

В пределах ценопопуляций вида делалось описание фитоценозов по общепринятым методикам, собирался гербарный материал. В работе использовали онтогенетический и сравнительный морфолого-анатомический методы исследования. При морфологическом анализе особей использовали обычные методы измерения и подсчеты, применяемые в научной практике. В составе комплекса показателей учитывались: длина генеративных побегов, количество цветков в соцветии, общее количество зеленых листьев, длина и ширина каждой листовой пластинки, количество парциальных кустов и годовых приростов, имеющих на каждом из парциальных кустов, длина отбегов и т.д. Для наблюдения за особями в каждом фитоценозе были заложены постоянные пробные площади для определения ежегодного прироста листьев, промаркированы листья с целью определения времени их жизни. Собирался гербарный материал, а также были просмотрены гербарные образцы, хранящиеся в Биолого-почвенном институте ДВО РАН, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН и в Санкт-Петербургском государственном университете. Анализ жизненных форм был проведен по методике И.Г. Серебрякова (1964). Описание возрастных состояний особей выполняли с использованием методики Т.А. Работнова (1950).

Результаты исследования и их обсуждение. *P. renifolia* – неморальный вид [Крылов, 1984]. В маршрутных экспедициях по Приморскому краю грушанка почколистная была встречена как в темнохвойных кедрово-пихтовых, кедрово-еловых, чернопихтово-широколиственных, так и в светлых дубовых, березово-осиновых лесах на высоте 30–800 м над ур. м. на всех экспозициях склона. Особи данного вида являются типичным представителем травяно-кустарничкового яруса, везде входят в состав подъяруса низких трав, образуют куртины с многочисленными парциальными кустами в надземной сфере и столоновидными корневищами в подземной.

Латентный период. Плод грушанки почковидной – поникающая приплюснuto-шаровидная пятигнездовая коробочка длиной 3–5 мм и шириной 2–3 мм. В хорошую солнечную погоду щели коробочки открываются, и течениями ветра пылевидные семена разносятся на значительные расстояния. При прорастании семян в слое опавшей листвы и хвои происходит заражение проростка (прокаулома) микоризным грибом. Зародыши грушанок лишены семядолей, многие считают зародыш грушанок недифференцированным. Однако основная дифференциация на корневой и апикальный полюс выражена вполне определенно [Терехин, 1962в]. Редукция зародышей у грушанок объясняется очень ранним переходом (в онтогенезе) этих растений к паразитическому питанию, а степень этой редукции находится в прямой корреляционной зависимости от времени этого перехода. Н. Christoph (1921), R. Lück (1940, 1941) и D. Lihnell (1942) экспериментально пришли к выводу, что у *Pyroleae* две генерации спорофита: подземная и надземная. Из семени вырастает «прокаулом», питающийся только при помощи микоризы. В дальнейшем он образует корневище, из которого эндогенным путем возникают надземные побеги.

Взаимоотношения компонентов в микоризном симбиозе характеризуются еще и тем, что каждый раз новое поколение растений в течение своего онтогенеза должно пройти все этапы эволюционного становления симбиоза. На каждом индивиде нового поколения можно наблюдать в течение одного онтогенеза эти основные фазы эволюционного становления: сначала гриб атакует семя или проросток (толерантный паразитизм со стороны гриба), а затем их отношения переходят в фазу взаимного паразитизма, приводящего к общей выгоде [Терехин, 1965].

Проростки в природе нами не были найдены.

Ювенильные растения. На побеге располагаются 1–2 ассимилирующих и 2–5 чешуевидных листов. Высота почвенно-воздушного ортотропного побега варьирует в зависимости от экологических условий от 4 до 8 см. Надземного побега – от 2 до 5 мм. Ассимилирующие листья длинночерешковые, длиной $3,5 \pm 2$ см. Длина листовой пластинки 1,3–2,0, ширина 1,5–2,5 см. В подземной сфере от прокаулома отходят 2–5 придаточных корня. На данном этапе происходит смена микотрофного типа питания, свойственного ранним стадиям онтогенеза, протекающим под землей, на миксотрофный (смешанный, когда растение использует и

автотрофный, и гетеротрофный способы получения органических веществ). Микоризные грибы в природных условиях накапливают питательные вещества (К, N и в особенности P). В результате у корней с микоризными грибами более высокая скорость поглощения этих веществ по сравнению с обычными корешками, что позволяет уловить и накопить достаточный запас питательных веществ, который затем отдается клеткам коры, когда концентрация этих веществ становится низкой. Считается также, что выделяемые корнями растения-хозяина органические вещества, в особенности содержащие фосфор, оказывают на грибы хемотаксическое действие, способствующее их внедрению в корни растения [Зайцева-Оникиенко, 1950]. В свою очередь, микоризные грибы как гетеротрофные организмы нуждаются в энергетических веществах-углеводах, но ферментная система не дает им возможность использовать лигнит, клетчатку и другие полисахариды, поэтому для них необходимы простые сахара [Селиванов, 1975].

Виргинильные растения. Переход в это возрастное состояние характеризуется развитием побега второго года. В результате побег становится розеточным или удлинненным (в 50 % случаях наблюдается его полегание). Листья длиной $1,5 \pm 0,5$ см, шириной $2,3 \pm 0,5$ см. Черешки в зависимости от освещения могут достигать 10 см. Побег второго года отделен от первого 2–5 чешуевидными листьями. В подземной сфере наблюдается ветвление придаточных корней до 3-го порядка.

Имматурные растения. Переход в это возрастное состояние характеризует развитие парциальных кустов. Боковые побеги, которые располагаются ближе к поверхности почвы, выходят на дневную поверхность и образуют новые парциальные кусты. В результате наблюдается формирование явнополицентрической особи. Надземный главный побег продолжает нарастать в длину. Нижние листья начинают желтеть и в некоторых случаях погибать. Растение в этом возрастном состоянии может находиться в среднем пять лет и образовывать до 15 парциальных кустов. Таким образом, особь представляет собой рыхлую куртину, надземная часть которой представлена парциальными кустами, а подземная – почвенно-воздушными побегами и многочисленными ветвящимися корневищами. Парциальные кусты являются структурно-биологическими элементами клонов, развиваются во времени согласно определенным законам роста и развития. Каждый парциальный куст переживает свою молодость, зрелость, старость и, наконец, отмирает. За время прохождения этого цикла парциальный куст, естественно, меняет свой внешний облик. Габитус растения меняется с его стадийным развитием, с прохождением особью отдельных периодов ее жизненного цикла, а также в связи с ее жизненным состоянием [Работнов, 1950]. Автономность развития парциальных кустов и глубокое омоложение, испытываемое ими при формировании из спящих почек, позволяют считать их аналогами семенного потомства и выделять у них те же возрастные состояния, что и у семенных особей. Листья длиной $2,3 \pm 1,0$ см, шириной $3,2 \pm 1,0$ см. Ежегодно побег нарастает на 0,3–2,5 см. Подземная сфера представлена многочисленными подземными частями надземных побегов, а также отходящими из их пазух многочисленными придаточными корнями, ветвящимися до 4-го порядка. Особь на данном этапе развития может занимать площадь до 0,5 м.

Молодые генеративные растения. Переход в это возрастное состояние происходит в следующий вегетационный сезон. Именно на протяжении этого периода наблюдается смена структуры особи от моноцентрической к полицентрической, сохраняющейся до конца онтогенеза. Наблюдается активный рост адвентивных побегов, а также происходит отмирание чешуевидных листьев первого года развития. Главный побег переходит в генеративную фазу на 4–6-й год. Продолжается развитие боковых вегетативных побегов. Высота надземного побега 12 см. Число листьев на побегах 3–4 (6). Количество парциальных кустов варьирует от 20 до 50 в зависимости, прежде всего, от освещения. Подземная сфера аналогична описанной выше.

Средневозрастные генеративные растения. Главный побег через год после цветения полностью отмирает, у боковых происходит увядание и отмирание листьев 1–3-го года развития. Наблюдается цветение 2–12 боковых побегов. В надземной сфере насчитывается до 220 парциальных кустов. Общая площадь куртины около 3 м. Подземные побеги достигают 70 см. Происходит почти полный (90 %) захват территории. Подземные побеги многократно ветвятся.

Старые генеративные растения. Единично продолжают образовываться боковые побеги. Количество генеративных побегов 1–4. Останавливается рост листовых пластин 1–2-го года жизни. В подземной сфере наблюдается небольшой прирост придаточных корней.

Субсенильные растения. Основные изменения происходят в подземной сфере: начинают отмирать придаточные корни 3-го и 4-го порядков. Полностью прекращается образование боковых побегов. Остаются фотосинтезирующими листья, сформированные в последние два года. На данном этапе прекращается рост куртины.

Сенильные растения. Происходит партикуляция особи. Придаточные корни отмирают. Прекращается поставка питательных веществ, в результате наблюдается медленное отмирание ассимилирующих листьев, а следовательно, и надземных побегов.

Заключение. В результате изучения онтогенеза *P. renifolia* выяснилось, что вид широко распространен в лесах Дальнего Востока. Произрастая в нижнем ярусе лесов, у особой грушанки почколистной в результате эволюции возникли следующие биологические и биоморфологические особенности: микотрофное питание; медленный рост и слабое развитие наземных побегов при быстром приросте в длину и обильном ветвлении подземных побегов; длинные извилистые черешки, позволяющие листовой пластинке приспосабливаться к ежегодному опадению в хвойно-широколиственных лесах и эффективно использовать солнечную энергию. В ходе онтогенеза происходит смена микотрофного типа питания, свойственного ранним стадиям онтогенеза, протекающим под землей, на миксотрофный.

Литература

1. Багдасарова Т.В. Ортилия (Рамишия) однобокая // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – С. 172–180.
2. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 343 с.
3. Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства Pyrolaceae: дис. ... канд. биол. наук. – Киров, 2004. – 198 с.
4. Бобров Ю.А. Грушанковые России. – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. – 130 с.
5. Каверзнева Ю.Г. Приспособительные особенности вересковых растений хвойных лесов Московской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1955. – 18 с.
6. Каверзнева Ю.Г. О морфогенезе *Ramischia secunda* Garcke. // Ботан. журн. – 1959. – Т. 44, № 7. – С. 1014–1017.
7. Катомина А.П. Морфогенез и ритм развития побегов грушанковых (Pyrolaceae Dumort.) на Кольском полуострове: дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1996. – 167 с.
8. Катомина А.П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства Pyrolaceae (к вопросу о переходных жизненных формах) // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 5. – С. 51–58.
9. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. – Л.: Наука, 1984. – 181 с.
10. Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. – Томск, 1898. – С. 1–15.
11. Особенности химического состава двух видов р. *Pyrola* L. на северных границах ареалов / Н.И. Кулеш [и др.] // Растительные ресурсы. – 1988. – Вып. 3. – С. 420–424.
12. Зайцева-Оникиенко А.И. Грибикорень – пример взаимопомощи в мире растений // Естествознание в школе. – 1950. – № 5. – С. 22–26.
13. Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у цветковых растений // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т.2. – С. 249–262.
14. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Семейства Раеониaceae – Thymelaeaceae. – Л.: Наука, 1985. – 336 с.
15. Селиванов И.А. Роль микоризных грибов в почвенном питании растений // Вопросы ботаники, экологии и физиологии растений. – 1975. – Т. 141. – С. 4–31.
16. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.
17. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучении // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 146–205.
18. Терёхин Э.С. Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1962а. – 32 с.
19. Терёхин Э.С. О развитии зародышей у некоторых *Pyroleae-Monotropoideae* // Отдельный оттиск из Ботан. журн. – 1962б. – Т.47, № 12. – С. 1811–1816.
20. Терёхин Э.С. Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae-Monotropoideae* // Ботан. журн. – 1962в. – Т. 47, № 4. – С. 571–577.
21. Терёхин Э.С. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений) // Ботан. журн. – 1965. – Т. 50, № 1. – С. 60–69.

22. Толмачёв А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 155 с.
23. Тонкова Н.А. Биологические особенности *Pyrola renifolia* Maxim // Мат-лы Всерос. конф., посв. 65-летию Центрального сибирского ботанического сада и 100-летию со дня рожд. проф. К.А. Соболевской и А.В. Куминовой (Новосибирск, 23–25 августа, 2011). – Новосибирск: Сибтехнорезерв, 2011. – С. 219–221.
24. Хохряков А.П. Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Pyrolaceae* // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 361–364.
25. Хохряков А.Т., Мазуренко М.Т. Подсем. *Pyroloideae* Jeps. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 157–160.
26. Шилова Н.В. Характеристика жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl // Рост растений. – Львов, 1959. – С. 164–166.
27. Шилова Н.В. Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45, № 6. – С. 910–917.
28. Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. – М., 1975. – С. 328.
29. Camp W.H. Aphyllous Forms in *Pyrola* // Bulletin of the Torrey botanical club. – 1940. – Vol. 67. – № 6. – P. 453–465.
30. Christoph H. Untersuchungen über die mycotrophen Verhältnisse der Ericales und die Keimung von *Pirolaceen* // Beih. z. Bot. Zbl. – 1921. – Vol. 38. – № 1. – P. 115–157.
31. Leake J.R. Tansley review: the biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants // New Phytologist. – 1994. – Vol. 127. – P. 171–216.
32. Lihnell D. Keimungsversuche mit *Pyrolasamen* // Symb. Bot. Upsaliens. – 1942. – Vol. 6 (3). – P. 1–37.
33. Lück R. Zur Biologie der heimischen *Pirola*-arten // Schr. Phys. Ges. Königsb. – 1940. – V. 71. – P. 300–334.
34. Lück R. Zur Keimung der heimischen *Pirola*-Arten. Flora. – 1941. – V. 35 (135). – P. 1–5.
35. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: Ecological evidence for mixotrophy in *Pyroleae* / L. Tedersoo [et al.] // Oecologia. – 2007. – V.151. – P. 206–217.
36. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyroloids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids / K. Zimmer [et al.] // New Phytologist. – 2007. – V.175. – P.166–175.

