

Ю.А. Бобров, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры экологии
Сыктывкарский государственный университет, Сыктывкар (Россия)

Ключевые слова: *Moneses uniflora*; Pyroloideae; Ericaceae; протосома; побеговая часть; анатомическое строение осевых органов; морфогенез побега; онтоморфогенез; жизненная форма.

Аннотация: Исследована экологическая морфология *Moneses uniflora* (Pyroloideae, Ericaceae) на основе данных по всему ареалу вида. В работе описан онтоморфогенез растения, как последовательная трёх морфологических фаз в жизни растения – фазы семени, протосомного и протосомно-побегового растения. Также предположено существование в конце жизни особи четвёртой фазы – вторичного протосомного растения, выявление которого в природе затруднено отсутствием каких-либо структур над поверхностью субстрата. У *M. uniflora* выделены три онтобиоморфы – семя, протосомное и протосомно-побеговое растение. В строении целостного растения последней онтобиоморфы описано три типа побегов: подземно-надземные монокарпические, подземно-надземные с незаконченным циклом развития и надземные монокарпические. Основную роль в сложении побеговой части играет первый тип побегов. В его развитии охарактеризовано пять фаз морфогенеза: фаза почки, вегетативного побега (с двумя подфазами – геофильного и надземного (ассимилирующего) побега), вегетативно-генеративного побега и вторичного вегетативного побега. Охарактеризовано анатомическое строение осевых органов и проведено его сравнение с таковым у других грушанковых. Показано, что отнесение подземных структур к корневищу невозможно как морфологически (из-за отсутствия типичного для побегов метамерного строения), так и анатомически (вследствие иной гистологической картины на срезах). Продемонстрировано анатомо-морфологическое и функциональное сходство с придаточными корнями других грушанковых, но в связи с особенностями происхождения и последующего развития (структурная первичность, развитие из глубоко редуцированного зародыша с элиминированной радикулой и плагиотропное нарастание) предложено сохранить за ними термин «протосомная часть». В результате уточнено определение основной жизненной формы растения (по системе Серебрякова с последующими дополнениями) как «многолетнее миксотрофное протосомно-побеговое травянистое растение с многолетней побеговой частью из одиночных побегов».

ВВЕДЕНИЕ

Особенности биологии растений из подсем. Грушанковые (Pyroloideae) сем. Вересковые (Ericaceae), давно привлекают внимание исследователей разных областей ботаники. Одним из наиболее интересных растений этого таксона является одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray). Растение применяется в народной медицине по всему ареалу произрастания [1]. Также оно имеет важное теоретическое значение, занимая промежуточное положение в ряду трансформаций древесных жизненных форм в травянистые с одной стороны и автотрофных растений в гетеротрофные с другой.

Узловым вопросом в этой связи является проблема жизненной формы этого растения, а в первую очередь – природы его подземных органов. Если подземные части остальных грушанковых – например, зимолубки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton), ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House), а также видов рода грушанка (*Pyrola* L.) – большинство исследователей [2–5] называет корневищами с системой ветвящихся или неветвящихся придаточных корней, то природа подземной части *Moneses uniflora* до настоящего времени остаётся дискуссионной. Большая часть авторов [2; 6–9] считает, что она образована прокауломом (то есть, развивающимся униполярно недифференцированным нитевидным проростком; терм.: 2), или ветвящимся «свободноживущим корнем» (терм.: 6), или протосомой (понятие, предложенное как обобщающее для всех структур такого рода; терм.: 9), от которой отходят ортотропные придаточные побеги, развивавшиеся из адвентивных почек этой структуры, а само растение – корнеотпрысковым. В тоже время, Таршис [10], а также многие авторы соответствующих статей во флорах

и определителях [11–14] указывают на существование у этого вида корневища с системой ортотропных боковых побегов и называет его корневищным растением.

Целью исследования стало уточнение определения жизненной формы *M. uniflora*, для чего изучен и описан онтоморфогенез этого вида, морфогенез побегов, рассмотрено морфологическое и анатомическое строение побегов и подземных структур растения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

M. uniflora – это вечнозелёное многолетнее растение, распространённое в Европе, внетропической Азии и Северной Америки до Мексики [7]. В России встречается в умеренных и умеренно-холодных районах европейской части, на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке [11]. Растения произрастают в лесах различных типов, обычно темнохвойных, выходят в тундру, в том числе горную.

Растение наблюдали и собирали материал для изучения в разных районах (Кильмезский, Кирово-Чепецкий, Котельнический, Нолинский и Оричевский) Кировской области, а также в окрестностях г. Кирова в 2001–2012 годах в типичных местообитаниях *M. uniflora* – мшистых ельниках. К анализу привлечён материал основных центральных и региональных гербариев (КАПBG, LE, МНА, MOSP, MW, NS, NSK, SYKO, SYKT, TK, VLA, YOLA), а также ряда гербарных коллекций. Всего в природе изучено строение сотен растений, в гербариях просмотрено несколько десятков тысяч побегов.

Исследование онтоморфогенеза, а также определение жизненной формы проведено сравнительно-морфологическим методом. Онторморфогенез растения описан по авторской методике [15] с использованием взглядов,

высказанных Мазуренко [16]. В пределах онтогенеза описаны различные онтобиоморфы (терм.: 16), как жизненные формы, приуроченные к отдельным фазам морфогенеза особи.

Анатомическое строение анализировали на уровне надземной и подземной частей растения с применением сравнительно-анатомического метода. Срезы побегов делали вручную со свежего материала. Подземные органы предварительно заливали в парафин по стандартным методикам [17]. Парафиновые блоки с готовым материалом нарезали на салазочном микротоме и готовили временные препараты, которые рассматривали под световым микроскопом при увеличении 7x10, 10x20, 7x40. Срезы фотографировали, после чего изучали на компьютере, при необходимости увеличивая отдельные части препарата. Для каждой структуры было изучено не менее 100 срезов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Онторморфогенез растения. В онторморфогенезе растения на основании дополнительно собранных данных мы, в отличие от высказанных ранее взглядов [15] выделяем три фазы, каждой из которых соответствует своя онтобиоморфа.

I фаза – фаза семени – начинается с зиготы и продолжается до момента прорастания семени. Онтобиоморфа – семя.

Семена *M. uniflora* мелкие, пылевидные; в одном плоде по данным Salisbury [18] содержится 4762 семени. Зародыш в зрелых семенах находится на стадии глобулярного проэмбрио: число клеток относительно невелико, дифференциация эмбриодермы не выражена, есть полярная дифференциация на крупноклеточную апикальную область и мелкоклеточную базальную [19].

Длительность этой фазы, по-видимому, редко составляет более года. По дискретной концепции описания онтогенеза [20; 21] эта фаза соответствует двум периодам – эмбриональному и латентному.

II фаза – фаза протосомного растения – начинается с прорастания семени и завершается с появлением адвентивной почки первого побега. Онтобиоморфа – протосомное растение.

Семя прорастает в почве базальным полюсом, апикальный полюс при этом отмирает [19; 22]. В результате формируется разветвлённая нитевидная структура. Для её обозначения мы вслед за Терёхиным [19] используем термин «протосома», как наиболее общее понятие, характеризующее все подобные структуры (прокуаломы, протокормы и т. д.), у представителей каких бы таксонов они не формировались.

Главная функция протосомы на этом этапе – обеспечение прикрепления симбионтного гриба; если контакт с микосимбиотом состоялся, то растение развивается дальше, нет – погибает. Дополнительные – вегетативное расселение и, по-видимому, вегетативное размножение: на этом этапе возможна ранняя специализированная полная морфологическая дезинтеграция.

Вся фаза подземного развития может занимать несколько лет; причём всё это время (кроме самых первых этапов формирования протосомы) растение получает питательные вещества за счёт микосимбионта. Она соответствует трём онтогенетическим состояниям регенеративного периода – проростку, ювенильному и им-

матурному растению, однако диагностировать присутствие растения в фитоценозе без раскопок невозможно.

III фаза – фаза протосомно-побегового растения – начинается с образования первого побега и продолжается до конца жизни растения. Онтобиоморфа – протосомно-побеговое растение.

Становление протосомно-побегового растения начинается с реализации адвентивной почки, сформированной в протосомной нити в конце второй фазы. Обычно сразу закладывается не одна такая почка и одновременно развивается несколько побегов. В дальнейшем побеговые побеги появляются относительно регулярно.

Длится третья фаза онтоморфогенеза многие десятки лет; питание растения смешанное – за счёт продуктов собственного фотосинтеза и питательных веществ (в том числе органических), поступающих от микосимбионта. На эту фазу приходятся все оставшиеся онтогенетические состояния от виргинильного до сенильного.

Основную часть жизни *M. uniflora* проводит в фазе протосомно-побегового растения¹. Целостное растение состоит из двух частей – побеговой и протосомной.

Побеговая часть представлена несколькими типами побегов. В основном это подземно-надземные монокарпические, иногда также встречаются подземно-надземные побеги с незаконченным циклом развития², редко – надземные в составе побеговых комплексов, ветвящихся до второго порядка. Такие комплексы возникают вследствие отмирания апикальной почки, причём боковой побег всегда возникает выше уровня субстрата.

Морфогенез монокарпического побега. Основным элементом побеговой части является подземно-надземный монокарпический побег, в развитии которого мы выделяем 5 фаз морфогенеза, или полного онтогенеза в понимании Серебрякова [6 и др.] с последующими дополнениями [23; 24].

I фаза – фаза почки. Инициальной почкой побега является придаточная почка на протосомной части. Определить длительность этой фазы не представляется возможным.

II фаза – фаза вегетативного (ассимилирующего) побега. В ней мы выделяем две подфазы – геофильного и надземного побега.

IIa – подфаза геофильного побега, начинается с момента развёртывания придаточной почки весной

¹ В конце жизни (на стадии отмирающего растения или несколько раньше) теоретически возможен возврат к сугубо протосомному уровню организации, что позволяет предположить существование IV фазы онтоморфогенеза – фазы вторично протосомного растения.

² Здесь и далее под термином «побег с незаконченным циклом развития» мы понимаем побеги, которые отмирают, не переходя к цветению, в силу внешних случайных причин (в первую очередь из-за травматической гибели апекса). Эти побеги качественно отличаются от побегов с неполным циклом развития, под которыми И.Г. Серебряков [6, с. 215] понимал такие, где «верхушечные почки ... и вся надземная часть, отмирает, не доходя до образования соцветия», и далее [6, с. 216] «разумеется, отмирание побегов в вегетативном состоянии ... наблюдается у ... растений с обычными ди- и полициклическими побегами. Но там это отмирание часто определяется внешними факторами, здесь оно становится обязательной особенностью развития побегов [выделено мной – Ю.А.]».

(обычно) или осенью (относительно редко). В первом случае формируется почти вертикально нарастающий участок из 1–2 метамеров. Они удлинённые, постепенно утолщающиеся кверху. Длительность подфазы в этом случае несколько дней. Осенью возникает наклонно вверх нарастающий побег величиной 2–5 метамеров. Его верхушечная почка располагается практически на уровне субстрата и так зимует. Весной следующего года продолжается нарастание побега, или сразу на поверхности, или с отложением ещё одного метамера в почве. Длительность подфазы в этом случае 6–7 месяцев (включая период зимнего покоя). Функция побега – вынос терминальной почки на поверхность субстрата.

IIб – подфаза надземного (ассимилирующего) побега; начинается с момента формирования первого надземного метамера и длится до закладки цветка. За это время обычно развивается 3–4 вегетативных элементарных побега, а также вегетативная часть вегетативно-генеративного элементарного побега. Первый из них обычно верхнерозеточный; остальные – или розеточные, или верхнерозеточные. Тип формирующегося побега при этом зависит от скорости роста вверх субстрата: на медленно растущем формируются розеточные, на быстро – верхнерозеточные побеги. Длительность фазы около 3–4 лет. Основные функции побега – формирование ассимилирующего аппарата и подъём терминальной почки над субстратом.

III фаза – фаза вегетативно-генеративного побега занимает весь период цветения и формирования семян. Этот побег нижнерозеточный (полурозеточный по: 6). Обычно формируется только 1 цветок (крайне редко – 2). Семена созревают к концу лета. Таким образом, эта фаза длится обычно 4–5 месяцев. Функция побега – обеспечение семенного размножения, а также (за счёт ассимилирующего аппарата) – образование органических веществ.

IV фаза – фаза плодоносящего побега – начинается с момента созревания семян в коробочке и продолжается до полного отмирания той части побега, где располагается плод. В течение осени-зимы после созревания семян происходит высыхание побега, начиная с плода. К весне обычно весь вегетативно-генеративный элементарный побег высыхает с сохранением функции рассеивания семян. В целом, длительность этой фазы составляет 1–1,5 года.

V фаза – фаза вторичного вегетативного побега. После полного высыхания терминальной части побега начинается его отгнивание. Постепенно этот процесс распространяется с верхушки к основанию вплоть до протосомной нити. Многолетняя скелетная ось не формируется. Отмирание длится обычно 2–3 года; всё это время побег продолжает ассимилировать. Иногда побег отмирает в считанные недели; мы склонны связывать такое окончание развития побега с нарушениями протосомной части, поскольку в этом случае обычно отмирают все побеги растения, независимо от того, в какой фазе морфогенеза они находятся. Это свидетельствует, по-видимому, о подчинённом положении побеговой части.

Анатомическое строение органов. В анатомическом строении надземной части стебля *M. uniflora* можно выделить следующие особенности. Механическая ткань представлена одним рядом клеток колленхимы. Стебель имеет непучковое строение. Сосуды ксилемы не-

крупные, расположены преимущественно в виде однорядных или двурядных лучей с расположенными между ними клетками паренхимы. К верхушке доля ксилемы уменьшается как и размеры клеток. В целом, стебель одноцветки от стебля *Ch. umbellata*, отличается только по числу клеток.

Протосомная часть образована нитевидными ветвящимися элементами длиной 10–20 см, толщиной не превышает 0,2–0,3(0,5) мм. Площадь, занимаемая этой частью растения, обычно очень значительна и достигает нескольких десятков квадратных сантиметров. Протосомные элементы нарастают большей частью горизонтально, иногда – наклонно вниз или вверх. Вертикально нарастающие элементы практически не встречаются. Ветвятся нити до четвёртого порядка. Анализ элементов протосомы говорит об их непобеговой природе: метамерность, то есть узлы с боковыми и пазушными структурами и ниже или выше лежащие междоузлия, отсутствует. При этом характер ветвления в целом сходен с таковым у придаточных корней остальных грушанковых.

Анатомическое строение протосомных элементов *M. uniflora* очень простое. На поверхности расположен один слой тонкостенных клеток экзодермы. Среди них отчётливо видны клетки с опробковевшими и неопробковевшими оболочками. Ниже расположены 2–3 ряда очень крупных паренхимных клеток с обширными межклетниками. Отличия строения элементов разных порядков ветвления заключаются в уменьшении толщины слоя паренхимы коры с увеличением порядка ветвления. Центральный цилиндр окружён однорядным кольцом сильно утолщённых клеток эндодермы. Ниже – кольцо перидермы, толщиной в один ряд клеток. Сосуды ксилемы собраны в лучи, снаружи от которых лежат элементы флоэмы. В середине центрального цилиндра расположены клетки сердцевинной паренхимы. В целом, по составу тканей и по их расположению анатомическое строение протосомных элементов *M. uniflora* значительно отличается как от побегов этого растения, так и от побегов *Ch. umbellata*, в том числе и от побегов её подземной части. В тоже время оно вполне соответствует строению придаточных корней видов подсемейства, описанному Таршиш [10].

Таким образом, отнесение подземных органов растения к корневищу, то есть структуре побегового происхождения, опровергается морфогенетически – она возникает из базального апекса зародыша, морфологически – у неё отсутствует типичное для побегов метамерное строение и анатомически – иная гистологическая картина на поперечных срезах. При этом, хотя они сходны по анатомическому и морфологическому строению с придаточными корнями остальных грушанковых и выполняют ту же функцию контакта с микосимбиотом, их нельзя назвать типичным корнем: зародыш значительно редуцирован и радикала элиминирована, нарастание подземных органов преимущественно плагиотропное, кроме того, они представляют собой первичную, а не вторичную структуру. Нам представляется, что за этой частью лучше оставить производное от протосомы наименование «протосомная часть».

Исходя из анализа онтоморфогенеза, морфогенеза побегов и структуры взрослых растений, жизненную

форму *M. uniflora* мы определяем как многолетнее миксотрофное протосомно-побеговое травянистое растение с многолетней побеговой частью из одиночных побегов.

ВЫВОДЫ

Сравнительный морфологический и анатомический анализ целостных растений и отдельных побегов *M. uniflora*, ритма сезонного развития, морфогенеза побегов и онтоморфогенеза особей с привлечением опубликованных научных данных по эмбриологии позволяет сделать следующие выводы:

1. Подземные структуры рассматриваемого растения гомологичны корням, поскольку формируются из базального полюса зародыша, морфологически и анатомически сходны с придаточными корнями других *Pyroloideae* и выполняют ту же функцию места внедрения микосимбионта. При этом их нельзя смешивать с корнями грушанковых, так как в отличие от корней, это онтогенетически первичные органы, выполняющие функции вегетативного расселения и размножения и места закладки придаточных почек побегов, а также представляют собой единую систему, а не отдельные разрозненные элементы. В связи с этим наиболее корректным будет закрепить за ними термин «протосомная система».

2. В онтоморфогенезе протосомная система присутствует в двух фазах из трёх, длящихся многие десятилетия. Побег облиственный, не одревесневающий; морфогенез отдельного побега продолжается несколько лет, но всегда заканчивается отмиранием его целиком, то есть целостная побеговая система не формируется. Это позволяет охарактеризовать *M. uniflora* как многолетнее миксотрофное протосомно-побеговое травянистое растение с многолетней побеговой частью из отдельных побегов.

Автор благодарит за помощь в изучении анатомии растений студентку естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета О.В. Колчанову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазная Е.А., Белова Н.В. Сем. 16. *Pyrolaceae* Dumort. Грушанковые // Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Семейства *Raeoniaceae-Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1986. С. 159–163.
- Velenovsky J. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. V. 2. Praga, 1907. S. 279–731.
- Род Грушанка / Т.В. Багдасарова [и др.] // Биологическая флора Московской области. Вып. 7. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 153–176.
- Багдасарова Т.В. Ортилия однобокая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 172–180.
- Багдасарова Т.В. Зимолюбка зонтичная // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. II. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 71–77.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.
- Багдасарова Т.В., Вахрамеева М.Г. Одноцветка крупноцветковая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 181–188.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Сем. 68. Вересковые. *Ericaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. В 10 т. Т. 5. СПб.: Наука, 1991. С. 119–166.
- Терёхин Э.С., Никитичева З.И. Постепенное развитие паразитных *Angiospermae*. 1. Метаморфоз // Ботанический журнал. 1968. Т. 53. № 1. С. 39–57.
- Гаршич Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 222 с.
- Буш Н.А. Сем. CXXI. Грушанковые. *Pyrolaceae* Lindl. // Флора СССР. В 30 т. Т. XVIII. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 7–19.
- Чернов Е.Г. Сем. LXIII. Грушанковые. *Pyrolaceae* Lindl. // Флора Мурманской области. Вып. IV. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 273–286.
- Иванова М. М. Семейство *Pyrolaceae*. Грушанковые // Флора Центральной Сибири. В X т. Т. II. Новосибирск: Наука, 1979. С. 691–693.
- Moneses uniflora* (L.) A. Gray. Одноцветка крупноцветковая // Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов [и др.]. Т. 3. М., 2004. С. 11.
- Бобров Ю.А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства *Pyrolaceae* // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 8. С. 1342–1351.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Справочник по ботанической микротехнике: основы и методы / Р.П. Барыкина [и др.]. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Salisbury E.J. *The reproductive capacity of plants*. London: George Bell & Sons, 1942. 244 p.
- Терёхин Э.С. Паразитные цветковые растения : Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 77–204.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–35.
- Lück R. *Zur Biologie der heimischen Pirola-Arten* // *Schrift. der Physikonom.* 1940. V. 71. № 2. S. 300–334.
- Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений / В.В. Скрипчинский [и др.] // Труды Ставропол. НИИ сельск. хоз-ва. Вып. X. Ч. 2. Ставрополь, 1970. С. 3–15.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

LIFE FORM OF *MONESSES UNIFLORA* (PYROLOIDEAE, ERICACEAE)

© 2014

Yu.A. Bobrov, candidate of biological science, docent, docent of chair of ecology
Syktuykar State University, Syktuykar (Russia)

Keywords: *Moneses uniflora*, *Pyroloideae*, *Ericaceae*, protosome, shoot part, anatomy structure of axis, shoot morphogenesis, ontomorphogenesis, life-form.

Annotation: The author studied the ecological morphology of *Moneses uniflora* (*Pyroloideae*, *Ericaceae*) on the basis of data on the whole area of species. The article describes the plant ontomorphogenesis as the sequence of three morphological phases of the plant life – seed phase, protosome plant phase and protosome-shoot plant phase. The author also suggested the existence of the fourth phase person at the end of life – secondary protosome plant whose discovering in the nature is complicated by the absence of any structures above the substrate. Three ontobiomorphs of *M. uniflora* – seed, protosome and protosome-shoot plant – were pointed out. The author describes three types of shoots in the structure of the whole plant of the final ontobiomorph: underground and above-ground monocarpic, underground and above-ground with incomplete development cycle, and above-ground monocarpic. The main role in shoot part composition plays the first type of shoots. Its development consists of five morphogenesis phases: bud phase, innovation shoot phase (with two sub-phases – geophilous and above-ground (assimilating) shoots), innovation-generative shoot phase and secondary innovation shoot phase. The author defined the anatomy structure of axis and compared it with the same of the other *Pyroloideae*. It was shown that the assignment of underground structures to the rhizome is impossible both morphologically (due to the lack of metameric structure typical for shoots) and anatomically (due to the different microscopic state on the sections). The author demonstrated the anatomy-morphological and functional similarity with the secondary roots of the other *Pyroloideae*, and suggested to retain the term «protosome part» for them because of characteristics of origin and further development (structural priority, development from the deep reduced corcule with the eliminated radicula and plagiotropic growth). As the result, the author defines the notion of the main life-form of the plant (according to Serebryakov's system with subsequent additions) as «a perennial mixotrophic protosome-shoot herbaceous plant with perennial shoot part consisting of solitary shoots».