

УДК 582.912.3

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА PYROLOIDEA JEPS.
(ERICACEAE) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ**

Н.А. Тонкова*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Исследование жизненных форм представителей подсемейства Pyroloideae Jeps. (Ericaceae), произрастающих в Приморском крае, показало, что для характеристики биоморфы особи необходимо учитывать тип микоризы. Выявлены биоморфологические особенности 5 видов и их вариаций подсем. Pyroloideae. Описаны 8 жизненных форм. Наличие нескольких жизненных форм у одного таксона связано с полиморфизмом некоторых видов. Установлено, что в зависимости от экологических условий произрастания меняется степень микотрофности, а, следовательно, и спектр трофического питания, как внутри подсемейства, так и внутри одного вида: от автотрофного к миксотрофному и к полной мико-гетеротрофии (растение питается только за счёт гриба). В ряду *Orthilia secunda* → *P. renifolia*, *Pyrola rotundifolia* → *P. japonica* → *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* → *Chimaphila japonica* → *Pyrola japonica* subsp. *subaphylla* происходит возрастание связи с грибным симбионтом, изменение побеговой системы, ускоряется прохождение фаз онтогенеза и происходит смена вегетативного размножения семенным.

Ключевые слова: биоморфологический анализ, Pyroloideae, Ericaceae, Приморский край.

**BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC OF THE SUBFAMILY PYROLOIDEAE JEPS.
(ERICACEAE) IN PRIMORSKY KRAI**

N.A. Tonkova*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia*

Studies of life forms of the subfamily Pyroloideae Jeps. (Ericaceae), growing in Primorsky Krai, showed that describing biomorphs of these plants, it is necessary to consider the type of mycorrhiza. Biomorphological peculiarities of 5 species and their variations of the subfamily Pyroloideae were revealed, and 8 life forms were described. The presence of several life forms in the taxon is associated with a polymorphism of some species. Depending on ecological conditions of plant growth, the degree of mycotrophy, and, therefore, the range of trophic nutrition were established to change not only inside the subfamily, but also within

species, from autotrophic to mixotrophic and full myco-heterotrophy (plant is fed only by fungus). The increasing link with fungal symbiont, changing of aboveground plant part, accelerating passing of ontogenesis phases, and replacing of vegetative propagation by seed one occur in the following sequence: *Orthilia secunda* → *P. renifolia*, *Pyrola rotundifolia* → *P. japonica* → *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* → *Chimaphila japonica* → *Pyrola japonica* subsp. *subaphylla*.

Key words: biomorphological analysis, Pyroloideae, Ericaceae, Primorsky Krai.

ВВЕДЕНИЕ

Внимание многих специалистов уже более 200 лет привлечено к подсемейству Pyroloideae Jeps. (грушанковые) семейства Ericaceae Juss. (de Jussier, 1789; Haber, 1987; Holm, 1898; Camp, 1940; Шилова, 1960; Терёхин, 1962; Takahashi, 1993; Катомина, 1996, 1999; Бобров, 2004, 2009; и др.). Центр видового разнообразия Pyroloideae располагается на территории Восточноазиатской области Голарктического флористического царства (по районированию А.Л. Тахтаджяна, 1978). Грушанковые произрастают в разных типах леса, входят в травяно-кустарничковый подъярус и образуют куртины разной площади. П.Н. Крылов (1898) относит грушанковых к «типичным представителям фации хвойного леса», унаследованных тайгой от вечнозелёных лесов, существовавших на севере в отдалённом прошлом и питающихся микотрофно отмершими деревянистыми частями растений (Колишук, 1968).

Грушанковые – один из наиболее благоприятных объектов для изучения влияния паразитизма на эволюцию морфогенеза высшего растения (Терёхин, 1965). Все представители Pyroloideae на ранних стадиях развития являются мико-гетеротрофными, но при достижении зрелого возрастного состояния они формируют полный спектр трофического питания от автотрофов к миксотрофам и далее – к потенциально полной мико-гетеротрофии у *Pyrola aphylla* Sm. (Leake, 1994; Tedersoo, 2007; Zimmer, 2007; Hynson, Preiss, 2009). Поэтому Pyroloideae представляют особый интерес для изучения экологии и эволюции мико-гетеротрофов. По мнению Ю.А. Боброва и О.В. Колчановой (2008), следует обратить внимание на растения с уклоняющимся типом питания и особенно пристальное – на онтогенез и сезонное развитие, а также на морфологию и анатомию этих растений.

Грушанковые интересны своими биологическими и ценотическими особенностями, обладают полезными для человека свойствами. Большинство из них синтезируют весьма специфические ароматические метаболиты, представленные производными бензо- и нафтохинона и соответствующими гидрохинонами (Кулеш и др., 1988). Поэтому они издавна широко используются в традиционных медицинах разных

стран, особенно стран Восточной Азии (Шрётер, 1975), а изучением химического состава грушанковых занимаются уже более ста лет (Tomita et al., 1952; Inouye et al., 1964, 1968; Inouye, Inoue, 1985; Thomson, 1971). Как декоративные растения чаще всего применяются *P. minor* L. (грушанка малая), *P. rotundifolia* L. (г. круглолистная) (Kleiner, 1946; Мазная, Белова, 1986) и *Moneses uniflora* (одноцветка крупноцветковая) (L.) A. Gray (Багдасарова, Вахрамеева, 1990).

К настоящему времени в литературе имеются обширные материалы по биоморфологии *Orthilia secunda* (L.) House (ортилия однобокая), *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (зимолюбка зонтичная), *Pyrola chlorantha* Sw. (грушанка зелёноцветковая), *P. media* Sw. (г. средняя), *P. minor*, *P. rotundifolia* и *Moneses uniflora* (Серебряков, 1952; Каверзнева, 1955, 1959; Шилова, 1960; Хохряков, 1961; Багдасарова, Вахрамеева, 1990; Багдасарова, 1990, 1993; Катомина, 1996; Бобров, 2004, 2009; и др.). *Chimaphila umbellata* относят к кустарничкам, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia* и *Moneses uniflora* – к травянистым растениям. *Orthilia secunda* по одним признакам близка к *Chimaphila umbellata*, по ряду других – к видам *Pyrola*, что позволяет считать жизненную форму этого вида промежуточной между кустарничками и травянистыми растениями (Шилова, 1960; Катомина, 1999). Для всех представителей подсемейства Pyroloideae характерна поливариантность жизненных форм. Изменение экологических условий, а именно температурного и светового режимов, приводят к развитию у одного и того же вида нескольких вариантов биоморф, которые, согласно классификации И.Г. Серебрякова (1964), можно отнести к травам или к кустарничкам.

Всё вышесказанное объясняет наш интерес к этой группе, к изучению её биологии, но поскольку все представители – это растения-микотрофы, мы считаем, что для характеристики биоморфы особи, наряду с комплексом морфологических признаков, необходимо учитывать тип микоризы.

Подсемейство Pyroloideae включает четыре рода: *Chimaphila* Pursh (зимолюбка), *Orthilia* Rafin. [*Ramischia* Opiz ex Garcke] (ортилия, бокоцветка или рамишия), *Pyrola* L. (грушанка) и *Moneses* Salisb. (одноцветка) и от 30 (Willis, 1973) до 45 (Тахтаджян, 1966) видов. На российском Дальнем Востоке (РДВ) встречается 12 видов: *Chimaphila japonica* Miq. (зимолюбка японская), *Ch. umbellata*, *Orthilia obtusata* (Turcz.) Nara (ортилия тупая), *O. secunda*, *Pyrola alpina* Andres (грушанка альпийская), *P. chlorantha*, *P. japonica* Klenze ex Alef (г. японская), *P. minor*, *P. nephrophylla* (Andres) Andres (г. почковидная), *P. renifolia* Maxim. (г. почколистная), *P. rotundifolia*, и *Moneses uniflora*. Все они

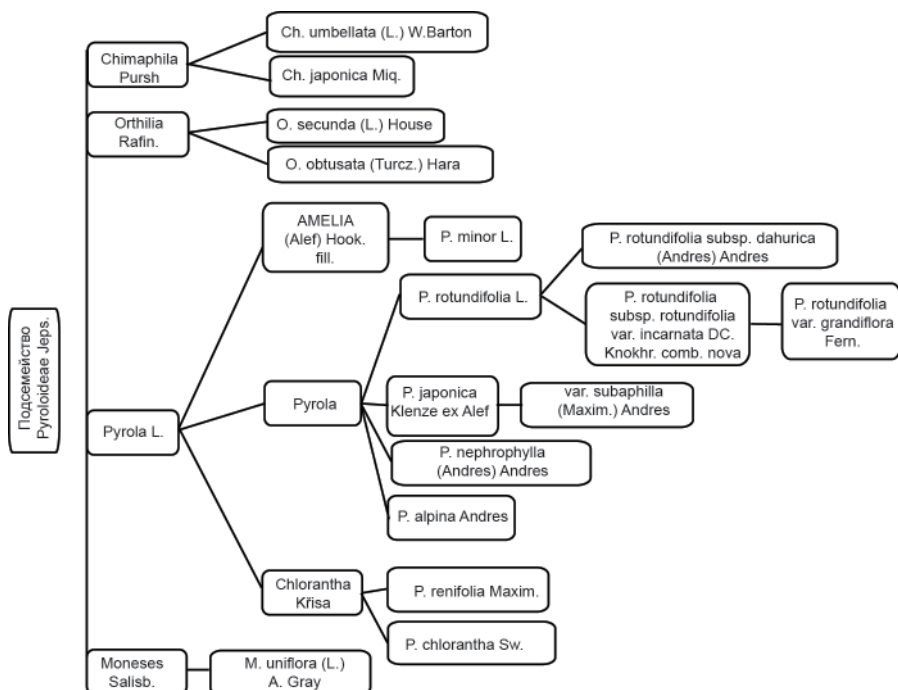


Рис. 1. Подсем. Pyroloideae по А.Т. Хохрякову и М.Т. Мазуренко (1991).

Fig. 1. Subfamily Pyroloideae by A.T. Khokhryakov and M.T. Mazurenko (1991)

характеризуются циркумбореальным распространением и произрастают в лесах Северного полушария, однако *Chimaphila japonica*, *Pyrola japonica* и *P. renifolia* имеют более узкий ареал по сравнению с остальными видами. В данной работе мы придерживаемся классификации грушанковых (рис. 1), предложенной в 1991 году А.Т. Хохряковым и М.Т. Мазуренко.

Цель данного исследования – провести биоморфологический анализ представителей подсемейства Pyroloideae, произрастающих в Приморском крае, для выявления внутривидовой изменчивости в строении особей.

Задачи: изучить особенности биоморфологических структур (параметры побегов и их систем) и описать их полиморфизм на разных стадиях индивидуального развития особей; установить закономерности онтогенеза грушанковых; рассмотреть связь гриба и растения-хозяина на разных этапах развития особи.

Объектами исследования послужили особи всех возрастных состояний представителей Pyroloideae: *Orthilia secunda*, *Chimaphila japonica*, *Pyrola japonica*, *P. japonica* var. *subaphylla* (Maxim.) Andres (грушанка японская), *P. renifolia*, *P. rotundifolia* subsp. *dahurica* (Andres) Andres (г. даурская), *P. rotundifolia*, *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* DC (г. кроваво-красная), произрастающих в Приморском крае в разных экологических условиях. Исследования проводились в 2010–2012 гг. в окрестностях г. Владивостока, Партизанском, Лазовском, Кавалеровском, Чугуевском, Ольгинском, Тернейском и Анучинском районах. В пределах ценопопуляций вида делалось описание фитоценозов по методике В.Н. Сукачёва и С.В. Зонна (1961). Для определения количества ежегодного прироста листьев и количества надземных побегов были заложены пробные площади, а также промаркированы листья с целью определения длительности их жизни.

Для уточнения способа питания, влияющего на габитус растения, были сделаны поперечные срезы придаточных корней (толщина срезов 20 мкм) разных видов грушанковых с семи стационарных участков. Образцы *P. rotundifolia* были взяты из двух местообитаний: берёзово-осиновый лес (Кавалеровский район, пос. Рудный, верхняя часть западного склона, техногенно-нарушенные почвы после добычи оловянной руды, освещение – 70%, увлажнение – слабое) и дубовый лес (Ольгинский район, бухта Средняя, освещение – 40%, увлажнение – умеренное). Образцы *P. renifolia* и *P. rotundifolia* subsp. *dahurica* отобраны в чёрнопихтово-широколиственном лесу (пригород г. Владивостока, территория Ботанического сада, западный склон, освещение – 30%, увлажнение – умеренное). Образцы *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* изучали из пихтово-лиственничного леса (Тернейский район, берега р. Кема, освещение – 50%, увлажнение – достаточное и избыточное). Образцы *P. japonica* собраны в берёзово-осиновом лесу (Партизанский район, перевал Серебряный, южный склон, места с достаточным освещением – 40–60%, увлажнение – умеренное). Образцы *Chimaphila japonica* и *Orthilia secunda* взяты из пихтово-соснового леса (гора Фалаза, юго-восточный склон, освещение – 30%, увлажнение – достаточное) и берёзового леса (Чугуевский район, рядом с пос. Шумный, юго-восточный склон, увлажнение – достаточное).

С каждого участка одновременно брали несколько экземпляров парциальных особей. Корни слегка отмывали водой, а затем фиксировали. В качестве фиксатора использовался 70%-й этиловый спирт. Исследование начиналось внешним осмотром: отмечалось наличие или

отсутствие поверхностно расположенных гиф и окраска корней.

При камеральной обработке производилось микроскопическое исследование корней. Для установления типа микоризы при помощи микротома были сделаны поперечные срезы придаточных корней (толщиной 20 мкм). Затем объекты заключали в глицерин-желатину. Грибные гифы выявляли методом первичной люминесценции. Грибные образования описывали, измеряли общий диаметр придаточных корней, а также стелы, мезодермы, паренхимы и грибных гиф (грибной чехол или микодермис), фотографировали и детально изучали под микроскопом.

Степень микотрофности растений (или количества гриба в корне) определялась по трёхбалльной системе (Крюгер, 1961). Размер выборки – 20 экземпляров.

При морфологическом анализе особей использовали стандартные методы, применяемые в данном анализе. В составе комплекса морфометрических показателей учитывались: длина генеративных побегов, количество цветков в соцветии, общее количество зелёных листьев, длина и ширина каждой листовой пластинки; количество парциальных кустов и годовичных приростов каждого надземного побега, длина подземных побегов и т.д.

При анализе и классификация жизненных форм использовали методику Серебрякова (1964). Описание возрастных состояний особей выполняли по методике Т.А. Работнова (1950) с некоторыми изменениями.

Проанализировано более 750 гербарных образцов, хранящихся в гербариях Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (г. Владивосток), в Ботаническом институте (БИН) им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) и на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ). Собственные сборы составили более 800 гербарных листов.

Доверительные интервалы (95%) для средних значений рассчитаны по стандартной схеме в предположении нормальности выборочных данных (Кобзарь, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Приморском крае грушанковые входят в состав травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов, в состав подъяруса низких трав, образуют сплошные куртины или произрастают одиночными особями. В зависимости от экологических условий у особей варьируют основные параметры: площадь, занимаемая одной особью, количество ассимилирующих листьев и их ежегодный прирост.

Плод всех представителей подсемейства *Pyroloideae* – коробочка, отличающаяся размерами и формой. В хорошую солнечную погоду щели коробочки открываются, и пылевидные семена с двумя крыловидными придатками околоплодника разносятся течениями ветра на значительные расстояния. Маленький вес семян, обусловленный отсутствием запаса питательных веществ, – приспособление к расселению растений. Семена грушанковых прорастают только с помощью мицелия гриба, а для этого семена должны проникнуть с током дождевой или талой воды через слой опавшей листвы и моховый покров вглубь почвы, где происходит заражение проростка грибным симбионтом, что приводит к образованию недифференцированного тела – протосомы (Серебряков, 1952; Терехин, 1962) и к образованию длинного биполярного предстебля (*Prokaulom*). По мнению Ю.А. Боброва (2004), протосома – структура, развивающаяся на базальной части семени, служащая в основном субстратом для грибного микросимбионта и имеющая недифференцированное вегетативное тело, на котором впоследствии образуются адвентивные побеги.

Зародыши грушанок лишены семядолей. Такая редукция объясняется очень ранним переходом (еще в онтогенезе) растений к паразитическому питанию, а степень редукции находится в прямой корреляционной зависимости от времени перехода (Терехин, 1965). Чем активнее зародыш начнет питаться паразитически, тем менее необходимо ему развитие собственных запасющих структур. Точка роста стебля предстебля развита значительно слабее точки роста корня (Серебряков, 1952). В течение первого года предстебель растёт в длину, увеличивается в размерах, становясь коралловидным. Со временем на нём формируются одна или несколько адвентивных почек, из которых развиваются первые надземные побеги. Таким образом, все побеги развиваются симподиально, как придаточные образования. Как исключение, на побеге отсутствуют семядольные листья, в результате стадия проростка и ювенильного возрастного состояния проходит полностью под землей. Ежегодно осенью ещё до выхода адвентивного побега на поверхность проросток грушанок засыпается хвоей и листвой. На предстебле, а также из пазух чешуевидных листьев, расположенных на адвентивном побеге, развиваются придаточные корни.

У каждой особи в течение онтогенеза можно наблюдать следующие фазы: сначала гриб атакует семя или проросток (толерантный паразитизм со стороны гриба), а затем их отношения переходят в фазу взаимного паразитизма, приводящего к общей выгоде.

Род *Chimaphila*

Морфологическое описание и жизненная форма *Ch. japonica*

Подземная часть плагиотропного побега в зрелом генеративном состоянии образована несколькими годичными побегами, которые располагаются в нижнем слое лесной подстилки на глубине 8–15 см. При изучении морфологии и анатомии подземных органов зимолюбки японской впервые нами была выявлена их корневая природа. Ранее у грушанковых корнеотпрыскость отмечалась только у *Moneses uniflora* (Бобров, 2009). Средняя площадь куртины 15–20(35) см, у особи образуются 3–7(16) надземных побегов, как на подземной части надземного побега, так и на корнях.

Развитие подземных побегов зависит от положения терминальной почки в конце вегетативного периода: если почка располагается у поверхности почвы, то она отмирает за холодный период. Следовательно, нарастание побега прекращается, тогда в рост трогается боковая почка, и моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. В некоторых случаях часть подземного побега может войти в многолетнюю скелетную ось.

Надземная часть побега состоит из 3–7(16) вегетативных и 1–2 вегетативно-генеративных побегов. Все побеги развиваются ортотропно, но постепенно полегают основанием.

Вегетативный элементарный побег состоит из элементарных метамеров с удлинёнными и укороченными междоузлиями, граница между ними служит маркером годичного прироста.

Метамер удлинённой части образован узлом с пигментированной (бурой) чешуёй и нижележащими междоузлиями длиной 0.5–1.5 см. Чешуя обычно отпадает в тот же или на следующий год после развёртывания почки, так же, как и у зимолюбки зонтичной (Бобров, 2009).

Метамер с укороченными междоузлиями – зона листьев. В нижнем метамере листья (1–3) очередные, а в следующих за ним – листья (3–5) мутовчатые или супротивные. Длина листа 2.8(3.5) см, ширина 1.2(2.5) см. У 60% исследованных особей в средней части главного терминального побега в мутовке 3–4 листа одинакового размера, они хорошо развиты, 2.5 см длиной и 1.2 см шириной, а один лист меньших размеров: 1.5 см и 0.8 см соответственно. Листья вечнозелёные, кожистые, блестящие, сверху тёмно-зелёные, снизу светло-зелёные, короткочерешковые, толстые (2–3 мм), остро-ланцетные, пиловидно-зубчатые, края листа завернуты внутрь.

Во время вегетативной стадии побег развивается 2–4 года, нарас-

тание происходит моноподиально. Ежегодно закладывается удлиненный метамер с 3–8 чешуевидными листьями и укороченный метамер с 2–5 ассимилирующими листьями.

На третий – четвёртый год формируется генеративный побег с 1–2 цветками. У него выделяются несколько вариантов развития (Тонкова, 2010б). В первом варианте, побег образует цветоносную стрелку 3–7 см длиной с 4–5 чешуевидными листьями, располагающимися на расстоянии 0.3–0.5 мм, и цветком: вегетативный побег повторяет строение вегетативного элементарного побега. Во втором случае, одиночный генеративный побег нарастает симподиально; цветонос 7–13 см длиной; на генеративном побеге образуются 1–2 недоразвитых листа неправильной формы (0.5 см длиной и 0.3 см шириной) с хорошо заметными жилками, чешуевидные листья отсутствуют. В третьем случае, иногда наблюдается некоторое исключение из общего правила: боковой побег может образоваться до того, как на главном побеге закладывается терминальное соцветие, но его жизненный цикл короче жизненного цикла главной оси, поэтому цветение обоих побегов может происходить одновременно. Так, у двух экземпляров, обнаруженных в чёрнопихтово-широколиственном лесу, образуются два симподиальных генеративных побега: на одном из них располагаются две цветоносных стрелки 10–17 см длиной, при этом один побег нарастает моноподально, а второй – симподиально, отходит от главного. В четвёртом варианте, на генеративном побеге наблюдается редукция мутовки листьев до размеров чешуй (неразвившиеся листья), уменьшенные листья расположены у основания генеративного побега, вблизи розетки листьев прошлого года.

После плодоношения в пазухах листьев последней розетки могут появляться 1(2) побега замещения, также нарастающих моноподиально до следующего плодоношения.

Таким образом, жизненная форма *Ch. japonica* в зрелом генеративном возрастном состоянии – вечнозелёный полициклический корнеотпрысковый полкустарничек.

Онтогенез *Ch. japonica*

Латентный период. Плод – прямостоячая приплюснуто-шаровидная пятигнёздная коробочка 5 ± 2 мм длиной и 3 ± 1 мм высотой, с голыми по краям створками, раскрывающимися сверху вниз.

Особь семенного происхождения *Ch. japonica* в лесах Приморского края встречаются чаще других представителей грушанковых. На предстебле со временем закладываются 1–3 почки, из которых развиваются первые адвентивные побеги.

Имматурное возрастное состояние. Переход в это возрастное состояние характеризуется выходом первого адвентивного побега на дневную поверхность и образованием первых ассимилирующих листьев. Таким образом, подземная часть ювенильного растения в зависимости от условий произрастания достигает 4–5(10) см в длину. После образования надземных фотосинтезирующих побегов 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). Надземный побег 1–3 см, с 1–3 очередными ассимилирующими листьями со сближенными междоузлиями и 1–4 листовидными чешуевидными листьями 1–3 мм длиной и 2 мм шириной (рис. 2). Ассимилирующие листья длиной 0.5–1.8 см и шириной 0.4–0.8 см с пильчатыми краями. Черешки длиной 1–3 мм.

В дальнейшем ежегодно формируется удлинённый побег, представленный участком стебля с удлинёнными междоузлиями, несущими чешуевидные листья, и укороченным побегом, представленным ассимилирующими листьями со сближенными междоузлиями.

На прокауломе, а также в пазухах чешуевидных листьев, расположенных на адвентивном побеге, развиваются придаточные корни, ветвящиеся до 3-го порядка.

В следующий вегетационный период в надземной сфере происходит вытягивание междоузлий мутовки и рост листьев первого года, длина и ширина листьев увеличиваются на 1–3 мм. Очередные короткочерешковые листья (2–5) второго года отделяются участком стебля с 3–5 чешуевидными листьями. Ассимилирующие листья достигают в длину 0.8–3.2 см и в ширину – 0.7–1.5 см. Длина надземного побега 5–7 см.

В подземной сфере происходит замедление роста прокаулома, придаточные корни продолжают нарастать во все стороны и в глубину почвы; они ветвятся до 4-го порядка.

Виргинильное возрастное состояние. 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 и отмирание чешуевидных листьев первого года развития.

В надземной сфере происходит рост междоузлий и развитие третьей мутовки листьев. В результате побег достигает в длину 10 см. Рост листьев первой мутовки останавливается, листья второй – незначительно увеличиваются (на 1 мм). Подземная сфера представлена

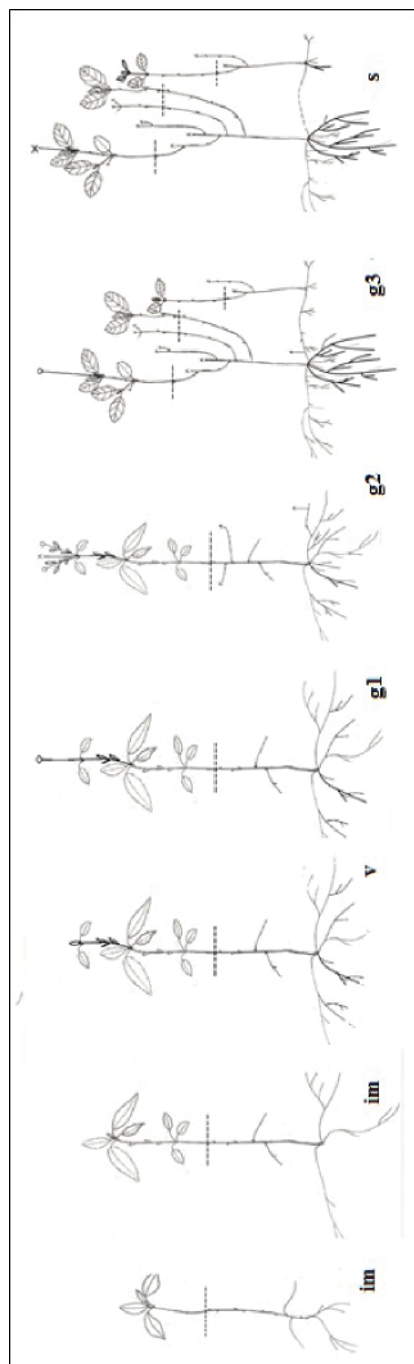


Рис. 2. Онтогенез *Chimaphila japonica*. Возрастные состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное; g2 – средневозрастное генеративное; g3 – старое генеративное; s – сенильное.

Fig. 2. Ontogenesis of *Chimaphila japonica*. Age states: im – immature, v – virginile, g1 – young generative; g2 – middle-generative; g3 – old growth generative; s – senile.

придаточными корнями, корневыми отпрысками и подземными адвентивными побегами.

Молодое генеративное возрастное состояние. На третий – четвёртый год в середине сентября в верхушечной почке закладываются 3–8 чешуевидных листьев и 3–5 ассимилирующих листьев, защищающих генеративный побег, представленный цветоносом с 1–3 чешуевидными листьями и 1–2 цветками. Цветение наступает только на следующий год в середине июля. Вегетативно-генеративный побег достигает в длину 13–15 см. Боковые побеги выходят на дневную поверхность и формируют первую мутовку листьев.

Придаточные корни располагаются на глубине 10–13 см; от них отходят 2–5(16) корневых отпрысков.

Зрелое генеративное возрастное состояние. В надземной сфере из почек, расположенных в пазухах листьев последней мутовки, развиваются боковые генеративные побеги. Генеративный побег прошлого года сохраняется, боковые побеги, сформированные в основании надземного побега и отходящие от корней, переходят в фазу цветения. Ассимилирующие листья останавливаются в развитии. Происходит отмирание листьев первой мутовки. Наблюдается активный рост адвентивных побегов, в результате которого, наряду с разрастанием побегов от придаточных корней, происходит рост куртины; её диаметр достигает 15–20(35) см.

Старое генеративное возрастное состояние. Вегетативно-генеративный побег первого года полностью отмирает. Боковые генеративные побеги сохраняются. Наблюдается единичное цветение боковых побегов и отмирание чешуевидных листьев. На данном этапе происходит партикуляция особи и единичное отмирание придаточных корней.

Субсенильное возрастное состояние. Продолжается отмирание ассимилирующих листьев и придаточных корней. Прекращается рост боковых побегов.

Сенильное возрастное состояние. Особи в этом возрастном состоянии в природе не были найдены.

Род *Orthilia*

Морфологическое описание и жизненная форма *O. secunda*

Подземная часть у взрослого генеративного растения ортилии однобокой представлена корневищами, почвенными и подземными частями почвенно-воздушных побегов, придаточными корнями, сформировавшихся на побегах и корневищах. Ветвление подземных побегов происходит по симподиальному типу.

Корневища располагаются на глубине 5–15 см. Элементарный подземный побег представлен узлом с видоизмененным листом (в виде тонкой плёнчатой чешуи), пазушной почкой и нижележащим междоузлием. Придаточных корней мало (1–3), они отходят из пазух чешуевидных листьев, имеют тёмно-желтую или бурю окраску. Подземные побеги ветвятся до 5-го порядка, длина и диаметр этих побегов зависят от экологических условий, прежде всего освещения. В местах с достаточным освещением длина междоузлий 1.5–5.0 см, корневища желтоватые или коричневатые, до 3 мм в диаметре; в затенённых местах междоузлия длиной 5–8 см, более тонкие (1–2 мм в диаметре) и белой окраски. Диаметр куртины в затенённых местах может достигать 2 м. Преобладает вегетативное размножение, свойственное большинству травянистых представителей хвойно-широколиственных лесов.

Надземная часть. Побеги полициклические, высотой 10–15 см, образованы несколькими вегетативными и одним вегетативно-генеративным побегом. Элементарный побег представлен элементарными метамерами с удлинёнными и укороченными междоузлиями. Удлинённый метамер – узел с почками, расположенными в пазухах чешуй, и нижележащим междоузлием. Метамер укороченной части – узел с черешковым листом серединой формации, пазушной почкой и нижележащим междоузлием. Побег развивается как вегетативный, образуя каждый год новую розетку листьев. Расстояние между годичными приростами 0.5–3.0 см. По нашим наблюдениям, максимально на одном побеге формируется до пяти элементарных побегов, причём нижние чешуевидные листья отмирают, а на расположенных выше междоузлиях они сохраняются.

Боковые побеги могут формироваться в пазухах, как чешуй, так и листьев. Чешуи листоподобные, с пильчатыми краями, зелёные, длиной 0.3(1.0) см и шириной 0.1–0.3(0.7) см, в количестве 4–6(7) на годичном приросте. Отличительным признаком для *O. secunda* является продолжительное сохранение чешуй на взрослом растении – до двух и более лет. Сохраняясь в течение длительного времени в зелёном состоянии, они, как и листья, ассимилируют.

Листья вечнозелёные, светло-зелёного цвета, продолговатояйцевидные, заострённые на верхушке, мелкогородчато-пильчатые, жестковатые, с округло-клиновидным основанием и заострённой верхушкой. Черешки тонкие, длиной 0.2–0.5(1.0) см. Каждый лист живет до четырёх лет. Жилкование перисто-сетчатое, главная жилка слегка выступает с верхней и нижней стороны листа. У особей в Приморском крае наблюдается увеличение размеров листьев к верхушке растения.

В первой мутовке образуется до четырёх листьев длиной 1.2 см и шириной 1.0 см, неправильной формы, с закруглённой верхушкой. В последней мутовке – 3–4(6) листьев длиной 3.0(4.2) см и шириной 2.4(3.5) см, правильной формы, с заострённой верхушкой. Развитие верховых листьев связано с защитой соцветия. По степени сформированности побегов в почках возобновления *O. secunda* относится к группе растений, у которых к концу лета в почках полностью сформирован побег будущего года (Серебряков, 1964). Все грушанковые интересны тем, что начало весеннего разворачивания почек у них по сравнению со многими другими таёжными видами заметно задерживается. Так, у особей ортилии однобокой, собранных в конце сентября, уже был полностью сформирован генеративный побег следующего вегетационного периода. Весной после таяния снега распускаются сначала вегетативные, потом вегетативно-генеративные почки, тогда как цветение наступает только в середине – конце июля. У особей, растущих на открытых местообитаниях, наблюдается массовое цветение, у обитающих в затённых местах – цветоносы единичны. В лесах цветение может задерживаться, особи находятся в вегетативном состоянии до четырёх лет (Василевская, Шилова, 1960).

Цветонос высотой 10–15 см, с несколькими расставленными прицветниками. Соцветие – однобокая поникающая кисть из 8–15 цветков.

На следующий год после цветения цветонос отмирает, остаётся базальная часть основного побега с боковыми побегами, максимально на одном побеге образуется до трёх боковых побегов, располагающихся в основании, или два боковых побега, сформированных в последнем метамере.

Для уточнения жизненной формы были выбраны две модельные особи, произрастающие в разных экологических условиях.

Особь № 1 образует парциальный куст, занимающий 1.2 м в диаметре с 38 подземными и 96 надземными побегами, из которых 16 – в ювенильном, 11 – имматурном, 50 – виргинильном, 11 – генеративном и 8 – в сенильном возрастном состояниях (Тонкова, 2011).

Корневая система располагается в лесной подстилке и в почве до глубины 5–6 см. Подземные побеги растут параллельно поверхности субстрата, но некоторые из них в разное время изменяют направление роста и выносят терминальную почку на поверхность земли. Побеги белого цвета, длиной 15–23(35) см и диаметром 0.5–1.0 мм, ветвятся до 6-го порядка. Придаточных корней мало, они отходят из пазух чешуевидных листьев, имеют тёмно-желтую или бурую окраску, ветвятся до 2-го порядка, длина корней 0.5–3.0 см.

Надземные побеги ортотропные, полициклические, полурозеточные, высотой 5.5(7.0) см. Ежегодно на стебле развиваются 1–5 зелёных ассимилирующих и 3–8 чешуевидных листьев. Листья вечнозелёные, светло-зелёного цвета, мелкогородчато-пильчатые, относительно тонкие (не кожистые), яйцевидные, с округло-клиновидным основанием и заострённой верхушкой. Листья раскрываются поочерёдно, расстояние между листьями 0.1–0.3 мм, между годичными приростами – 1.5–2.0(3.5) см, а между чешуевидными листьями – 0.3–0.7(1.0) см. Каждый лист живёт до четырёх лет. Черешки длиной 0.8–1.0 см. Жилкование пластинок перисто-сетчатое, главная жилка слегка выступает с верхней и нижней стороны листа. На юге Приморского края у особой ортии однобокой наблюдается увеличение размеров листьев к верхушке растения. У надземных побегов отмечается до трёх годичных приростов, расстояние между которыми на одногодичном побеге 0.5–0.7(1.5) см. В первый год образуются 2–4 листа длиной 1.5 см и шириной 1.0 см, неправильной формы, с закруглённой верхушкой. Во второй и последующие годы – 2–4 листа длиной 3.5 см и шириной 2.4 см, правильной формы, с заострённой верхушкой. Чешуевидные листья сохраняются в зависимости от условий произрастания до ювенильного или имматурного возрастного состояния (2–3 года) и далее отмирают.

Боковые побеги могут формироваться в пазухах, как чешуй, так и листьев. В данном случае боковые побеги (в количестве 1–3) формируются в пазухах чешуй в основании надземного побега. У данной особи наблюдалось два боковых побега в случае отмирания основного.

Цветы раскрываются на третий – четвёртый год. Высота цветоноса в среднем 6(8) см. Соцветие кисть состоит из 6–11 цветков

Особь № 1 произрастает разреженной куртиной. Мощность подстилки, состоящей в основном из листьев, 8–15 см. Почва серая лесная, плотная. Увлажнение умеренное. Мохово-лишайниковый покров не выражен.

Особь № 2 образует парциальный куст, занимающий 3 м в диаметре, с 16 подземными и 32 надземными побегами, из которых 7 – в имматурном, 21 – виргинильном, 2 – генеративном и 2 – в сенильном возрастном состоянии (рис. 3).

Корневая система располагается только в лесной подстилке, что позволяет подземным побегам легко развиваться в длину. Корневая система состоит из плагиотропных подземных белых побегов 35(90) см длиной и 1.5–3.0 мм в диаметре. Подземные побеги не меняют своего направления, ветвятся до 3-го порядка. Придаточных корней мало, они закладываются в пазухах чешуевидных листьев.

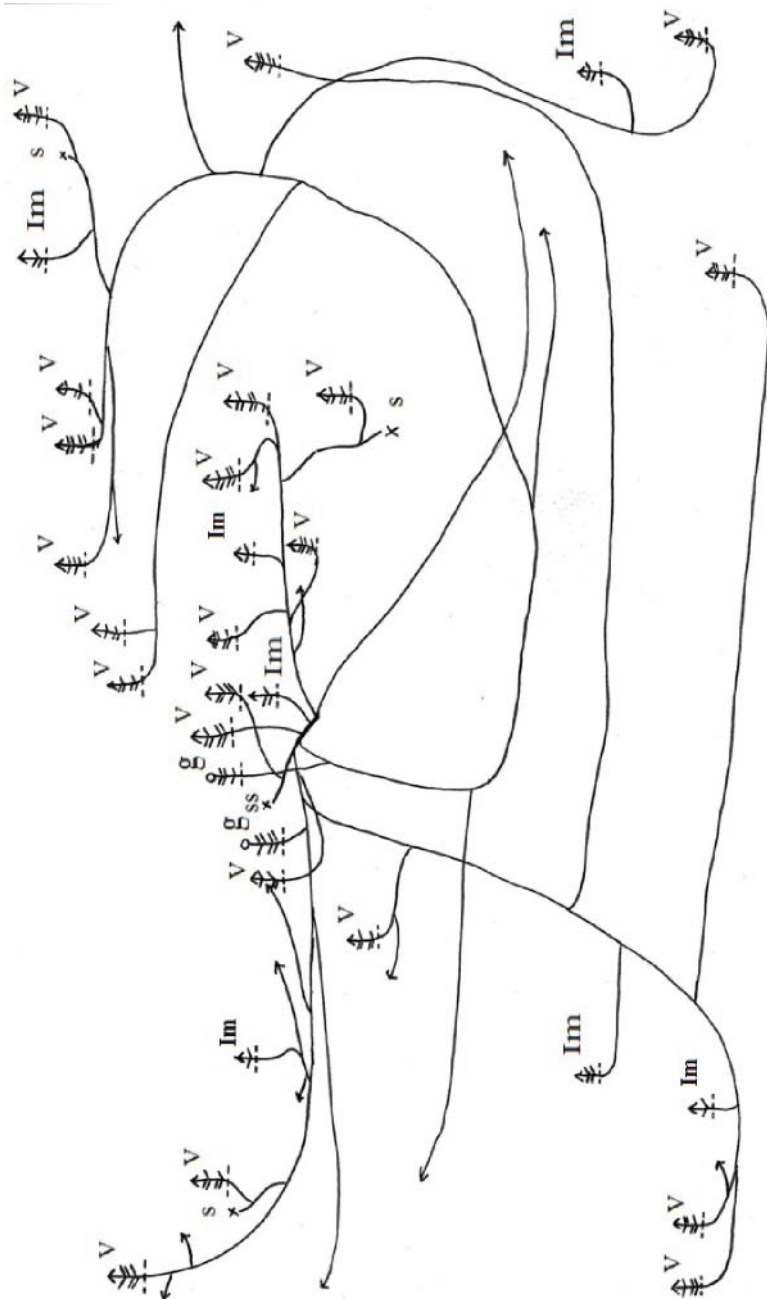


Рис. 3. Генеративная особь *Orthilia secunda*. Возрастные состояния: im – immature, V – виргинильное, g1 – молодое генеративное; g2 – средневозрастное генеративное; g3 – старовозрастное генеративное; s – сенильное.

Fig. 3. Generative individual of *Orthilia secunda*. Age states: im – immature, v – virginile, g1 – young generative; g2 – middle-generative; g3 – old growth generative; s – senile.

Надземные побеги данной особи ортотропные, полициклические, удлинённые, высотой 7(10) см. Листья по морфологическому строению имеют сходство с листьями особи № 1, но отличаются от них размерами, достигая 3.2(4.0) см в длину и 2.7(3.2) см в ширину. В один вегетационный период на побеге формируются 2–3(4) листа. Черешки тонкие, длиной 1.0(1.3) см. Максимально в надземной части наблюдается три годовых прироста; расстояние между ассимилирующими листьями разных годов 4.0(5.4) см, между чешуевидными листьями – 0.7(1.2) см, между ассимилирующими листьями одного года – 0.2–0.5 мм. В результате образуется удлинённый побег. На побеге чешуевидные листья сохраняются до генеративного возрастного состояния. Сохраняясь в течение длительного времени зелёными, они ассимилируют. С большой продолжительностью онтогенеза чешуй, очевидно, связаны медленные темпы развития почек в их пазухе. Формирование первых элементов почки приурочено к началу засыхания и опадания чешуй и происходит через несколько лет после распускания верхушечной почки. Видимо поэтому в рассматриваемом случае побеги мало ветвятся и, если образуются боковые побеги, то только в основании. У данной особи было отмечено три случая базипетального ветвления надземных побегов.

У генеративного побега высота цветоноса в среднем 11 см. Соцветие кисть из 6–7 цветков.

Изучение морфологических особенностей *O. secunda* в разных экологических условиях позволило выявить у этого вида биологическую поливариантность. В кедрово-пихтовом лесу данный вид во взрослом генеративном состоянии характеризуется увеличением количества как подземных, так и надземных побегов, при уменьшении размеров всех частей особи, и сокращением длительности сохранения чешуевидных листьев на побеге. Таким образом, формируется жизненная форма – длиннокорневищный вечнозелёный явно полицентрический кустарничек с полурозеточным побегом. В пихтово-кедровом лесу с преобладанием лиственных пород наблюдается уменьшение количества надземных и подземных побегов, при увеличении всех частей особи, более поздним цветением, сохранением чешуевидных листьев до генеративного возрастного состояния; в результате формируется жизненная форма – длиннокорневищный вечнозелёный явно полицентрический кустарничек с удлинёнными побегами. Также установлено, что в условиях муссонного климата не происходит полная ранняя партикуляция, особь растёт и развивается без обособления парциальных кустов.

Онтогенез *O. secunda*

Латентный период. Плод – сухая локулицидная коробочка диаметром 3–6 мм с большим количеством очень мелких семян. В каждой из коробочек содержится от 150 до 500 семян (Лесные..., 1988), распространяющихся при помощи воздушных течений. У ортилии однобокой пыльцевые зёрна одиночные, а у других представителей грушанковых они объединены в тетрады. Семенное возобновление отмечается редко, несмотря на большую семенную продуктивность.

Имматурное возрастное состояние. На второй год или значительно позже появляется первый надземный побег высотой 2–3 см, состоящий из 1–5 чешуевидных и 1–2 светло-зелёных широко ланцетных ассимилирующих листьев с одной неясной жилкой. Длина листьев 1.0(2.5) см, ширина 1.5(1.8) см. Листья неправильной формы, ассиметричные, в некоторых случаях имеют закруглённую верхушку; черешки 0.7–1.0 см длиной. Придаточные корни длиной до 3 см.

На данном этапе происходит смена микотрофного типа питания, свойственного ранним стадиям онтогенеза, протекающим под землей, на миксотрофный.

Виргинильное возрастное состояние. Переход в это возрастное состояние характеризуется развитием на протосомной части адвентивных побегов высотой 3–4(6) см и сходных по строению с материнским кустом. Иногда начинают развиваться почки надземной части побега, в таких случаях образуются воздушные побеги. В результате формируются один надземный и до трёх подземных побегов. Они нарастают ортотропно, но в некоторых случаях наблюдается хорошо выраженная плагиотропная часть. Таким образом, материнский побег развивается 2–4 вегетационных периода, при этом нижние листья, развивающиеся в 1-й вегетационный период, меньших размеров, чем листья более позднего развития. Чешуевидные листья располагаются на всех метамерах. В этом возрастном состоянии происходит смена структуры особи от моноцентрической к полицентрической, которая сохраняется до конца онтогенеза, включая генеративный и постгенеративный периоды.

Корневища начинают развиваться из почек первичного материнского побега – протосомной части, оказавшихся, благодаря покрытию хвоей, в почве на глубине 2–3 см. Они формируют структуру из спутанных нитей диаметром 0.1–0.3 мм, развивающихся во всех онтогенетических состояниях (кроме сенильных).

На следующий год особи имеют материнский куст и боковые побеги (в количестве 1–3), которые развиваются как в пазухах чешуй, так и листьев. В течение года может образовываться до трёх генераций

таких побегов. Годичные приросты вегетативных побегов длиной 0.5–1.2(4.2) см. Побег развивается 3–4 года, формируя ежегодно 1–4 зелёных листа, отделённых от прежних междоузлиями с 1–8 чешуевидными листьями. Заложение соцветий на главном и боковых побегах происходит одновременно.

На подземной части побега в пазухах чешуевидных листьев и в узлах корневища развиваются многочисленные подземные побеги. На освещённых местах они достигают в длину 0.5 м, в затенённых – до 1 м. Происходит образование всё более разрастающейся полицентрической системы, состоящей из парциальных побегов, связанных между собой ползучими укореняющимися корневищами.

Генеративный период. Вегетативная часть генеративного побега развивается 3–4 года. Генеративный побег длиной 7–12 см заканчивается односторонней многоцветковой кистью. Боковые побеги формируются во все периоды жизни главного генеративного побега. Они идентичны главному, но проходят ускоренное развитие и зацветают на второй – третий год. Таким образом, формируется полицентрическая система, которая включает 1–2 генеративных и 2–4 парциальных куста. Нижние листья желтеют, и начинают отмирать чешуи. С большой продолжительностью онтогенеза чешуй, очевидно, связаны медленные темпы развития почек в их пазухах. Видимо, поэтому побеги мало ветвятся и, если образуются, то только в основании побега. Расстояние между годичными приростами 4.0(5.4) см, между чешуевидными листьями – 0.4(1.2) см, между ассимилирующими листьями – 0.2–0.5 мм. Подземная часть включает плагитропные подземные белые побеги длиной 35(90) см и диаметром 1.5–3.0 мм. Побег располагается в лесной подстилке, что позволяет им легко развиваться в длину. Эти побеги не меняют своего направления, ветвятся до 3-го порядка. Придаточные корни многочисленные, образуются на корневищах новых парциальных побегов и располагаются в пазухах чешуевидных листьев. Нами была описана особь ортилии однобокой, которая образует в генеративный период парциальный куст, занимающий 1.2 м в диаметре, с 38 подземными и 96 парциальными побегами, из которых ювенильных побегов – 21, виргинильных – 50, генеративных – 6, сенильных – 16 и 1 старый генеративный побег.

Субсенильное возрастное состояние. Для особей в этом возрастном состоянии свойственно наличие в полицентрической системе большого количества старых вегетативных побегов, которые утратили возможность к цветению и плодоношению. Листья отмерли в первой и второй розетках. Придаточные корни более тёмного цвета, новые – практически

не образуются. До 80% надземных побегов отмирают. Побеги формирования достигают в диаметре 0.3 см. На парциальных кустах сохраняются зелёными только листья последних двух лет. Полностью прекращается рост куртины. Большинство придаточных корней погибли.

Сенильное возрастное состояние. Особи в этом возрастном состоянии в природе не были найдены.

Род *Pyrola*

Морфологическое описание и жизненная форма *P. renifolia*

Подземная часть грушанки почколистной располагается в лесной подстилке и верхнем почвенном горизонте на глубине 2–4 см. Она представлена сложной системой коммуникационных корневищ, почвенными побегами и подземными частями почвенно-воздушных побегов, а также совокупностью придаточных корней, располагающихся в пазухах чешуевидных листьев. Ветвление подземных побегов симподиальное, располагаются побеги обычно параллельно поверхности субстрата, но некоторые из них в разное время изменяют направление роста и выносят терминальную почку на поверхность. Длина междоузлий подземных побегов 0.5–1.5(2.5) см.

Надземная часть представлена двумя морфологическими вариациями побегов (рис. 4.): розеточными и удлинёнными (расстояние

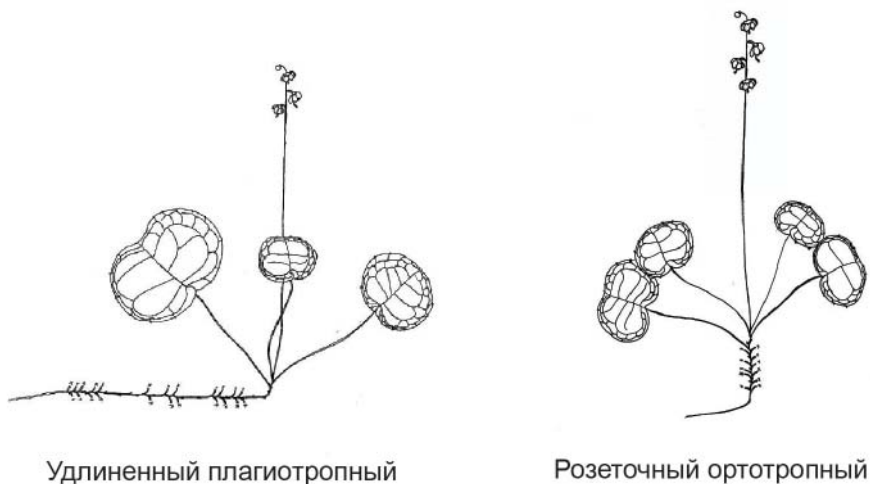


Рис 4. Морфологическая вариация побегов *Pyrola renifolia*.

Fig. 4. Morphological variation of *Pyrola renifolia* shoots.

между мутовками 1.4 см). В обоих случаях ежегодно на побеге развиваются 1–3(5) ассимилирующих листьев неправильной формы, с горбчатыми краями и отделяющимися от прошлогодних листьев междоузлем с 2–5 чешуевидными листьями. Пластинки почковидные с глубокосердцевидным основанием. По нашим наблюдениям, каждая пластинка развивается в течение двух – трёх лет, ежегодно увеличиваясь в размерах; на второй год жизни лист достигает в длину 1.5(2.0) см и в ширину 2.7(3.0) см, на третий год – 3.6(4.0) см в длину и 4.0(4.5) см в ширину. Листья третьего года встречаются в природе редко. В большинстве случаев на них можно обнаружить хорошо заметные пустулы ржавчинного гриба *Chrysomyxa pirolata* G. Winter., уменьшающих продолжительность жизни листьев.

Максимально на побеге было зафиксировано 8 ежегодных приростов, причём листья шести приростов отмерли, седьмого – пожелтели, и только последнего – вегетируют. У *Pyrola renifolia* плагитропный рост наблюдается в 80% случаев, что ранее не было отмечено у представителей грушанковых (Тонкова, 2011). Ежегодно на побеге образуется новая мутовка листьев, в осенний период засыпаемая листвой, в результате этого, а также длинных извилистых черешков (4–6(11) см длиной) невозможно определить парциальную особь и количество листьев, развивающихся за один вегетационный сезон.

К концу августа полностью сформирован вегетативно-генеративный побег следующего года, состоящий из чешуй и цветков. Как только сходит снег, начинает развиваться цветочнос.

Генеративный побег представлен цветоносом длиной 5–8(10) см с 2–4(6) цветками бело-зелёного цвета. Цветение наступает в начале июля и длится около двух недель.

На территории Приморского края в двух местообитаниях нами были встречены особи, у которых полностью отмирали надземные побеги: в первом случае особи произрастают в сухом кедровнике; во втором – на побережье на высоте 30 м над ур. моря в берёзово-осиновом лесу. В обоих случаях листья *P. renifolia* отмирают полностью в течение зимнего периода, что, видимо, связано со специфическими условиями произрастания: в сухом кедровнике – крутизна склона 40°–45°, толщина листовой подстилки до 1.5 см и малая защита снежным покровом; в берёзово-осиновом лесу – более низкие зимние температуры, по сравнению с другими местообитаниями, сильные ветры и не защищенность снежным покровом. Побег в рассмотренных случаях укороченный, до 2.5 см длиной. Ежегодно формируется новая розетка из 1–2 листьев меньших размеров: до 1.5 см длиной и до 2.2 см шириной.

Размер куртины – до 0.5 м. Количество парциальных кустов в среднем 12, цветоносов – 1 или 2. В результате наблюдается жизненная форма – многолетний летнезелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с укороченным розеточным прямостоячим побегом.

В чёрнопихтово-широколиственном и кедрово-еловом лесах произрастают особи до 3 м в диаметре. Надземная сфера представлена удлинёнными лежащими побегами. Ежегодно на побеге образуются 1–4 ассимилирующих листа, отделённых от прошлогодних участком стебля с 3–6 чешуевидными листьями. Листья первого года 3.5 см длиной и 4.5 см шириной, ежегодный прирост надземного побега до 2.5 см. В подземной сфере из пазух чешуевидных листьев выходят многочисленные придаточные корни, ветвящиеся до 4-го порядка. Максимальное количество листьев (839 на 1 м²) наблюдается в чёрнопихтово-широколиственном лесу в световых пятнах, причем 474 – это листья, раскрывшиеся за последний вегетативный период (56% от общего количества), количество цветоносов 12. В результате формируется жизненная форма – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым лежащим побегом.

В дубовом и в некоторых случаях в чёрнопихтово-широколиственном и кедрово-еловом лесах произрастают особи диаметром до 2 м с розеточным побегом. Ежегодно на побеге формируется мутовка, состоящая из 2–5 листьев. В результате жизненная форма в освещённых местах – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом.

Биоморфологический анализ особей *P. renifolia* позволил выявить морфологическую поливариантность, представленную разными жизненными формами. В 80% случаев в затенённых местообитаниях развиваются удлинённые плагиотропные побеги, а не розеточные ортотропные, как отмечалось А.Б. Безделевым и Т.А. Безделевой (2006). Следовательно, самая распространенная жизненная форма у *P. renifolia* – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым лежащим побегом. В освещённых местах жизненная форма – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом. В экстремальных экологических условиях формируется жизненная форма – многолетний летнезелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально на-

растающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом.

Морфологическое описание и жизненная форма *P. rotundifolia*

Грушанка круглолистная наиболее изучена по сравнению с другими видами грушанок.

Подземная часть представлена подземной частью надземно-воздушных побегов, подземными побегами и придаточными корнями, отходящих из пазух чешуевидных листьев, ветвящимися до 3-го порядка. Обычно подземные побеги растут плагиотропно, параллельно поверхности субстрата, но некоторые из них в разное время года изменяют направление роста и выносят терминальную почку на поверхность. Разветвленные плагиотропные корневища образуют мощные, нередко занимающие большие пространства куртины с 450 надземными побегами. Из спящих почек расположенных в пазухах чешуевидных листьев, как подземных побегов, так и подземной части надземных побегов, развиваются горизонтальные корневищеподобные побеги в среднем 20–30 см длиной, с удлинёнными междоузлиями 1.5–5.0 см.

Таким образом, особь представляет собой рыхлую куртину, надземная часть которой представлена парциальными кустами, а подземная – почвенно-воздушными побегами и многочисленными ветвящимися корневищами.

Надземная часть. Надземный побег высотой до 3.5 см, сформирован в течение нескольких лет. Стебель трёхгранный. Ежегодный побег представлен 1–4 ассимилирующими и 2–5 чешуевидными листьями. Ассимилирующие листья кожистые, слегка глянцевого цвета округлой формы, но встречаются также листья овальной формы и с закруглённой верхушкой, при основании сердцевидные. Длина листьев 3.0 см, ширина 2.8 см. Листья развиваются 2–3 года, ежегодно увеличиваясь в длину на 2–5 мм, затем лист постепенно отмирает. Черешки 4.0–4.5(6) см длиной. Чешуевидные листья листоподобные, ассимилирующие, имеют хорошо развитую систему жилок.

Стебель генеративного побега тупоугольный, с 1–3 широкими, почти обхватывающими его перепончатыми листьями. Цветонос 18–22 см длиной, с 1–4 чешуевидными листьями и 5–8 поникающими цветками. Кроющие листья ланцетные, немного длиннее цветоножек. Длина столбика 1 см.

Таким образом, побег *P. rotundifolia* – ортотропный, удлинённый или розеточный. Жизненная форма данного вида представлена двумя вариациями: многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым

побегом. В освещённых местах жизненная форма – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом.

Морфологическое описание и жизненная форма ***P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata***

Подземная часть сходна по строению с *P. rotundifolia*.

Надземная часть. Морфологическое строение этого подвида повторяет строение грушанки круглолистной, но отличается рядом особенностей, прежде всего, формой листьев – пластинка имеет сердцевидное основание, сужающееся к кончику листа, в редких случаях – лист по форме овальный, с заострённой верхушкой. Длина зрелых листьев соответствует ширине и в среднем – 3.2 см; иногда длина листовой пластинки превышает её ширину на 2–4 мм. Весной перезимовавшие листья имеют мраморный рисунок, что не отмечается для г. круглолистной. Ассимилирующие листья живут 2–3 года. Первые листья часто редуцированные или ассиметричной формы, с выемкой на кончике. Ежегодно образуются 1–4 листа. Часто на абаксиальной стороне листа заметны пустулы ржавчинного гриба *Chrysomyxa piro-lata*, которые способствуют более раннему отмиранию ассимилирующих листьев. Чешуевидные листья ассимилирующие, длиной 1.3 см. Черешки в 2 раза длиннее или равны длине листа (6.5 см). Побег в 90% случаев удлинённый, расстояние между мутовками листьев 1.0–1.5(1.7) см; образует 1–2 боковых побега.

На генеративном побеге располагаются 2–3 перепончатых листа 1.2 мм длиной. Длина генеративного побега 18–20 см; на побеге – 6–8(12) цветков на цветоножках 0.5 см длиной. Цветки лилово-розового цвета.

Строение побега и вариаций жизненных форм аналогично *Pyrola rotundifolia*

Онтогенез модельного вида *P. renifolia*

Латентный период. Плод – поникающая приплюснуто-шаровидная пятигнёздная коробочка 3–5 мм длиной и 2–3 мм шириной с пылевидными семенами.

Иматурное возрастное состояние. На побеге располагаются 1–2 ассимилирующих и 2–5 чешуевидных листьев (рис. 5). Высота почвенно-воздушного ортотропного побега 4–8 см и варьирует в зависимости от экологических условий, надземного – 2–5 мм. Длина черешков ассимилирующих листьев 2.5–3.0 см. Листовая пластинка 1.3–2.0 см длиной и 1.5–2.5 см шириной. В подземной сфере от прокаулома от-

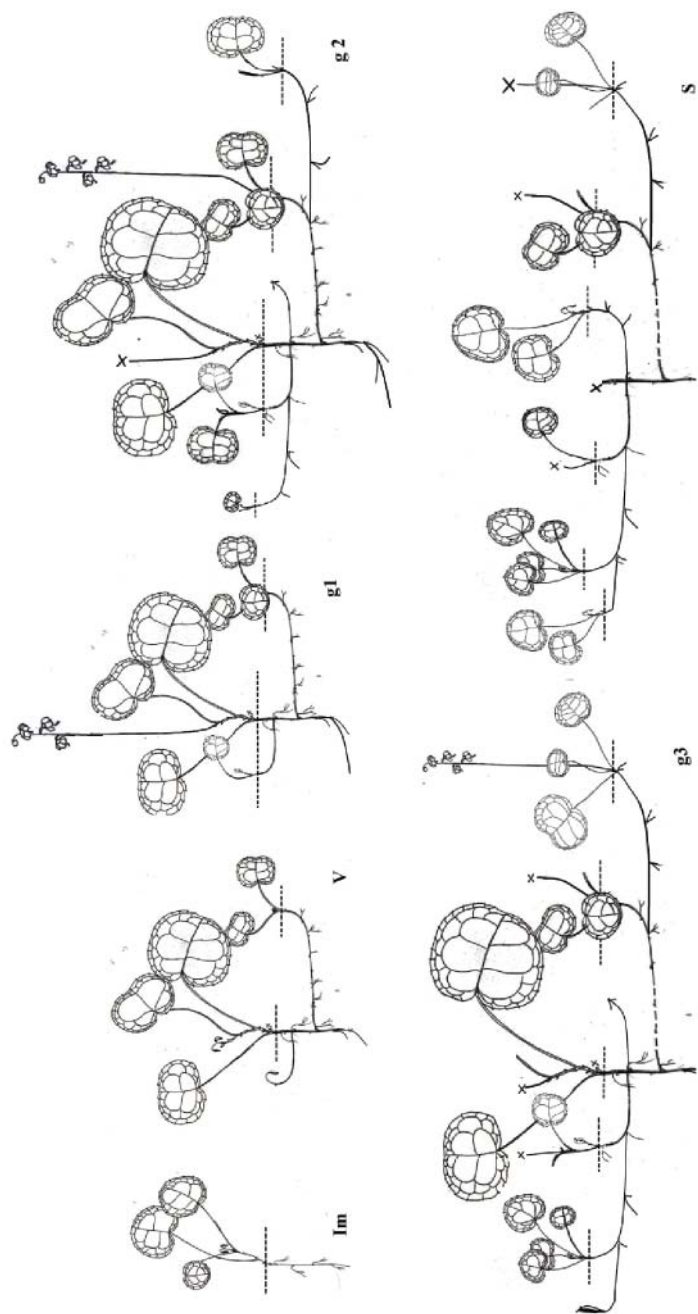


Рис. 5. Онтогенез *Pyrola renifolia*. Возрастные состояния: im – имматурное, V – виргинильное, g1 – молодое генеративное; g2 – средневозрастное генеративное; g3 – старовозрастное генеративное; s – сенильное.

Fig. 5. Ontogenesis of *Pyrola renifolia*. Age states: im – immature, v – virginile, g1 – young generative; g2 – middle-generative; g3 – old growth generative; s – senile.

ходят 2–5 придаточных корней. На данном этапе происходит смена микотрофного типа питания на миксотрофный. Микоризные грибы в природных условиях накапливают питательные вещества (К, N и в особенности P) в период их освобождения из подстилки или верхних микробиологически активных горизонтов почвы. Высокая скорость поглощения этих веществ по сравнению с обычными корешками позволяет уловить и накопить достаточный запас питательных веществ, который затем отдаётся клеткам коры, когда концентрация этих веществ становится низкой. Выделяемые корнями органические вещества, в особенности содержащие фосфор, оказывают на грибы хемотаксическое действие, способствующее внедрению гриба в корни растения (Зайцева-Оникиенко, 1950).

Виргинильное возрастное состояние. Переход в это возрастное состояние характеризуется развитием побега второго года. В результате побег становится розеточным или удлинённым (в 50% случаев наблюдается его полегание). Листья 1.5 ± 0.5 см длиной и 2.3 ± 0.5 см шириной. Черешки достигают 10 см. Побег второго года отделён от первого 2–5 чешуевидными листьями. В подземной сфере наблюдается ветвление придаточных корней до 3-го порядка.

На следующий год происходит развитие парциальных кустов. Боковые побеги, которые располагаются ближе к поверхности почвы, выходят на дневную поверхность и образуют новые парциальные кусты. В результате формируется явно полицентрическая особь. Надземный главный побег продолжает нарастать в длину, нижние листья начинают желтеть и в некоторых случаях отмирать. Растение в этом возрастном состоянии может находиться в среднем 5 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. Листья 2.3 ± 1.0 см длиной и 3.2 ± 1.0 см шириной. Ежегодно побег нарастает на 0.3–2.5 см. На протяжении этого периода структура особи изменяется от моноцентрической к полицентрической, сохраняющейся до конца онтогенеза, включая генеративный и постгенеративный периоды; наблюдается активный рост адвентивных побегов; происходит отмирание чешуевидных листьев первого года развития.

Подземная часть представлена многочисленными подземными частями надземных побегов и отходящими из их пазух многочисленными придаточными корнями, ветвящимися до 4-го порядка. Особь на

данном этапе развития может занимать площадь до 0.5 м.

Молодое генеративное возрастное состояние. Главный побег переходит в генеративную фазу на четвёртый–шестой год. Одновременно с ним наблюдается цветение 2–4 боковых побегов. Продолжается развитие боковых побегов. Высота надземного побега 12 см, на побегах 3–4(6) листьев. Количество парциальных кустов варьирует от 20 до 50 в зависимости, прежде всего, от освещения. Подземная сфера аналогична описанной выше.

Зрелое генеративное возрастное состояние. Главный побег на следующий год отмирает, у боковых происходит увядание и отмирание листьев первого – третьего годов развития. Наблюдается цветение 2–12 боковых побегов. В надземной сфере насчитывается до 220 парциальных кустов. Общая площадь куртины – 3 м. Подземные побеги достигают 70 см в длину. Происходит практически полный (90%) захват территории. Подземные побеги многократно ветвятся.

Старое генеративное возрастное состояние. Полностью отмирают отцветшие побеги. Единично продолжают образовываться боковые побеги. Количество генеративных побегов 1–4. В подземной сфере наблюдается небольшой прирост придаточных корней.

Субсенильное возрастное состояние. Основные изменения происходят в подземной сфере: начинают отмирать придаточные корни 3–4-го порядков. Полностью прекращается образование боковых побегов. Остаются фотосинтезирующими листья, сформированные в последние два года. На данном этапе останавливается рост и происходит партикуляция особи. Прекращает поставка питательных веществ, в результате наблюдается медленное отмирание ассимилирующих листьев.

Сенильное возрастное состояние. Особи в этом возрастном состоянии в природе не были найдены.

Морфологическое описание и жизненная форма *P. japonica*

Подземная часть. Раскопки и морфологический анализ показали, что каждый клон связан между собой и с материнской особью плагиотропными столоновидными корневищами, достигающими в диаметре 0.2–0.3(0.5) см. Из пазух чешуевидных листьев, расположенных на корневищах, отходят многочисленные придаточные корни, ветвящиеся до 4-го порядка. Корни от тёмно-коричневого до чёрного цвета, 1.5 мм в диаметре.

Грушанка японская встречается до высоты 150 над ур. моря, на северном и южном склонах с уклоном 5°–40°, в чёрнопихтово-широколиственном лесу, где она произрастает разрежено отдельными особями; количество надземных побегов на квадратный метр 3–6(10). В

дубовом долинном лесу число надземных побегов на квадратный метр 6–10(14). В берёзово-осиновом лесу *P. japonica* произрастает на южном склоне и только в местах с достаточным освещением, количество надземных побегов на квадратный метр 5–8(12).

Надземная часть. Вегетативный побег формируется в течение 1–3 годов. Годичный побег представлен 1–4 ассимилирующими и 2–5 чешуевидными листьями. Ассимилирующие листья очередные, в различных фитоценозах листовые пластинки отличаются размерами и формой. В чёрнопихтово-широколиственном лесу листья (1–4) 2.5(4.5) см шириной и 4.0(6.0) см длиной, в основании клиновидные, реже – тупые, на верхушке от тупых до закруглённых или островатых, по краю расставлено-мелкозубчатые. Черешки 2.5–3.5(4.0) см длиной. Наибольшие размеры листьев наблюдались у особей, произрастающих в дубовом лесу. Листья эллиптической формы, 4.5–5.5(6.0) см шириной и 5.0–6.0(6.5) см длиной; 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 (побег безрозеточный), и тогда стебель в основании покрыт плёнчатыми чешуями как это наблюдается у *P. japonica* var. *subaphylla*.

Генеративные побеги трёхгранные, 3 мм в диаметре. Иногда стебель скручен, на нём 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 около 10% цветков раскрываются неодновременно. В фитоценозах с преобладанием берёзы белой и осины отмечена *P. japonica* var. *subaphylla* с более пигментированным стеблем и розоватыми цветками, тогда как у *P. japonica* цветки бело-зелёные. Побег у данного подвида многократно ветвится, в корневой системе большое количество придаточных корней.

Жизненная форма *P. japonica* – вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым побегом. В освещённых местах жизненная форма – многолетний вечнозелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом. У *P. japonica* var. *subaphylla* – тонко-длиннокорневищный травянистый поликарпик с безрозеточным побегом.

Онтогенез *P. japonica*

Латентный период. Плод – поникающая приплюснуто-шаровидная пятигнёздная коробочка 5–8 мм длиной и 3–5 мм шириной, с пылевидными семенами.

Имматурное возрастное состояние. Надземная часть побега высотой 0.5–1.0 см, имеет один ассимилирующий лист и почку (Тонкова, 2012б). Лист неправильной формы, овальный или округлый, с заострённой верхушкой, длина листа 1.0–1.4(1.6) см, ширина – 1.0–1.2(1.4) см; черешок 1.5–2.0 см длиной. На данном этапе происходит смена микотрофного типа питания на миксотрофный.

Виргинильное возрастное состояние. На данном этапе раскрываются второй и последующие листья, формируется розеточный или удлинённый побег (рис. 6). Листья правильной формы, округлые или овальные, продолговато-яйцевидные; в некоторых случаях с выступающей закругленной верхушкой. Длина листовой пластинки 1.5–2.5(4.0) см, ширина – 1.0(3.7) см, длина черешков 2.5–3.5(4.0) см. Придаточные корни (1–4) длиной 1.0–2.5(5.0) см, ветвятся до 3-го порядка; они от-

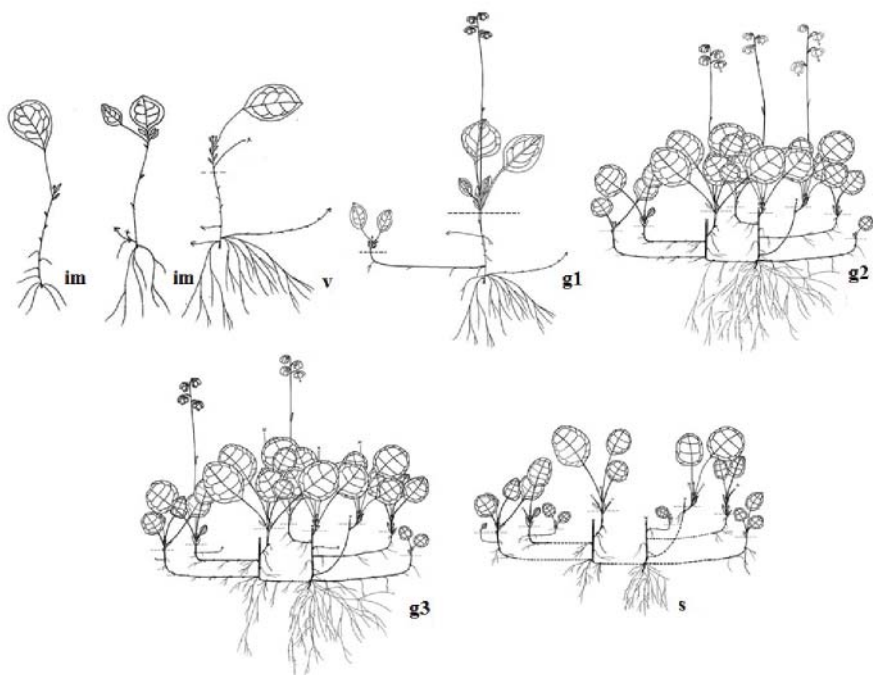


Рис. 6. Онтогенез *Pyrola japonica*. Возрастные состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное; g2 – средневозрастное генеративное; g3 – старовозрастное генеративное; s – сенильное.

Fig. 6. Ontogenesis of *Pyrola japonica*. Age states: im – immature, v – virginile, g1 – young generative; g2 – middle-generative; g3 – old growth generative; s – senile.

ходят как от протосомы, так и от подземной части надземного побега.

На следующий год наблюдается смена структуры особи от моноцентрической к явно полицентрической, сохраняющейся до конца онтогенеза.

Изменения структуры особи 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 (в количестве 1–5) длиной 3–6(8) см; они ветвятся до 3-го порядка. В дальнейшем подземные побеги резко меняют направление и выходят на дневную поверхность, образуя парциальные кусты. Надземный побег высотой 1.0–1.5 см. Листья с этого возрастного состояния до постгенеративного сильно повреждаются гусеницами *Noctuidae* sp. и *Coleophoridae* sp.

Молодое генеративное возрастное состояние. На третий – четвёртый год развития в середине сентября в надземной части сформирован вегетативно-генеративный побег следующего года, 1–3 ассимилирующих листа защищают соцветие. Цветение наступает на следующий год в середине июля. В некоторых случаях цветение центрального трёхлетнего и однолетних боковых побегов осуществляется в один и тот же год. Особь сформирована из 1–2 генеративных побегов в центральной части и 2–3 вегетативных парциальных кустов.

У *Pyrola japonica* var. *subaphylla* происходит выход побега на дневную поверхность, в подземной сфере наблюдается развитие боковых побегов, отходящих от прокаулома и подземной части надземного побега. В первый год растение переходит в генеративную фазу (рис. 7).

Зрелое генеративное возрастное состояние. Особь представляет собой полицентрическую систему из 3–7 парциальных кустов, из которых 2–5 – цветущие. В многолетней части основания растения в пазухе, как чешуй, так и листьев образуются разнокачественные почки. У *P. japonica*, также как и у *P. media*, *P. minor* наблюдается обилие побегов и почек.

В чёрнопихтовом лесу, при недостаточном освещении наблюдается увеличение длины подземных побегов до (10–15)35 см, длина междоузлий составляет 0.5–1.5(3.0) см.

У *P. japonica* var. *subaphylla* наблюдается формирование полицентрической системы и цветение 2–7 генеративных побегов.

Старое генеративное возрастное состояние. Полицентрическая система у таких особей представлена 5–8(12) парциальными кустами. У материнского куста листья первой – второй розетки отмерли. Единичные парциальные кусты цветут. Придаточные корни в этом возрастном состоянии тёмно-коричневого цвета. Наблюдается частичная партикуляция.

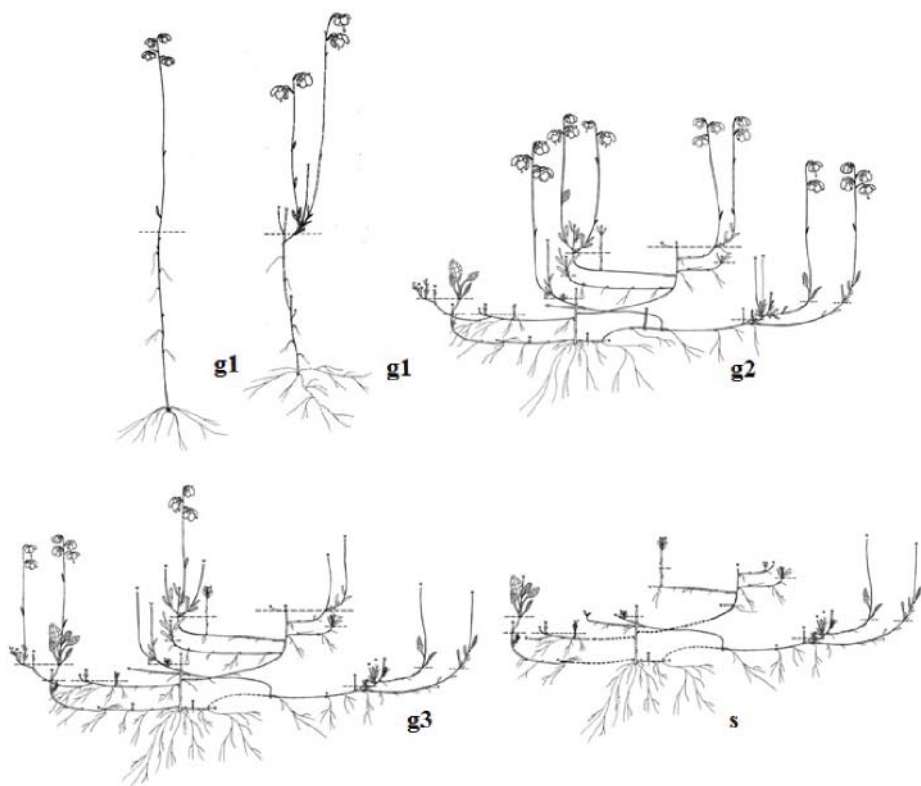


Рис. 7. Особи *Pyrola japonica* var. *subaphylla* в генеративном и сенильном возрастных периодах. Возрастные состояния: g1 – молодое генеративное; g2 – средневозрастное генеративное; g3 – старовозрастное генеративное; s – сенильное.

Fig. 7. Individuals of *Pyrola japonica* var. *subaphylla* in generative and senile age periods. Age states: g1 – young generative; g2 – middle-generative; g3 – old growth generative; s – senile.

Субсенильное возрастное состояние. У парциальных кустов нижние листья в большом количестве начинают желтеть и постепенно отмирают, также как и надземная часть главного побега. В подземной сфере до 80% придаточных корней тёмно-коричневого цвета. Происходит партикуляция парциальных кустов.

Сенильное возрастное состояние. В данном возрастном состоянии прекращается рост подземных и надземных боковых побегов. Придаточные корни отмирают.

Анатомический и морфологический анализ придаточных корней некоторых представителей подсемейства *Pyroloideae*

Для уточнения жизненной формы представителей *Pyroloideae* были проанализированы морфологические и анатомические особенности придаточных корней. В результате внешнего осмотра выявлено, что у *Pyrola renifolia*, *P. rotundifolia*, *P. rotundifolia* subsp. *dahurica*, *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* и *Orthilia secunda* придаточные корни мало ветвятся (до 3-го порядка) и оплетены светло-коричневыми гифами; у *Chimaphila japonica* корни сильно ветвятся (до 5-го порядка) и имеют тёмно-коричневую или чёрную окраску. *Pyrola japonica* отличается от других видов булавовидной формой придаточных корней и тем, что они оплетены светло-коричневыми или коричневыми гифами.

Как показало проведённое нами исследование, у грушанковых одновременно встречается и наружный чехол, и обильные грибные структуры в клетках корня, при этом наличие грибного чехла и его толщина, степень трофности и тип микоризы меняются у разных представителей подсемейства в зависимости от экологических условий (см. табл.). Микориза более развита в самых тонких ответвлениях питающих корней, имеющих первичное строение. Наружные клетки эпibleмы сильно гипертрофированы и радиально вытянуты. По мере появления вторичных изменений в корне гриб исчезает из тканей растения, что связано с мобилизацией защитных сил растения-хозяина, вследствие чего внутриклеточный мицелий выталкивается на интерцеллюлярные позиции. Именно поэтому внутри клеток мезодермы грибные грифы встречаются редко. Процентное соотношение грибного чехла к общему диаметру корня самое высокое (более 30%) в самых тонких корнях *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* и *Chimaphila japonica*.

У особей *Pyrola rotundifolia*, произрастающих на осветлённых местах (опушках леса, по берегам рек) с достаточным увлажнением и лесной подстилкой 3–8 см, придаточные корни не повреждаются гифами грибов, растение питается автотрофно. У растений этого же вида, произрастающих в затемнённом месте с лесной подстилкой 1–3 см, наблюдается проникновение гиф по межклетникам в эпидермальные клетки. В данном случае не наблюдается смыкание гиф вокруг корня, грибной чехол не формируется, растение питается миксотрофно.

У *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* гифы проникают в клетки корня через клеточную оболочку, сначала гифы образуют рыхлые, а затем всё более уплотняющиеся клубки, заполняющие все клетки эпibleмы, формируя слой переваривания – микодермис. На поверхности микодермиса почти всегда происходит полное смыкание

Таблица. Морфометрические характеристики придаточных корней

Table. Morphometric characteristics of adventitious roots

Название вида и место сбора	Диаметр стелы, мкм	Радиус мезодермы, мкм	Радиус паренхимы, мкм	Радиус грибных гиф, мкм	Средний диаметр корня, мкм	Отношение грибных гиф к общему диаметру, %	Степень микро-трофности, балл
<i>Chimaphila jarrovia</i> , гора Фалаза (корни II-го порядка)	206.3±3.59	54.396±4.73	55.33±4.95	28.4±4.64	482.57±15.13	12	3
<i>Ch. jarrovia</i> , гора Фалаза (корни I-го порядка)	110.52±5.12	33.06±3.12	40.41±5.6	24.74±5.53	306.95±27.69	15	3
<i>Ch. jarrovia</i> , пос. Шумный (корни II-го порядка)	158.14±11.57	39.93±2.32	88.55±3.92	52.72±9.15	520.57±16.72	11	2
<i>Ch. jarrovia</i> , пос. Шумный (корни I-го порядка)	68.64±4.53	–	60.05±6.27	45.7±6.69	280.14±19.78	32	3
<i>Orthilia secunda</i> , Кавалеровский район	123.45±9.83	–	98.16±8.90	35.89±7.68	391.57±23.06	13	3
<i>Pyrola rotundifolia</i> , бух. Средняя (корни II-го порядка)	345.81±16.71	–	128.99±9.12	70.17±8.41	744.14±21.77	19	3
<i>P. rotundifolia</i> , бух. Средняя (корни I-го порядка)	162.2±9.85	–	226.98±10.03	78.66±4.47	773.49±28.33	20	2
<i>P. var. incarnata</i> , р. Кема (корни II-го порядка)	263.62±20.02	–	455.88±37.6	29.54±5.85	455.88±37.6	17	3
<i>P. var. incarnata</i> , р. Кема (корни I-го порядка)	98.05	30.89±2.77	97.07	27.52±5.92	389.02±47.77	14	3
<i>P. rotundifolia</i> subsp. <i>dahurica</i> , г. Владивосток	187.48±12.93	–	14.8±3.09	–	285.08±15.6	–	0
<i>P. rotundifolia</i> , пос. Рудный	127.19±6.38	–	76.11±6.73	–	279.42±17.93	–	1
<i>P. jarrovia</i> , перевал Серебряный	148.27±7.60	38.92±2.9	141.85±12.25	56.31±8.14	622.44±26.53	18	3
<i>P. renifolia</i> , г. Владивосток (корни II-го порядка)	142.62±15.65	–	171.20±8.45	32.75±6.01	559.02±22.24	19	3
<i>P. renifolia</i> , г. Владивосток (корни I-го порядка)	102.68±3.65	–	49.87±3.03	26.59±4.11	255.6±9.8	10	3

членистых гиф грибов, увеличивающих поверхность корня. В клетки паренхимы и в центральный цилиндр гриба не заходит. Микориза в данном случае выполняет эколого-физиологическую роль: она увеличивает поверхность для поглощения воды и питательных веществ из почвы, повышает скорость минерализации органики и продуцирование грибами биологически активных веществ, содействующих росту растения.

Наибольшая степень проникновения грибных гиф отмечена у *P. japonica*. Микоризные гифы грибов в данном случае формируют сложные комплексы (внутриклеточные клубки гиф и их интенсивное переваривание в клетках), которые окутывают придаточные корни. Гифы гриба проникают в клетки паренхимы корня, в которых вследствие переваривания образуется бесформенная зернистая масса. Такие клетки составляют характерный слой переваривания. В результате формируется промежуточный тип микоризы – эктоэндотрофная (внешняя и внутренняя) микориза. У *P. japonica* var. *subaphylla* наблюдается крайняя степень мико-гетеротрофии.

Выводы

Наши исследования жизненных форм представителей подсемейства *Pyroloideae* показали, что для характеристики биоморфы особи, наряду с комплексом морфологических признаков, необходимо учитывать тип микоризы.

1. Выявлены биоморфологические особенности 5 видов и их вариаций *Pyroloideae*. Описаны 8 жизненных форм. Наличие нескольких жизненных форм у одного таксона связано с полиморфизмом некоторых видов. Изучение онтогенеза показало, что исследуемые виды формируют различные полицентрические системы, а в морфологическом строении наблюдается упрощение вегетативной части.

2. Впервые установлено, что *Chimaphila japonica* – корнеотпрысковый вид. Строение побеговой системы в среднегенеративном состоянии сходно со строением других видов в виргинильном состоянии. Постепенное увеличение надземных побегов у одной особи приводит к активному освоению ограниченного пространства.

3. Выстроен морфологический ряд: длительно живущий полукустарничек с одревесневающими подземными корневищами (*Ch. umbellata*, *Orthilia secunda*) → длиннокорневищные травянистые вечнозелёные многолетники (*Pyrola japonica*, *P. rotundifolia*), → полукустарничек с не одревесневающей подземной частью (*Chimaphila japonica*) → длиннокорневищный травянистый летнезелёный многолетник (*Pyrola renifolia*) → тонко-длиннокорневищный многолетник с безрозеточным

побегом (*P. japonica* var. *subaphylla*) → корнеотпрысковый многолетник (*Moneses uniflora*). У *Pyrola japonica* var. *subaphylla* отмечается редукция листьев до чешуй, в результате побег становится безрозеточным, а растение приобретает явно паразитический облик. В этом ряду последовательно происходит уменьшение длительности жизни побегов.

4. В зависимости от экологических условий произрастания меняется степень микотрофности, а, следовательно, и спектр трофического питания, как внутри подсемейства, так и внутри одного вида: от автотрофного к миксотрофному и к полной мико-гетеротрофии (растение питается только за счёт гриба). Процентное соотношение мицелия к общему диаметру корня самое высокое (более 30%) в придаточных корнях 2-го и следующих за ним порядков у var. *P. incarnata* и *Chimaphila japonica*. Это связано с мобилизацией защитных сил растения-хозяина, выталкивающих внутриклеточный мицелий на интерклеточные позиции.

5. Для видов с максимальным соотношением грибного чехла к общему диаметру корня и высокой степени микотрофности характерно увеличение генеративной части, что связано с меньшим потреблением пластичных веществ протосомной частью, и уменьшением площади корневой системы, т.к. функцию питания растения выполняет гриб.

6. В ряду *Orthilia secunda* → *Pyrola renifolia*, *P. rotundifolia* → *P. japonica* → *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* → *Chimaphila japonica* → *Pyrola japonica* subsp. *subaphylla* происходит возрастание связи с грибным симбионтом, изменение побеговой системы, ускоряется прохождение фаз онтогенеза и происходит смена вегетативного размножения семенным.

ЛИТЕРАТУРА

- Багдасарова Т.В. Ортилия (Рамишия) однобокая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. Вып. 8. С. 172–180.
- Багдасарова Т.В. Зимолюбка зонтичная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1993. Вып. 9. Ч. 2. С. 71–77.
- Багдасарова Т.В., Вахрамеева М.Г. Одноцветка крупноцветковая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. Вып. 8. С. 181–188.
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства Pyrolaceae: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 2004. 18 с.
- Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГТУ, 2009. 130 с.
- Бобров Ю.А., Колчанова О.В. Биоморфология растений с уклоняющимся ти-

- пом питания // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Изд-во ООО «Лобань», 2008. С. 203–223.
- Зайцева-Оникиенко А.И. Грибокорень – пример взаимопомощи в мире растений // Естествознание в школе. 1950. № 5. С. 22–26.
- Каверзнева Ю.Г. Приспособительные особенности вересковых растений хвойных лесов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 16 с.
- Каверзнева Ю.Г. О морфогенезе *Ramischia secunda* Garcke. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 7. С. 1014–1017.
- Катомина А.П. Морфогенез и ритм развития побегов грушанковых (*Pyrolaceae* Dumort.) на Кольском полуострове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 18 с.
- Катомина А.П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства *Pyrolaceae* (к вопросу о переходных жизненных формах) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 51–58.
- Кобзарь А.И. Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников. М.: Физматлит, 2006. 816 с.
- Колишук В.Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1029–1042.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научные очерки Томского края. Томск: Типо-литография М.Н. Кононова и С.Ф. Скулимовского, 1898. С. 1–15.
- Крюгер Л.В. Эндотрофные микоризы травянистых растений некоторых фитоценозов Центрального Предуралья // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 5. С. 617–627.
- Кулеш Н.И., Красовская Н.П., Горовой П.Г., Максимов О.Б. Особенности химического состава двух видов р. *Pyrola* L. на северных границах ареалов // Растительные ресурсы. 1988. Вып. 3. С. 420–424.
- Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник / Ю.Е. Алексеев, М.Г. Вахрамеева, Л.В. Денисова, С.В. Никитина. М.: Агропромиздат, 1988. 223 с.
- Мазная Е.А., Белова Н.В. Сем. 16. *Pyrolaceae* Dumort. Грушанковые // Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Ranunculaceae* – *Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1986. С. 159–163.
- Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у цветковых растений // Полевая геоботаника. Т. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 249–262.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. Л.: Наука, 1964. С. 146–205.
- Сукачёв В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.:

Изд-во АН СССР, 1961. С. 9–75.

Тахтаджян А.Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.;Л.: Наука, 1966. 611 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.

Терёхин Э.С. Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л., 1962. 32 с.

Терёхин Э.С. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 60–69.

Тонкова Н.А. Биологические особенности *Orthilia secunda* (L.) House // К 50-летию кафедры лесоводства Института лесного и лесопаркового хозяйства ФГОУ ВПО «Приморская ГСХА». Юбилейный сб. науч. трудов. Уссурийск: Изд-во ФГУ ДВНИИЛХ 2010а. С. 253–261.

Тонкова Н.А. Особенности побегообразования *Chimaphila japonica* Miq. // Матер. I Беккеревских чтений, 2010б. С. 218–220. [электронный ресурс] http://new.volsu.ru/Student/Faculty/fen/docs/sbornik_part1.pdf

Тонкова Н.А. Биологические особенности *Pyrola renifolia* Maxim // Матер. Всерос. конф., посвящ. 65-летию Центрального сибирского ботанического сада и 100-летию со дня рождения профессоров К.А. Соболевской и А.В. Куминовой (Новосибирск, 23–25 августа 2011). Новосибирск: Изд-во «Сибтехнорезерв», 2011. С. 219–221.

Тонкова Н.А. Морфологические особенности и онтогенез грушанки почколистной (*Pyrola renifolia* Maxim) // КрасГАУ. 2012а. № 10. С. 58–62.

Тонкова Н.А. Онтогенез и жизненные формы *Pyrola japonica* (Ericaceae) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2012б. № 4. С. 100–104.

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

Хохряков А.Т., Мазуренко М.Т. Подсем. Pyroloideae Jeps. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб: Наука, 1991. С. 157–160.

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

Шрётер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Изд-во Медицина, 1975. 328 с.

Camp W.H. Aphyllous Forms in *Pyrola* // Bull. Torrey Bot. Club. 1940. Vol. 67. No. 6. P. 453–465.

de Jussier A.L. Genera Plantarum, secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto Regio Parisiensi exaratam // ANNO M. DGG. LXXIV. Apud viduam Herissant, typographum, viâ nova B.M. sub signo Crucis Aureæ. et Theophilum Barrois, ad ripam Augustinianorum. Paris, France Herissant, 1789. 498 p.

Haber E. Variability distribution and systematics of *Pyrola picta* sensu-lato Ericaceae in western North America // Systematic Botany. 1987. No. 12. P. 324–335.

- Holm T. *Pyrola alphylla*: a morphological study // Bot. Gaz. 1898. No. 25. P. 246–254.
- 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.
- Inouye H., Inoue K. Structure of renifolin and reconfirmation of the structure of pirolatin // Phytochemistry. 1985. Vol. 24. No. 8. P. 1857–1859.
- Inouye H., Arai T., Yasy Y., Agawa M. Auftreten von Hydrochinontyp-glucosiden, Chimaphlin und Monotropin in den Pyrolazeen // Chem. Pharm. Bull. 1964. Vol. 12. No. 2. P. 255–256.
- Inouye H., Tokura K., Tobita S. Über die inhaltsstoffe von Pyrolazeen. XV. Zur Struktur des Pirolatins. // Chem. Ber. 1968. Bd. 101. Lfg. 12. S. 4057–4065.
- Kleiner P. Les Pyroles plantes de jardin // Revue Horticole. Nov. Ser. 1946. Vol. 30. No. 5. P. 86–87.
- Leake J.R. Tansley review: the biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants // New Phytologist. 1994. No. 127. P. 171–216.
- Takahashi H. Seed morphology and its systematic implications in Pyroloideae (Ericaceae) // Plant Sci. 1993. Vol. 154. No. 1. P. 175–186.
- Tedersoo L., Pellet P., Kõljalg U., Selosse M.-A. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understorey Ericaceae and Orchidaceae: Ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae // Oecologia. 2007. No. 151. P. 206–217.
- Thomson R.H. Naturally occurring quinones. London: Academic Press, 1971. 734 p.
- Tomita M., Inouye H., Miura I. et al. Über die Bestandteile von *Pyrola japonica* Sieb. I. // Journ. Pharm. Soc. Japan. 1952. Vol. 72. No. 2. P. 223–227.
- Willis J.C. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Forgotten Books, 1973. 1236 p.
- Zimmer K., Hynson N.A., Gebauer G., Allen E.B., Allen M.F., Read D.J. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyroloids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids // New Phytologist. 2007. No. 175. P. 166.