

УДК 582.912.3

ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *PYROLA JAPONICA* (ERICACEAE)

Н. А. Тонкова

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

E-mail: tonkova-n@rambler.ru

В результате исследования разновозрастных особей *Pyrola japonica* были установлены закономерности онтогенеза, выявлены морфологические признаки особей, определен тип микоризы и даны уточнения жизненных форм.

Ключевые слова: грушанка японская, этапы онтогенеза, жизненные формы, микориза, микогетеротрофы, смена питания.

Все представители подсемейства *Pyroloideae* Fers. семейства *Ericaceae* Jus. – вечнозеленые таежные растения (Толмачев, 1951), унаследованные тайгой от вечнозеленых лесов, существовавших на севере в отдаленном прошлом (Крылов, 1898), и питающиеся микотрофно отмершими древесными частями растений (Колишук, 1968). Ю. А. Бобров и О. В. Колчанова (2008) призывают ученых обратить внимание на растения с уклоняющимся типом питания, а особо пристальное внимание – на онтогенез и сезонное развитие, морфологию и анатомию этих растений.

В настоящее время есть много работ по исследованию биоморфологии *Pyrola rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *P. minor* L., *P. media* Sw. (Серебряков, 1952; Шилова, 1960; Хохряков, 1961; Катомина, 1996; Бобров, 2004, 2009; Таршис, 2005; и др.). Мы считаем, что при исследовании развития грушанковых необходимо учитывать не только зимнезеленый характер растения, но и тип микоризы, оказывающий влияние на развитие всей особи, что, несомненно, должно быть отражено в названии жизненной формы. Работы, посвященные изучению микоризы грушанковых, единичны (Hynson, 2009), в основном встречаются отрывочные данные у Л. В. Крюгер (1961), И. А. Селиванова (1973, 1975), И. А. Селиванова, В. Ф. Шавкуновой (1973) и др.

А. Т. Хохряков, М. Т. Мазуренко (1991) на российском Дальнем Востоке в роде *Pyrola* (семейства *Ericaceae*) выделяют 7 видов грушанок.

Цель работы – исследование разновозрастных особей *Pyrola japonica* Klenze ex Alef. для выявления закономерностей онтогенеза, а также уточнение жизненной формы.

Задачи: выявить тип леса, в котором произрастает *P. japonica* (грушанка японская), определить возрастные состояния, тип микоризы, уточнить жизненные формы.

Объектом исследования явились разновозрастные, фиксированные в 70%-ном этиловом спирте особи *P. japonica*.

Данный вид произрастает в Японии, Китае и на юге российского Дальнего Востока: Уссурийский (центральный, южный) и Южно-Курильский (о. Кунашир) флористические районы (Хохряков, Мазуренко, 1991).

Сегодня наиболее точно дано определение жизненной формы *P. japonica* А. Б. Безделевым, Т. А. Безделевой (2006) – многолетний зимнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом.

В своем составе грушанка японская содержит тритерпеноиды, стероиды, иридоиды, хиноны, флавоноиды, эфирные масла, дубильные вещества. В восточной медицине используется как кровоостанавливающее, сердечное, противокашлевое средство. В корейской медицине применяют в качестве сердечного и гипотензивного средства при аритмии и гипертонии. В фармакопее грушанка японская используется как противоядие и диуретическое средство (Шретер, 1975).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования онтогенеза был собран в мае – ноябре 2009–2010 гг. в Анучинском, Лазовском, Партизанском районах и в пригороде Владивостока (Приморский край).

При проведении маршрутных исследований описано более 350 особей. В пределах ценопопуляций вида делалось описание фитоценозов по общепринятым методикам, собирался гербарный материал. Были просмотрены также гер-

барные образцы, хранящиеся в Биолого-почвенном институте ДВО РАН. 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 учитывали: длину генеративных побегов, количество цветков в соцветии, общее количество зеленых листьев, длину и ширину каждой листовой пластинки; количество парциальных кустов и годичных приростов, имеющих на каждом из парциальных кустов, длину отбегов и т. д. Анализ жизненных форм проведен по методике И. Г. Серебрякова (1964). Описание возрастных состояний особей выполняли с использованием методики Т. А. Работнова (1950). Для установления типа микоризы были сделаны поперечные срезы придаточных корней (толщиной 20 мк), столоновидных побегов и гипокотилия с применением замораживающего микротомы. Грибные гифы выявляли при помощи световых микроскопов Mikmed и Axiolab.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Pyrola japonica – типичный представитель травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов, везде входит в состав подъяруса низких трав, распределяется одиночными особями, а иногда образует сплошные куртины.

В маршрутных экспедициях в мае – сентябре 2009–2010 гг. по Приморскому краю были выявлены фитоценозы, в которых произрастает грушанка японская: чернопихтово-широколиственный лес (пригород Владивостока), северный и южный склоны с уклоном 5–40° до высоты 150 м н. у. м., *P. japonica* произрастает разрежено, отдельными особями, количество надземных побегов на квадратный метр 3–6, максимально – 10; дубовый долинный лес (Лазовский, Алучинский район), количество надземных побегов на квадратный метр 6–10, максимально – 14; березово-осиновый лес (Партизанский р-н, перевал Серебряный) – *P. japonica* произрастает на южном склоне только в местах с достаточным освещением, количество надземных побегов на квадратный метр 5–8 (12).

Адаптация к светлохвойным, дубовым лесам выразилась в биолого-морфогических особенностях, отличающих грушанку японскую от других

представителей грушанковых, которые будут рассмотрены в ходе описания онтогенеза.

Онтогенез

Латентный период. Плод грушанки японской – поникающая приплюснuto-шаровидная пятигнездовая коробочка длиной 5–8 мм и шириной 3–5 мм с пылевидными семенами (рис. 1). В солнечную погоду щели коробочки открываются, и ветром семена разносятся на значительные расстояния. При прорастании семян в слое опавшей листвы и хвои происходит заражение проростка (прокаулома) микоризным грибом.

Виргинильный период. Прорастающий из семени проросток ведет подземный образ жизни, питаясь микотрофно, в результате появляется длинное биполярное образование – *Prokaulom* (предстебель). Точка роста стебля развита значительно слабее точки роста корня (Серебряков, 1952). В течение первого года прокаулом растет и в высоту, и в разные стороны, становится похожим на коралл. Со временем формируется адвентивная почка, из которой развивается первый почвенно-воздушный побег.

Ежегодно осенью, еще до выхода на земную поверхность, адвентивный побег засыпается хвоей и листвой. В результате подземная часть ювенильного растения в зависимости от условий произрастания достигает в длину 3–5 (8) см. На прокауломе, а также из пазух чешуевидных листьев, расположенных на адвентивном побеге, развиваются придаточные корни. Они темно-коричневого цвета, т. к. одеты «грибным чехлом» (рис. 2). Микоризные гифы грибов в данном случае образуют сложные комплексы, которые окутывают придаточные корни. Микориза здесь выполняет эколого-физиологическую роль: она увеличивает поверхность корня для поглощения воды и питательных веществ из почвы, повышает скорость минерализации органики и продуцирования грибами биологически

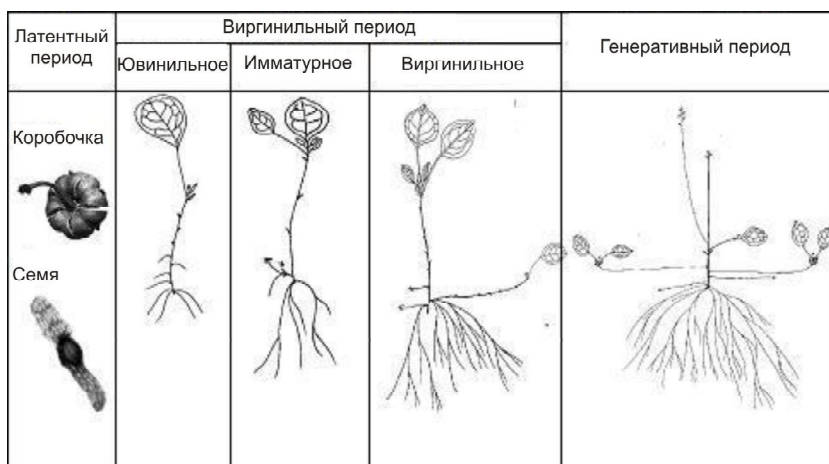


Рис. 1. Основные периоды онтогенеза *P. japonica*
Fig. 1. Basic *P. japonica* ontogenesis periods

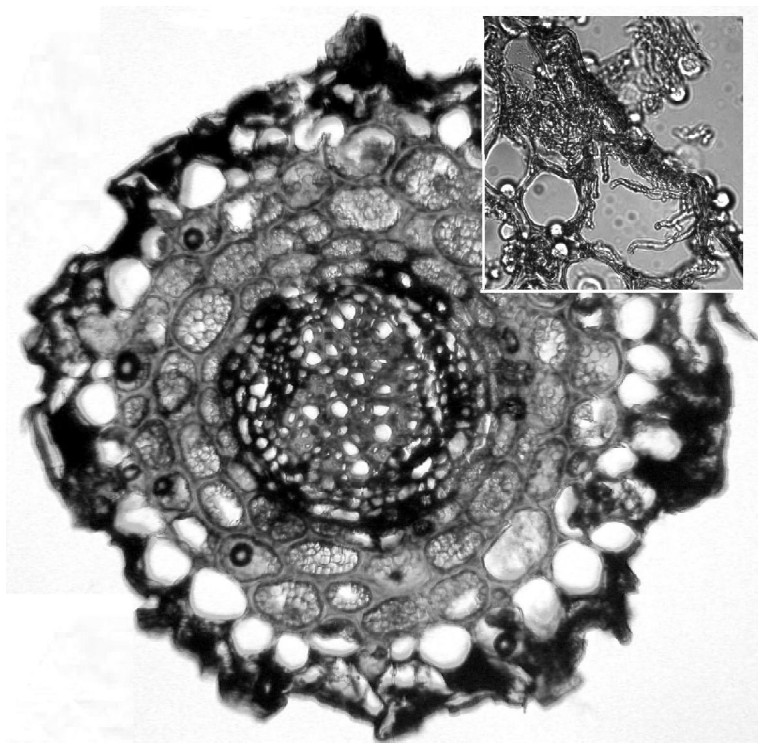


Рис. 2. Грибной чехол придаточных корней
Fig. 2. The fungal cover of additional roots

активных веществ, содействующих росту растений. В результате анализа проведенных опытов И. А. Селиванов (1975) пришел к выводу, что мицелиальный чехол микориз функционирует как механический барьер против внедрения патогенов. Антибиотики, вырабатываемые грибным симбионтом, оказывают химическую защиту корней. Видимо, именно из-за этой особенности все грушанковые обладают высокими антибактерицидными свойствами. Гифы гриба проникают также в клетки паренхимы корня, и со временем происходит постепенное переваривание гиф. В результате формируется промежуточный тип микоризы – эктоэндотрофная микориза.

Надземная часть побега высотой 0,5–1,0 см представлена одним ассимилирующим листом и почкой. Лист неправильной формы, овальный или округлый, с заостренной верхушкой длиной 1,0–1,4 (1,6) см, шириной 1,0–1,2 (1,4), черешок – 1,5–2,0 см.

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). Он возникает после образования надземных фотосинтезирующих побегов.

Имматурное возрастное состояние. Раскрываются 2-й и последующие листья, формируется розеточный побег. Листья правильной

формы, округлые или овальные, продолговато-яйцевидные; в некоторых случаях с выступающей закругленной верхушкой. Длина листовая пластинки 1,5–2,5 (4,0) см, ширина – 1,3 (3,7), длина черешков 2,5–3,5 (4,0) см. Придаточные корни (1–4) длиной 1,0–2,5 (5) см, ветвятся до 3-го порядка. Они отходят как от протосомы, так и от подземной части надземного побега.

Виргинильное возрастное состояние. Переход в это возрастное состояние происходит в следующем вегетационном сезоне и длится 1–3 года. Именно на протяжении этого периода наблюдается смена структуры особи от моноцентрической к явнополицентрической, сохраняющейся до конца онтогенеза, включая генеративный и постгенеративный периоды.

Изменения происходят прежде всего в подземной сфере: на прокауломе и подземной части надземного побега начинают развиваться адвентивные почки, из которых горизонтально поверхности почвы разрастаются придаточные побеги (1–5) длиной 3–6 (8)

см. Они ветвятся до 3-го порядка. Со временем подземные побеги резко меняют направление и выходят на дневную поверхность, образуя парциальные кусты. Надземный побег высотой 1,0–1,5 см. Листовые пластинки (длиной 3,5–4,0, шириной 2,5–3,2 (3,8) см) отделяются от листьев 1-го вегетационного сезона чешуевидными листьями (1–4), имеющими хорошо развитую проводящую систему. Во второй мутовке 1–3 листа таких же размеров. Листья *P. japonica* с виргильного возрастного состояния и до позднегенеративного сильно повреждаются гусеницы *Noctuidae* sp. и *Coleophoridae* sp.

Предгенеративные растения. В середине сентября на 3–4-й год развития в надземной части сформирован вегетативно-генеративный побег следующего года, 1–3 ассимилирующих листа защищают соцветие. Цветение наступает только на следующий год в середине июля. В некоторых случаях цветение центрального трехлетнего и однолетних боковых побегов происходит в один и тот же год. Особь грушанки японской сформирована из 1–2 генеративных побегов в центральной части и 2–3 вегетативных парциальных кустов. Генеративные побеги трехгранные, диаметром 3 мм, иногда стебель скручен, на нем располагаются 1–2 чешуевидных листа и 2–8 поникающих цветков диаметром 12–15 мм, собранных в соцветие кисть. В некоторых случаях наблюдаются редуцированные побеги с 1–2 цветками. На генеративном побеге в 10% случаев от общего количества

цветоносов цветы раскрываются в разное время. В Приморском крае в фитоценозах с преобладанием березы белой и осины отмечена *P. japonica* var. *subaphulla* (Maxim.) с более пигментированным стеблем и розоватыми цветками, тогда как у *P. japonica* бело-зеленые цветки. Побег у данного подвида многократно ветвится, в корневой системе большое количество придаточных корней (рис. 3).

Генеративные особи представляют собой полицентрическую систему из 3–7 парциальных кустов, 2–5 из которых цветущие. Листья очередные, в различных фитоценозах отмечены отличия по размерам и форме: в чернопихтово-широколиственном лесу они шириной 2,5 (4,5), длиной 4,0 (6,0) см, в основании клиновидные, реже тупые, на верхушке от тупых до закругленных или островатых, по краю расставленно-мелкозубчатые, малочисленные – 1–4, иногда единичные. Черешки 2,5–3,5 (4,0) см. Наибольшие размеры листьев наблюдались у особей *P. japonica*, произрастающих в дубовом лесу. Они эллиптической формы, шириной 4,5–5,5 (6,0), длиной 5,0–6,0 (6,5) см; черешки 4,5–5,0 (6,0) см. В один год развивается до 5 листьев. По нашим наблюдениям, лист грушанки японской живет в среднем 2 года. Иногда листья отсутствуют, и тогда стебель в основании покрыт пленчатыми чешуйками, как это наблюдается у *P. japonica* var. *subaphulla*, корневая система у которой представлена прокау-

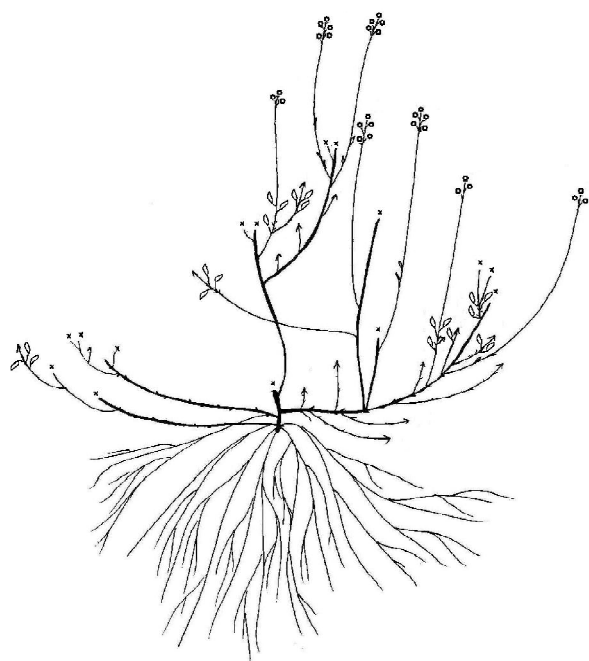


Рис. 3. *P. japonica* var. *subaphulla* (Maxim.)
Fig. 3. *P. japonica* var. *subaphulla* (Maxim.)

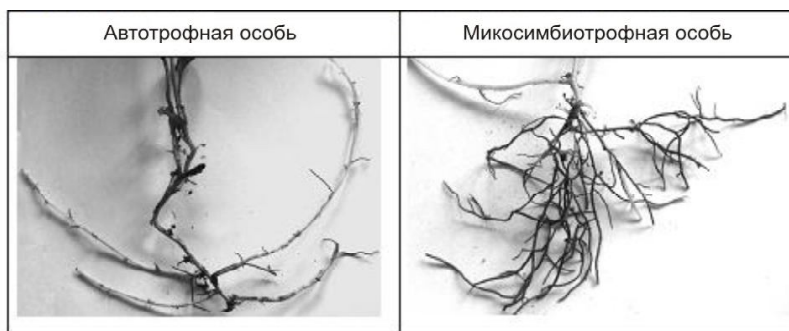


Рис. 4. Подземная сфера *P. japonica*
Fig. 4. The underground part of *P. japonica*

ломом, подземной частью вегетативно-генеративных побегов и многочисленными придаточными корнями, ветвящимися до 4-го порядка. Они от темно-коричневого до черного цвета, диаметром 1,5 мм (рис. 4).

В многолетней части основания растения в пазухе и чешуек и листьев образуются разнокачественные почки. У *P. japonica*, так же как и у *P. minor*, *P. media*, обилие побегов и почек на отрезке многолетнего стебля в 2 см привлекает внимание необычайной скученностью, что создает впечатление заболевания типа «ведьминых метел» (Шилова, 1960).

В чернопихтовом лесу при недостаточном освещении наблюдается увеличение длины подземных побегов до (10–15) 35 см, длина междоузлий составляет 0,5–1,5 (3,0) см.

Позднегенеративные особи. Полицентрическая система у таких особей представлена 5–8 (12) парциальными кустами. У материнского куста листья 1–2-й розетки отмерли. Единичные парциальные кусты цветут. Придаточные корни в этом возрастном состоянии темно-коричневого цвета.

Субсенильный возраст. У парциальных кустов нижние листья в большом количестве начинают желтеть и постепенно отмирают, так же как и надземная часть главного побега. В подземной сфере до 80% придаточных корней темно-коричневого цвета. Происходит партикуляция парциальных кустов.

Сенильный возраст. Прекращается рост подземных и надземных боковых побегов. Придаточные корни отмирают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменения экологических условий, связанные со сменой фитоценозов с хвойно-широколиственных на светлохвойные, дубовые, под воздействием антропогенных факторов привели к изменению габитуса *P. japonica*. В результате сформировались морфологически отличающиеся особи. В ценозах с достаточным освещением грушанка японская имеет большие раз-

меры, увеличивается количество листьев и надземных побегов на единицу площади, семенное размножение преобладает над вегетативным, что не характерно для других представителей подсемейства грушанковых.

Впервые установлено, что листья *Pyrola japonica* служат пищей для двух семейств насекомых: Noctuidae sp. и Coleophoridae sp., что требует дальнейших исследований.

Учитывая результаты изучения морфологической и анатомической структуры особей *P. japonica*, считаем необходимым уточнить название жизненной формы – микоризообразующий многолетний зимнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямым побегом.

У *P. japonica* var. *subaphylla*, так же как у безлистного американского вида *P. aphylla* Smith, образуется безрозеточный побег, ветвление побегов осуществляется целиком за счет пазушных почек чешуевидных листовых органов. Растение в данном случае перешло полностью на миксогетеротрофное питание. В результате жизненная форма у *P. japonica* var. *subaphylla* – микоризообразующий многолетний зимнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с безрозеточным побегом.

ЛИТЕРАТУРА

- Бездедев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 343 с.
- Бобров Ю. А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 18 с.
- Бобров Ю. А., Колчанова О. В. Биоморфология растений с уклоняющимся типом питания // Современные подходы к описанию структуры растений. – Киров : Лобань, 2008. – С. 203–223.
- Бобров Ю. А. Грушанковые России. – Киров : ВятГГУ, 2009. – 130 с.
- Катомина А. П. Морфогенез и ритм развития побегов грушанковых (*Pyrolaceae* Dumort.) на Кольском полуострове : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1996. – 18 с.

Колищук В. Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Ботан. журн. – 1968. – Т. 53, № 8. – С. 1029–1042.

Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. – Томск, 1898. – С. 1–15.

Крюгер Л. В. Эндотрофные микоризы травянистых растений некоторых фитоценозов Центрального Предуралья // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 5. – С. 617–627.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

Селиванов И. А. Вопросы терминологии и классификации микориз и микоризоподобных образований // Микориза растений. – 1973. – Т. 112. – С. 3–45.

Селиванов И. А., Шавкунова В. Ф. Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Иремель // Там же. – С. 72–93.

Селиванов И. А. Роль физиологически активных веществ в функционировании эктомикориз как симбиотических систем // Там же. – 1975. – Т. 112. – С. 20–47.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Л. : Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М. : Сов. наука, 1952. – 392 с.

Тариус Г. И. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства *Rugoloideae* (*Ericaceae*) на Урале // Ботан. журн. – 2005. – Т. 90, № 8. С. 1197–1207.

Толмачев А. И. О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности // Памяти Порфирия Никитича Крылова. – Томск : ЕГУ, 1951. – Вып. 116. – С. 25–35.

Хохряков А. П. Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Rugolaceae* // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 361–364.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб. : Наука, 1991. – Т. 5. – 390 с.

Шилова Н. В. Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl. // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45, № 6. – С. 910–917.

Шретер А. И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. – М., 1975. – С. 328.

Hynson N. A., Preiss K., Gebauer G., Bruns. T. D. Isotopic evidence of full and myco-heterotrophy in the plant tribe *Pyroleae* (*Ericaceae*) // New Phytologist. – 2009. – P. 719–726.

Поступила в редакцию 16.05.2011 г.

THE ONTOGENESIS AND LIFE FORMS *PYROLA JAPONICA* (*ERICACEAE*)

N. A. Tonkova

The study of individuals of different ages established the *Pyrola japonica* ontogenesis patterns, identified individual morphological features, and resulted in identification of the mycorrhiza type and specification of life forms.

Key words: *Pyrola japonica*, ontogenesis stages, life forms, mycorrhiza, myco-heterotrophy, nutrition change.