

ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Ю. А. Бобров

ГРУШАНКОВЫЕ РОССИИ

Киров
2009

УДК 581.4
ББК 28.592.72
Б 72

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Вятского государственного гуманитарного университета*

Рецензенты:

Л. В. Тетерюк – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН

С. Ю. Огородникова – кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии Вятского государственного гуманитарного университета

Б 72 Бобров, Ю. А. Грушанковые России [Текст] / Ю. А. Бобров. – Киров, 2009. – 137 с.

ISBN 978-5-93825-663-7

В монографии представлены результаты биоморфологического изучения видов семейства Грушанковые (*Pyrolaceae*) в связи с их возможной морфологической эволюцией.

Монография рассчитана на учёных-ботаников, преподавателей вузов, аспирантов и студентов старших курсов профильных специальностей и направлений подготовки.

ISBN 978-5-93825-663-7

© Вятский государственный гуманитарный университет (ВятГГУ), 2009
© Бобров Ю. А., 2009

ВВЕДЕНИЕ

Самостоятельным предметом теоретической морфологии – «выявление и объяснение законов преобразования формы как таковой» (Тимонин, 2001).

Большинство исследователей, как в нашей стране, так и за рубежом (Sinnot, 1916; Vews, 1927; Тахтаджян, 1948, 1954, 1970; Голубев, 1960; Серебряков, 1962; Колищук, 1968; Хохряков, 1975; 1981; Гатцук, 1976; Савиных, 1979а, б, 2000а, б; и др.) принимают в качестве основного пути эволюции жизненных форм путь от деревьев к травам. В то же время некоторые учёные придерживаются обратной точки зрения (Цвелёв, 1970, 1977; Недолужко, 1997). При этом признание того или иного пути не мешает многим авторам (Meusel, 1952; Серебряков, 1968; Серебрякова, 1973; Нухимовский, 1997, 2003; и др.) считать, что в каждом конкретном таксоне эволюция жизненных форм может идти как от травянистого, так и от древесного предка и часто зависит от условий существования (Голубев, 1960; Дорохина, 1973; и др.).

В связи с этим особенно важно изучение эволюции жизненных форм в отдельных родах и семействах. В нашей стране подобные исследования проведены по большому числу таксонов цветковых растений: семействам *Poaceae* L. (Серебрякова, 1971), *Ranunculaceae* Juss. (Барыкина, 1995); подтрибе *Alchemillinae* Rothm. (Нотов, 1993), родам *Rubus* L. (Иванова, 1968), *Hedysarum* L. (Гатцук, 1970), *Potentilla* L. (Шафранова, 1970), *Artemisia* L. (Дорохина, 1973), *Corydalis* Vent. (Безделева, 1976), *Rhododendron* L. (Мазуренко, 1976), *Gentiana* L. (Серебрякова, 1979), *Veronica* L. (Савиных, 1979а, б, 2000а, б; Кагарлицкая, 1981), *Salvia* L. (Байкова, 1996, 2003), *Allium* L. (Черёмушкина, 2001) и другим. Однако использование разнообразной терминологии, приспособляемой каждым учёным к объектам своего исследования, затрудняет сравнение полученных результатов, их анализ и синтез.

После введения понятия «модуль» (Prévost, 1967) и появления представления о растении как о модульном организме (Prévost, 1978; Hallé, 1986) в ботанике широкое распространение получила концепция модульности. Представления о модульном строении организмов изложены и обоснованы в работах В. Н. Беклемишева (1952), Н. Н. Марфенина (1999), Ю. В. Мамкаева (2001). Различные по сути и названиям структурно-функциональные единицы тела растения (Серебряков, 1952; Гатцук, 1970, 1974а, б, 1994; Gatzuk, 1975; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; White, 1979, 1984; Шафранова, 1980, 1981; Шафранова, Гатцук, 1994; Барыкина, Гуленкова, 1983; Бологова, 1993; Цвелёв, 2000а; и др.) теперь все чаще называют модулями (Антонова, Азова, 1999; Антонова, Лагунова, 1999; Савиных, 2000а, б, 2002; Мазуренко, 2002; Байкова, 2003; и др.).

Для общей характеристики онтоморфогенеза древесных растений был предложен термин «архитектурная модель» (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978), травянистых – «модель побегообразования» (Серебрякова,

1977, 1979, 1981, 1987). Впоследствии эти понятия были развиты в работах отечественных ботаников (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Богомолова, 1984; Захарова, 1991; Нотов, 1993; Петухова, Нотов, 1994; Байкова, 1998; Антонова, Азова, 1999; Безделева, 1999; Азова, 2003; и др.).

Установление особенностей модульного строения и онтоморфогенеза, сравнение полученных данных с изложенными в литературе дают возможность лучше понять процессы роста и развития растений, сравнить разные биоморфы. Это позволяет уточнить теоретические построения в области эволюции жизненных форм растений, разработать новые подходы к их характеристике и классификации.

При выборе таксона для исследования учитывается целый ряд обязательных требований. Таксон должен принадлежать к более широкой таксономической группе, в которой наблюдается трансформация жизненных форм в том или ином направлении; кроме того, и в самом таксоне должны содержаться виды с различными жизненными формами. Большое значение имеет также объём группы и доступность объектов для исследования.

В связи с этим в качестве объекта изучения в данной работе выбрано семейство *Pyrolaceae* Dumort. порядка *Ericales* Lindl., включающее 4 рода и от 30 до 45 видов, по мнению разных исследователей. Оно в силу своеобразия жизненных форм своих представителей не раз привлекало внимание морфологов (Каверзнева, 1955, 1959; Шилова, 1959, 1960; Хохряков, 1961; Таршис, 1990 и др.; Катомина, 1996 и др.). В то же время ни один из предыдущих исследователей не рассматривал биоморфологию семейства с позиций современной модульной теории строения организмов, архитектурных моделей и моделей побегообразования.

Особенный интерес изучение с этих позиций растений семейства Грушанковые представляет потому, что до настоящего момента системы модулей применялись для достаточно однородных групп растений – или древесных (Антонова, Лагунова, 1999; Бобровская, 2001; Азова, 2003), или в основном травянистых (Савиных, 2000; Байкова, 2003). Исследование с использованием теории модульной организации в семействе, где даже представители одного и того же вида в различных условиях рассматриваются то как кустарнички, то как травы (Хохряков, 1961), проведено впервые.

Понимая основную линию эволюционных преобразований жизненных форм покрытосеменных растений как многоканальный путь развития от древесных растений к травянистым, мы вслед за А. П. Хохряковым (1975), В. Г. Колищуком (1976), Ю. П. Кожевниковым (1981) считаем растения семейства Грушанковые дальнейшей стадией упрощения структуры Вересковых, пошедших по пути всё более тесного симбиоза с микоризным грибом. Это позволяет нам считать, что предковой жизненной формой *Pyrolaceae* было деревянистое растение, а эволюция идёт по пути отравянения.

При этом упрощение побеговой системы коснулось, в основном, надземной части растения, структура которой обычно и анализировалась

абсолютным большинством предшествующих исследователей. Подземная же, более значительная по объёму, часть до сего времени оставалась за рамками изучения. Кроме того, ни одним из исследователей до нынешнего времени из-за редкой встречаемости особей семенного происхождения не были описаны самые ранние стадии формирования побеговой системы в естественных условиях.

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА *PYROLACEAE*

1.1. Систематическое положение

Семейство *Pyrolaceae* объединяет от 30 (Willis, 1973) до 45 (Тахтаджян, 1966) видов. Большинство авторов (Andres, 1913; Grevillius, Kirchner, 1923; Буш, 1952; Васильев, 1957; Тахтаджян, 1970; Скворцов, 1981; и др.) принимают существование самостоятельного семейства *Pyrolaceae* и включают его в порядок *Ericales* (Верескоцветные). В то же время E. Haber & J. E. Cruise (1974), A. L. Takhtajan (1980), Ю. П. Кожевников (1981) и А. Л. Тахтаджян (1987) рассматривают *Pyrolaceae* как подсемейство (*Pyroloideae*) в семействе *Ericaceae* Juss. (Вересковые), а Н. F. Copeland (1947) – как трибу (*Pyroleae*) в этом же семействе. Н. Н. Цвелёв (2000б) добавляет в состав *Pyrolaceae* виды из семейства *Monotropaceae* Nutt. (Вертлянищевые).

Первоначально все виды современного семейства *Pyrolaceae* были включены К. Линнеем в один род *Pyrola* L. (грушанка). Но уже в XIX веке произошло выделение остальных родов. Как самостоятельное семейство *Pyrolaceae* выделил Dumortier (Буш, 1952).

В настоящее время виды семейства (не включая роды семейства *Monotropaceae*) объединены в четыре рода: *Chimaphila* Pursh (зимолоубка), *Pyrola*, *Moneses* Salisb. (одноцветка) и *Orthilia* Rafin. [*Ramischia* Opiz ex Garcke] (ортилия или рамишия).

Род *Moneses* монотипный, представлен одноцветкой одноцветковой или крупноцветковой (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray [= *M. grandiflora* Salisb.]). Однако с тихоокеанского побережья Северной Америки описана *M. reticulata* Nutt., которая признается в качестве самостоятельного вида и даже разновидности не всеми современными систематиками (Скворцов, 1981).

В род *Chimaphila* разные авторы включают от 2 (Буш, 1952) до 5–7 (Скворцов, 1981) видов. Из них на территории России произрастают *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (зимолоубка зонтичная) и *C. japonica* Miq. (зимолоубка японская). На территории Северной Америки встречается также *C. maculata* Pursh. (Буш, 1952).

В род *Orthilia* традиционно включают (Andres, 1923; Буш, 1952; Скворцов, 1960, 1981) *Orthilia secunda* (L.) House [= *Ramischia secunda* (L.) Garcke] (ортилия однобокая) и *O. obtusata* (Turcz.) Jurtz. [= *R. obtusata* (Turcz.) Freyn] (ортилия тупая). Последний вид рассматривается (Буш, 1952) и в качестве подвида *O. secunda* subsp. *obtusata* (Turcz.) Vöcher.

Объём рода *Pyrola* из-за значительной морфологической изменчивости особей (Скворцов, 1981; Таршис, 1990), заключающейся в варьировании размеров листьев и их отдельных частей, числа цветков, их окраски и некоторых других признаков, понимается по-разному. Значительные затруднения в определение числа видов в роде вносит также их способность скрещиваться между собой и видами других родов с образованием гибри-

дов (Буш, 1952; Ворошилов, 1966; Knaben, Engelskjon, 1968; Багдасарова с соавт., 1983). Вышесказанное часто приводит к дроблению рода или выделению в нём более мелких таксономических единиц (подродов, секций и т. д.). Н. Н. Цвелёв (2000б) подразделяет род *Pyrola* на два подрода: подрод *Amelia* (Alef.) Hook. f. с *P. minor* L. (грушанкой малой) и подрод *Pyrola*. В последнем он выделяет две секции – *Pyrola* и *Chlorantha* Křisa. Секция *Pyrola* объединяет *P. rotundifolia* L. (грушанку круглолистную) и *P. media* Sw. (грушанку среднюю). Вторая секция включает *P. chlorantha* Sw. [*P. virens* Schweigg., *P. virescens* auct.] (грушанку зелёноцветковую).

Даже внутри вида изменчивость настолько велика, что для *Pyrola chlorantha* G. Hegi (1927) отмечает наличие двух форм: f. *composita* H. Andres, имеющей цветонос с 3–5 цветущими побегами, и f. *dichotoma* H. Andres с цветоносом из двух ветвей, сросшихся до середины. Ещё более значительна внутривидовая изменчивость у *P. rotundifolia*. В состав этого вида часто (Скворцов, 1981) включают *P. grandiflora* Radius, *P. incarnata* (DC.) Freyn, *P. norvegica* Knaben, *P. carpatica* Holub et Křisa, которые другие авторы (Буш, 1952; Чернов, 1959; Holub, Křisa, 1971; Haber, Takahashi, 1988) считают самостоятельными видами.

В данной работе мы принимаем семейство *Pyrolaceae* как самостоятельное, состоящее из четырёх родов – *Pyrola*, *Chimaphila*, *Orthilia* и *Moneses*; два последних рода – монотипные.

1.2. Географическое распределение

Семейство *Pyrolaceae* обладает циркумполярным бореальным ареалом, виды которого распространены в основном в умеренных и умеренно-холодных областях северного полушария.

На территории Европы виды семейства Грушанковые встречаются от Исландии, Британских островов, Дании, Скандинавии (где доходят до 71° северной широты) и Кольского полуострова на севере до Португалии, Испании, Сицилии, Италии, Балканского полуострова, Карпат, гор Крыма и Кавказа на юге (Hultén, 1950; Каплуновский, 1964; Тевс, 1964; Guzikowa, 1971; Křisa, 1972; Stevanovic, 1972; Багдасарова с соавт., 1983; Чукавина, 1984; Nordal, Wischmann, 1989; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990; Багдасарова, 1993; Дьячкова, Бакалин, 1996).

В Азии они встречаются от Малой Азии и Урала на западе до Тихоокеанского побережья на востоке, включая горы Средней Азии и Казахстана, Монголию, Китай, Японию, Курильские острова, Сахалин, Камчатку, Командорские и Алеутские острова (Andres, 1914; Grevillius, Kirchner, 1923; Hegi, 1927; Буш, 1952; Толмачёв, 1954; Васильев, 1957; Тевс, 1964; Толмачёв, 1974; Нечаев, 1976, 1978; Скворцов, 1981; Чукавина, 1984; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990). На севере Азии граница распространения *Pyrolaceae* проходит по лесной зоне Западной и Восточной Сибири (по Енисею до 71° северной широты) до Чукотки; на юге по высокогорьям они заходят в Гималаи, Тибет и Индию (Багдасарова с со-

авт., 1983; Чукавина, 1974; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990).

В Северной Америке растения семейства Грушанковые распространены от Аляски до Лабрадора, Ньюфаундленда и Гренландии на севере до гор Калифорнии, Колорадо, Миннесоты, Новой Англии, Нью-Йорка на юге, встречаясь также и в Мексике (Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990).

Pyrolaceae – достаточно древнее семейство, что, по мнению А. И. Толмачёва (1974), подтверждается абсолютным сходством различных популяций видов, обитающих в Палеоарктике и в Неоарктике. Поскольку растения семейства распространены, в основном, в таёжной зоне, расселились они, очевидно, в то время, когда область современного Берингова моря была покрыта хвойными лесами. Виды должны были возникнуть раньше обезлесения этой территории, что, вероятно, произошло на рубеже между плиоценом и плейстоценом (Толмачёв, 1974).

Центр видового разнообразия семейства находится на территории Восточноазиатской флористической области Голарктического флористического царства (по районированию А. Л. Тахтаджяна, 1978), где встречаются наиболее разнообразные формы. На этой территории нами по литературным данным (Буш, 1952; Тахтаджян, 1978; Мазная, Белова, 1986) выявлены представители четырнадцати видов.

В России и республиках бывшего СССР отмечены не менее двадцати четырёх видов из семейства *Pyrolaceae* (Буш, 1952; Мазная, Белова, 1986). В пределах Кировской области – *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *P. media*, *P. chlorantha*, *P. rotundifolia* и *Moneses uniflora* (Определитель растений Кировской области, 1975).

На территории соседних административных образований в целом распространены те же виды, что и в Кировской области. Однако по Республике Коми проходит северная граница ареала *Chimaphila umbellata*, а остальные виды находятся в крайне северной части своих ареалов. Кроме того, из-за различной трактовки объёма таких видов, как *Orthilia secunda* и *Pyrola rotundifolia* на территориях, включающих в свой состав тундру или Урал (таких, как Республика Коми и Пермская область), выделяются *O. obtusata* и *P. grandiflora*.

1.3. Эколого-ценотическая характеристика

Географическое распространение грушанковых основано на их широкой экологической валентности.

По отношению к влажности все виды семейства Грушанковые – мезофиты. При этом *Pyrola media* и *Moneses uniflora* являются индикаторами достаточно влажных мест обитания, а *Chimaphila umbellata* и *P. chlorantha* – сухих (Багдасарова с соавт., 1983, Багдасарова, 1990, Багдасарова, Вахрамеева, 1990, Багдасарова, 1993).

Pyrolaceae произрастают при различной освещённости – от глубокой тени до открытых мест (Lück, 1940). Чаще всего они встречаются в зате-

нённых местах с относительной освещённостью не более 10%, а *Moneses uniflora* обитает даже там, где затенение оказывается чрезмерным для типичных таёжных растений (Толмачёв, 1954).

Большинство грушанковых произрастает на бедных оподзоленных почвах. Многие европейские виды являются индикаторами почв, бедных минеральным азотом (Штина, 1996). При этом все виды требовательны к содержанию гумуса. Часто растения поселяются около гниющих стволов деревьев (Мазная, Белова, 1986).

Почвы в местах произрастания этих растений различны по механическому составу, но всегда должны быть хорошо аэрируемыми. Обычны для грушанковых слабокислые почвы, но они могут расти и на нейтральных, и на слабощелочных (Вальтер, 1982). При этом *Pyrola chlorantha* – индикатор почв, богатых основаниями, а *P. minor* – кислых почв (Багдасарова с соавт., 1983).

На ранних стадиях развития цветки растений семейства Грушанковые могут опыляться насекомыми: шмелями (*Bombus scrimshiranus* К., *B. hypnorum* L., *B. terrestris* L., *B. agrorum* F.), мухами (*Platycheiris clypeatus* Mg.), жуками (*Trichopticus hirsutulus* Zett.), клопами и бабочками (Grevillius, Kirchner, 1923; Hegi, 1927). Цветки *Orthilia* опыляются воздушными течениями (Кожевников, 1981).

На случай, если перекрёстное опыление не произошло, все виды имеют специальные приспособления для автогамии: в пыльниках есть апикальные поры, через которые в поникших цветках пыльца высыпается на рыльце пестика (Пономарёв, Верещагина, 1973).

Образовавшиеся семена распространяются токами воздуха (Кожевников, 1981).

Для представителей семейства характерна эндотрофная, реже эктотрофная микориза (Grevillius, Kirchner, 1923). Большинство микосимбионтов относятся к базидиальным грибам (Lück, 1940; Harley, 1959). Степень зависимости от микосимбионта различна у разных видов семейства. Так, она меньше у видов родов *Chimaphila* и *Pyrola*, а также у *Orthilia secunda* и больше у *Moneses uniflora*: проростки видов первых трёх родов хорошо развиваются на искусственной питательной среде в отсутствие грибов, одноцветки – слабо (Lichnell, 1942).

Стебли, листья и плоды грушанок поражаются различными грибами: *Melampsora pyrolae* Schrol., *Actinonema pyrolae* Allesch., *Septoria pyrolae* Ell. et Ev., *S. schelliana* Iium., *Phyllosticta pyrolae* Ell. et Ev. (Ростовцев, 1908).

Pyrolaceae произрастают на равнинах и в горах (Andres, 1914), поднимаясь до 3600 метров над уровнем моря (Чукавина, 1984). Многие виды в Западной и Средней Европе, в Крыму, в Средней Азии, на Дальнем Востоке, в Северной Америке растут преимущественно в горах (Andres, 1914; Grevillius, Kirchner, 1923; Hegi, 1927).

Виды семейства *Pyrolaceae* приурочены, в основном, к различным типам лесов (хвойных, широколиственных и мелколиственных), как рав-

нинных, так и горных (Andres, 1914; Grevillius, Kirchner, 1923; Растительный ... , 1956; Ворошилов с соавт., 1966; Вальтер, 1982; Багдасарова с соавт., 1983; Чукавина, 1984; Мазная, Белова, 1986; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990; Багдасарова, 1993; и др.). Многие виды являются обычными членами свиты ели, но *Chimaphila umbellata* и *Pyrola chlorantha* чаще произрастают в сосновых лесах (Hegi, 1927). Обычное обилие всех видов – sol.-sp. (Щербаков, 1964; Панарин, 1965; и др.).

Также они произрастают в зарослях кедрового стланика (Мазная, Белова, 1986), на болотах (Grevillius, Kirchner, 1923; Толмачёв, 1959; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990), по берегам водоёмов (Grevillius, Kirchner, 1923; Васильев, 1957; Багдасарова, 1990), на лугах (Васильев, 1957; Багдасарова, 1990), на вересковых пустошах (Křisa, 1972), по каменистым осыпям (Мазная, Белова, 1986), выходят в тундру (Скворцов, 1981; Чернов, 1959), в том числе горную и лесотундру (Чернов, 1959), в субальпийский и альпийский поясы гор (Юрцев, 1968; Вальтер, 1975; Багдасарова, 1990), в гольцы (Юрцев, 1968), в лесостепь (Чернов, 1959).

1.4. Морфологическое описание

По имеющимся в литературе данным (Andres, 1914; Grevillius, Kirchner, 1923; Camp, 1940; Salisbury, 1942; Schaede, 1948; Буш, 1952; Сладков, 1954; Терёхин, 1965, 1977; Křisa, 1972; Скворцов, 1981; Багдасарова с соавт., 1983; Чукавина, 1984; Багдасарова, 1990; Багдасарова, Вахрамеева, 1990; Багдасарова, 1993; и др.) и нашим собственным наблюдениям, морфологическая характеристика представителей семейства *Pyrolaceae* выглядит следующим образом.

Pyrolaceae – цветковые двудольные растения.

Корневая система составлена придаточными стеблеродными корнями. У одних видов корни ветвятся (до 3-го порядка у растений из рода *Chimaphila*, до 2-го порядка у большинства видов рода *Pyrola*), у *Orthilia secunda* корни обычно не ветвятся. Корни отходят от узлов подземных частей побегов. *Moneses uniflora* корней не имеет.

Побеги представлены двумя видами: почвенно-воздушными и воздушными. Почвенно-воздушные побеги – восходящие; воздушные в основании отходят под углом от материнского побега вверх, затем нарастают вертикально. Форма сечения стеблей – округлая, они тонкорребристые, иногда скрученные. После отмирания надземных частей почвенно-воздушных побегов подземные части их образуют длинное гипогеогенное симподиально нарастающее корневище.

Листья простые черешковые без прилистников, иногда почти сидячие (*Chimaphila umbellata*) кожистые голые; живут обычно 2–4 года. Форма листовой пластинки овальная, реже округлая (виды рода *Pyrola* и *Moneses uniflora*), обратноланцетная (*Chimaphila umbellata*) или яйцевидная (остальные виды рода *Chimaphila* и *Orthilia secunda*). По краю листья городчатые, цельнокрайние, остропильчатые. У некоторых растений (в ти-

пе у *Pyrola aphylla* Sm.¹, иногда у *P. picta* Sm., *P. dentata*, *P. uliginosa* Torr., *P. americana*, *P. asarifolia* Michx., *P. minor*, *P. subaphylla*, *P. chlorantha* и *Orthilia secunda*) листья могут быть редуцированы до чешуй (Andres, 1914; Camp, 1940; Schaede, 1948; Терехин, 1977).

Прицветники ланцетные, обычно длиннее цветоножек или равны им.

Цветки одиночные (в типе у *Moneses uniflora*, часто у *Chimaphila japonica*) или собраны в соцветие – равностороннюю (у грушанок) и однобокую (у *Orthilia secunda*) кисть, зонтиковидное соцветие (у зимолобок). Число цветков в соцветии от 2 до 15 и более. Цветки обоеполые, актиноморфные или слабо зигоморфные (*Pyrola rotundifolia* s. l.), обычно пятичленные, но А. П. Чукавина (1984) указывает на наличие и четырёхчленных цветков.

Околоцветник двойной. Чашечка обычно свободнолистная простая, у *Moneses* – спайнолистная. Чашелистиков (4)5. Венчик свободнолепестный, лишь у *Pyrola minor* лепестки срастаются основанием из (4)5 лепестков обычно белых, иногда розоватых (*P. rotundifolia* s. l., *P. minor*, *P. media*, *Chimaphila umbellata*) или желтовато-зеленоватых (*P. chlorantha*).

Андроцей из (8)10 свободных тычинок, сидящих попарно против лепестков. Пыльца у большинства видов в тетрадах, у *Orthilia secunda* одиночная (Сладков, 1954).

Гинецей синкарпный из (4)5 плодолистиков. Столбик прямой (*Orthilia secunda*, *Moneses uniflora*, виды рода *Chimaphila*, *Pyrola minor*) или отклонённый (большинство видов рода *Pyrola*). Рыльце с пятью лопастями или пятиугольное. Завязь верхняя, пятигнездная (иногда четырёхгнездная). В цветках *Moneses uniflora*, *Orthilia secunda* и виды рода *Chimaphila* имеется железистый десятизубчатый подпестичный диск.

Плод – сухая синкарпная локулицидная коробочка. Семена мелкие, желтоватые или светловато-коричневатые, многочисленные. Число семян в одной коробочке 135–7000 (Salisbury, 1942; Терехин, 1965, 1977; Багдасарова с соавт., 1984). Плодоношение начинается осенью в год цветения, семена остаются в коробочках до весны-лета следующего года.

Зародыш в семени *Orthilia secunda*, видов родов *Chimaphila* и *Pyrola* представлены стадией глобулярного проэмбрио с хорошо дифференцированной эмбриодермой; у зародыша *Moneses uniflora* количество клеток меньше, дифференциация эмбриодермы не выражена (Терехин, 1977).

Диплоидный набор хромосом 26 (*Moneses uniflora*, *Chimaphila umbellata*), 38 (*Orthilia secunda*), 92 (*Pyrola media*), 46 (остальные виды рода *Pyrola*) (Grevillus, Kirchner, 1923).

1.5. Характеристика жизненной формы

Представителей семейства *Pyrolaceae* редко приводят в качестве иллюстративного примера в классификациях жизненных форм растений. Как исключение можно указать систему, которую предложил Е. Warming

¹ Если принимать существование этого вида как самостоятельного таксона.

(1884). В этой системе все виды семейства включены в группу многолетних полициклических растений, обладающих значительной способностью к передвижению, которое осуществляется подземно. Далее семейство делится на две группы. Виды, подобные *Pyrola rotundifolia*, относятся к группе растений, передвигающихся посредством горизонтально растущих побегов с подземными ползучими частями и отвесными надземными; последние двух- и многолетние или дициклические и травянистые. *Moneses uniflora* относится к группе корнеотпрысковых растений, способных к перезимовке и размножающихся и передвигающихся посредством побегообразующих корней; вегетативное размножение осуществляется только корневыми почками, а сами побеги не ветвятся.

Положение видов семейства *Pyrolaceae* в остальных системах жизненных форм прямо не указано, но его достаточно точно можно определить в ряде классификаций. Приведём некоторые примеры.

По Г. Н. Высоцкому (1915), эти виды относятся к многолетним ползучим растениям с активным вегетативным размножением корневищным симподиальным или корнеотпрысковым.

В классификации Н. Gams (1918) их следует отнести к гетеротрофным укореняющимся организмам, живущим в разнородной среде, с органами переживания неблагоприятных условий в земле.

В системе В. Н. Сукачёва (1928) представители *Pyrolaceae* входят в группу сапрофитных или паразитных длиннокорневищных травянистых микотрофов с листьями брусничного типа.

По системе основных жизненных форм G. E. Du Rietz (1931) виды семейства – обильно ветвящиеся, но не подушковидные кустарнички – паразиты или хтонофиты. По системе форм роста это кустарнички-хтонофиты, ползущие посредством укореняющихся подземных побегов, или кустарнички-паразиты.

В системе жизненных форм С. Raunkiaer (1934) Грушанковые относятся к столонообразующим прото-гемикриптофитам, с почками возобновления в поверхностном слое почвы или покрытыми подстилкой, а надземные побеги лишены розеток в основании. В созданных на этой основе классификациях К. В. Станюковича (1949) они относятся к гемикриптофитам – подземным кустарничкам, а в характеристике М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1949) – к корневищным прото-гемикриптофитам.

В классификации Г. М. Зозулина (1959) место видов семейства Грушанковые среди рестаивных растений – многолетних видов, возобновляющихся от спящих почек или почек возобновления в случае уничтожения надземной части.

По системе жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962, 1964) часть видов семейства попадает в Отдел А (наземные и эпифитные древесные растения), часть – в Отдел В (наземные травянистые растения). Первые характеризуются как вегетативно подвижные кустарнички с полностью одревесневшими удлинёнными побегами, ортотропной надземной частью и

отмирающим главным корнем (виды рода *Chimaphila*, *Orthilia secunda*, некоторые виды рода *Pyrola*). Место *Moneses uniflora* в данной системе точно определить невозможно.

В системе А. П. Хохрякова (1975) Грушанковые расчленяются на такие же, как и в предыдущей классификации, две группы. Первая (большинство видов семейства) относится к деревянистым растениям со сменами осевых органов, которая идёт посредством возобновления через спящие почки. Вторая (*Moneses uniflora*) – к травянистым монофитам с сохраняющимся в течение всей жизни главным корнем и сменами надземных стеблей.

В системе О. В. Смирновой с соавторами (Ценопопуляции ... , 1976) все *Pyrolaceae* относятся к явнополицентрическим вегетативно подвижным растениям со специализированной полной ранней партикуляцией.

Определение жизненных форм конкретных видов, проводимое разными авторами для собственных исследований, в основном опирается на системы К. Раункиера (1934) и И. Г. Серебрякова (1962).

Chimaphila umbellata во многих флорах и определителях относится к полукустарничкам (Буш, 1952; Скворцов, 1981; Цвелёв, 2000б; и др.). А. П. Хохряков (1961) относит её к кустарничкам. По типу перезимовывания Н. В. Шилова (1960) относит её к розеточным хамефитам.

Orthilia secunda характеризуется как кустарничек (Хохряков, 1961), переходная форма между кустарничками и травами (Шилова, 1959, 1960; Катомина, 1996, 1997, 1999 и др.), полукустарничек (Scharfetter, 1953); Е. Г. Чернов (1959) относит её к гемикриптофитам и хамефитам.

Виды рода *Pyrola* большинство авторов относят к травам (Drude, 1897; Warming & Grabner, 1918; Лапшина, 1928; Буш, 1952; Скворцов, 1981; и др.). М. В. Сенянинова-Корчагина (1949) считает их переходной группой между травами и кустарничками. Е. Г. Чернов (1959) относит всех представителей рода *Pyrola* к хамефитам и гемикриптофитам; Т. В. Багдасарова с соавторами (1983) – к жёстколистно-вечнозелёным или факультативно-летнезелёным розеточным гемикриптофитам.

Н. Andres (1936) для *Pyrola oreodoxa* Н. Andres, *P. alba-reticulata* Hayata и *P. alba* Н. Andres отмечает кустарничковую и полукустарничковую формы роста.

А. П. Хохряков (1961) полагает, что *Pyrola rotundifolia* и *P. minor* – кустарнички, если они ветвятся до 2–3-го порядка, а если ветвятся меньше, то травы. *P. chlorantha* он относит к травам.

Moneses uniflora традиционно считается травой (Буш, 1952; Чернов, 1959; Хохряков, 1961; Скворцов, 1981; и др.), одновременно Е. Г. Чернов (1959) относит её к гемикриптофитам и хамефитам.

Исследования по эволюции жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* отсутствуют.

1.6. Практическое значение

Большинство видов семейства *Pyrolaceae* – лекарственные растения, широко применяющиеся в народной медицине, а *Chimaphila umbellata* была включена в фармакопеи Германии 1846 года и США 1937 года (Трубачёв, 1967), Британский фармацевтический кодекс (Багдасарова, 1993).

В народной медицине России *Chimaphila umbellata* применяется как слабительное, диуретическое (Бордзіловський, 1935; Основина-Ломовицкая, 1946; Землинский, 1958; Верещагин с соавт., 1959; Шретер, 1975), дезинфицирующее (Воллосович, 1965; Акопов, 1981) и ранозаживляющее (Крылов, Степанов, 1979). *Orthilia secunda* – как диуретическое (Шретер, 1975; Телятьев, 1976), ранозаживляющее, гемостатическое (Левчук, 1927). *Moneses uniflora* используют как диуретическое и гемостатическое (Мазная, Белова, 1986). *Pyrola chlorantha*, *P. media*, *P. minor* – как ранозаживляющее (Кадаев, 1963); *P. minor* и как гемостатическое (Левчук, 1927; Акопов, 1981); *P. incarnata* (DC.) Freyn – при заболеваниях мочеполовой системы (Мазная, Белова, 1986) и как ранозаживляющее (Вострикова, Востриков, 1974; Фруентов, 1974); *P. rotundifolia* – при заболеваниях мочеполовой системы (Тевс, 1964).

В Западной Европе *Moneses uniflora* используется при заболеваниях глаз (Кадаев, 1963); *Orthilia secunda* – как ранозаживляющее (Hegi, 1927). В Северной Америке *M. uniflora* применяется как рвотное (Кадаев, 1963). В тибетской медицине *Pyrola dahurica* (Andres) Kom., *P. incarnata*, *P. rotundifolia* – как жаропонижающее и при костном туберкулёзе (Блинова, Куваев, 1965); *P. incarnata* ещё и как ранозаживляющее (Мазная, Белова, 1986). В китайской медицине *P. incarnata* применяется как гемостатическое и противоядие; *P. media* – как отхаркивающее; *P. japonica* Klenze ex Alef. – как противоядие и диуретическое (Шретер, 1975). В монгольской медицине *P. rotundifolia* используется как диуретическое и гемостатическое (Мазная, Белова, 1986).

В гомеопатии *Chimaphila umbellata*, *Moneses uniflora*, *Pyrola rotundifolia* применяются при лечении заболеваний мочеполовой системы (Землинский, 1958; Верещагин с соавт., 1959; Шретер, 1975); *C. umbellata* – рака (Гаммерман, Семёнова, 1959).

Orthilia secunda и *Pyrola rotundifolia* являются суррогатом чая (Мазная, Белова, 1986). *P. rotundifolia* весной поедается дикими животными (Кучеров с соавт., 1976).

Лекарственные свойства Грушанковых обусловлены их химическим составом; они содержат следующие химические вещества:

- витамин С (Телятьев, 1976);
- высшие алифатические углеводороды: гентриаконтан, нонакозан (Racz, Furi, 1959);
- дубильные вещества (Барбарич с соавт., 1961; Первухин, 1963);

- иридоид монотропеин (Inouye, Arai, 1964; Inouye, Arai, Miyoshi, 1964; Inouye, Arai, Yaoi, 1964; Inouye, Arai, Yaoi, Ogawa, 1964; Furuya, 1965; Bobbitt et al., 1966; Barnett, Thomson, 1968);
- кумарин (Телятьев, 1976);
- η -метоксикоричная кислота (Inouye, 1956);
- стероиды: ситостерин (Racz, Furi, 1959), β -ситостерин (Bobbitt et al., 1964; Inouye, Arai, 1964; Furuya, 1965; Bobbitt et al., 1966);
- тритерпеноиды: β -амирин, тараксерол (Veitch, Welton, 1951), олеаноловая кислота (Inouye, 1958), урсуловая кислота (Veitch, Welton, 1951; Bobbitt et al., 1964; Bobbitt et al., 1966);
- фенолкарбоновые кислоты: η -кумаровая (Harborne, Williams, 1973), гентизиновая (Мазная, Белова, 1986);
- фенолы и их производные: арбутин (Prone, 1937; Drahtschmidt, Lechner, 1938; Гессен, 1961; Thieme, 1970; Walewska, 1971), гомоарбутин (Inouye, 1954; Inouye, 1956; Inouye, 1956; Inouye, Arai, Yaoi, 1964; Walewska, Thieme, 1969), изогомоарбутин (Гессен, 1961; Inouye, Arai, Yaoi, 1964; Thieme, 1970; Walewska, 1971), арбутиноподобные гликозиды, фенолгликозиды (Inouye, Arai, Yaoi, 1964), метиларбутин (Prone, 1937; Drahtschmidt, Lechner, 1938), гидрохинон (Prone, 1937; Drahtschmidt, Lechner, 1938; Гессен, 1961; Thieme, 1970; Walewska, 1971), η -метоксифенол, метиловый эфир η -метоксифенола (Мазная, Белова, 1986);
- флавоноиды: кверцетин (Inouye, 1958; Racz, Furi, 1959), кемпферол (Harborne, Williams, 1973; Минаева, 1978), дигидрокверцетин (Harborne, Williams, 1973), авикулярин, гиперин (Трубачёв, 1967; Трубачёв, Батюк, 1969);
- хиноны: химафилин (Prone, 1937; Inouye, 1956; Гессен, 1961; Inouye, Arai, Yaoi, 1964; Inouye, Arai, Miyoshi, 1964; Barnett, Thomson, 1968; Walewska, 1971; Harborne, Williams, 1973), пероледин (Inouye, Miura, 1952; Tomita et al., 1952; Inouye, 1958), ренифолин (Гессен, 1961; Inouye, Arai, Yaoi, 1964; Inouye, Arai, Miyoshi, 1964; Barnett, Thomson, 1968; Walewska, 1971; Harborne, Williams, 1973).

Как декоративные растения применяются или могут применяться *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia* (Kleiner, 1946; Мазная, Белова, 1986), *Moneses uniflora* (Багдасарова, Вахрамеева, 1990).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ, ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ПРИ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ОБЪЕКТОВ

2.1. Места сбора материала

Сравнительно-морфологический анализ традиционно проводят с использованием модельных видов. Модельные виды отобраны нами по двум критериям: характерное строение для данной жизненной формы и доступность мест произрастания для проведения сборов. По этим признакам выбраны *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *P. chlorantha* и *Moneses uniflora*.

Сборы полевого материала *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor* и *P. chlorantha* проведены во время экспедиций летом 2001 года, а также весной и летом 2002 года на территории особо охраняемой природной территории памятнике природы «Медведский бор» в Нолинском районе Кировской области.

Медведский бор – реликтовый сосновый массив на материковых дюнах площадью 6921,05 га, расположенный на II и III надпойменных террасах реки Вятки в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Савиных с соавт., 2002). В бору представлены все типы сосновых лесов подзоны южной тайги (от беломошных до сфагновых) с участием лесов неморального комплекса – сложных боров, чёрноольшанников, дубрав (Соловьёв, 1996; Савиных с соавт., 2003). Присутствуют и различные типы еловых лесов (Савиных с соавт., 2002).

Исследуемые виды собраны в различных типах сосняков (как естественного происхождения, так и в посадках), сложных ельниках и мелколиственных (образованных в основном осиной) перелесках.

Сборы *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor* и *Moneses uniflora* проведены в течение вегетационных периодов 2001–2003 годов в окрестностях города Кирова.

Город Киров расположен в центральной части Кировской области в подзоне южной тайги (Зубарева, 1995). Зональными типами растительности здесь являются ельник-зеленомошник (Корякина, 1960) и пихтово-еловый кисличник (Зубарева, 1995), занимающие повышенные водоразделы. Ниже по склону расположены ельники хвощовые, ельники папоротниковые и ельники приручьевые (Корякина, 1960). На надпойменных террасах характерны сосняки черничные и брусничные, на высоких дюнах – лишайниковые боры. Большую площадь занимают берёзовые леса (Зубарева, 1996).

Изучаемые виды собраны в ельниках зеленомошных, мёртвопокровных, разнотравных, сосняках зеленомошных и беломошных.

Материалы по *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia* и *P. minor* собирали также в 2001–2003 годах в окрестностях города Дзержинск Нижегородской области.

Город Дзержинск расположен в Балахнинской низине в междуречье Оки и Волги. Основной тип растительности в окрестностях города – сосновые леса, так называемые красные рамени на песчаных почвах. На вырубках и по болотам преобладает осиновое и берёзовое мелколесье; изредка встречаются широколиственно-еловые и широколиственно-елово-пихтовые леса с участием липы и дуба (Трубе, Шубин, 1968).

Изученные виды собраны в сосняках разнотравных, сосняках мёртвопокровных, сосново-еловых лесах и мелколиственных (осиновых и берёзовых) перелесках.

Сборы *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia* и *Moneses uniflora* проведены также в окрестностях города Сыктывкар (Республика Коми) в июне 2003 года около бывшей деревни Соколовка и в заказнике «Сыктывкарский».

Город Сыктывкар расположен в подзоне средней тайги на высоком берегу реки Сысола недалеко от впадения её в реку Вычегда. Зональным типом растительности являются чернично-зеленомошные ельники; на плоских водоразделах и в депрессиях встречаются долгомошные и сфагновые ельники. В долинах рек появляется примесь *Abies sibirica* Ledeb. (Мартыненко, 1999).

Исследуемые виды собраны в заболоченном зеленомошном ельнике и берёзово-еловом зеленомошном лесу.

Часть особей *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor* и *Moneses uniflora* собрана на территории флористического заказника «Сойвинский» (Республика Коми) в июле 2003 года. Он расположен в долине рек Сойва и Нижняя Омра в подзоне средней тайги на Тиманском кряже. Среди растительности здесь доминируют зеленомошные ельники, где в качестве примеси встречается лиственница, иногда образующая чистые насаждения (Мартыненко, 1999).

Изучаемые виды собраны на склонах в ельнике зеленомошном, в зеленомошном лиственничнике, на каменистых осыпях.

Сборы *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, и *P. minor* по флористическому заказнику «Большая Кедва» (Республика Коми), а также окрестностям города Сыктывкар любезно предоставлены Л. В. Тетерюк. Заказник «Большая Кедва» расположен вдоль реки Большая Кедва также в подзоне средней тайги на Тиманском кряже.

Для уточнения отдельных показателей и выявления вариантов строения полностью (несколько тысяч экземпляров) по всем видам семейства просмотрены материалы Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской Академии Наук (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO), Сыктывкарского государственного университета (SYKT) и гербарных коллекций Секции природы Кировского областного краеведческого музея и кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета.

2.2. Методы и методики исследования

При выяснении путей морфологической эволюции жизненных форм, модусов этих преобразований, а также определения облика предковых форм наряду с палеонтологическими методами применяется и сравнительно-морфологический. Он подразумевает изучение возрастных и сезонных изменений рассматриваемых растений.

Главное в этом методе – изучение побегообразования, вегетативного возобновления и размножения, хода большого жизненного цикла, возрастных изменений структур. В результате создаётся достаточно полная картина эволюции габитуса растения в онтогенезе (Серебряков, 1947а, б, 1948, 1949; 1952, 1954, 1959; Серебрякова, 1972, 1976; Гатцук, 1974б; и др.).

Основное внимание в работе уделено изучению особенностей побеговой структуры и способам побегообразования особей в разных возрастных состояниях, в разных фазах онтоморфогенеза.

Побегообразование изучали по методике И. Г. Серебрякова (1947а, б, 1948, 1949, 1952, 1954, 1964). Для этого в местах сборов регулярно в течение вегетационного периода (с начала мая по конец октября) собирали по несколько особей, иногда полностью изымая данную ценопопуляцию. Некоторые параметры наблюдали в природе без выкапывания всего растения.

Во время камеральной обработки описывали строение подземных и надземных частей, стадию, на которой происходит образование новых побегов, место их образования, строение цветоносного побега, возрастное состояние особи. Типичные побеги и особи схематично зарисовывали.

Исследование структуры побега с выделением структурно-функциональных зон для всех видов проводили по методике W. Troll (1964) с последующими дополнениями (Мусина, 1976, 1977; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 1998). Эти результаты с учётом наблюдавшихся отклонений от типичной структуры были оценены в сравнительном плане.

Соцветия анализировали с позиций W. Troll (1964) и последующих дополнений (Кузнецова, 1985, 1991, 1992). Особое внимание обращали на нетипичные формы соцветий.

В результате исследования выявлено, что и подземная, и надземная часть растения нарастает моноподиально в течение ряда лет. Граница элементарного побега в надземной части хорошо выражена: последние междоузлия элементарного побега укороченные, а первые – удлинённые. В подземной части в большинстве случаев границу обнаруживать не представляется возможным. Поэтому точно определить возраст побега, а следовательно, и абсолютный и относительный возраст особи не удавалось.

Периодизацию большого жизненного цикла проводили по методике Т. А. Работнова (1950, 1960) с учётом более поздних дополнений (Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции ..., 1976; Жукова, 1995). Схему типичного строения особи в данном возрастном состоянии конструировали на основе анализа всех изученных растений, находящихся в этом состоянии. Эти же схемы служили для определения фаз морфогенеза.

Тип вегетативного размножения, степень морфологической дезинтеграции оценивали, используя подходы Т. А. Работнова (1969), Е. Л. Нухимовского (1973, 1997), О. В. Смирновой с соавт. (Ценопопуляции ..., 1976).

Структуру побеговой системы анализировали с общих позиций модульной (метамерной) организации растений (Шафранова, 1980; Шафранова, Гатцук, 1994; Гатцук, 1994, 1995; Савиных, 2000а, б, 2002).

Развитие побеговой системы в целом охарактеризовано с позиций архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978) и моделей побегообразования (Серебрякова, 1977, 1981, 1987).

Выявление хода и основного направления эволюции структур, механизмов и модусов их преобразований основывалось на эволюционно-морфологическом методе (Северцов, 1935, 1939; Шмальгаузен, 1939; Тахтаджян, 1954, 1964, 1966; Серебрякова, 1983).

Так как ход онтоморфогенеза у грушанковых в силу его большой длительности трудно пронаблюдать на одном и том же месте у одного и того же растения, то сборы проводили в различных географических точках, при этом мы стремились собирать материал в сходных местах обитания. Краткие геоботанические описания проводились всегда; полные описания наиболее типичных мест сборов были произведены во время экспедиций в Медведский бор в июле 2001 года (Савиных с соавт., 2002) и в июле 2002 года.

Всего просмотрено у модельных видов по несколько десятков целых особей, включающих нередко до сотни побегов и занимающих площадь в 1–2 м²; и, учитывая гербарные образцы, несколько тысяч отдельных побегов и парциальных кустов по всем видам семейства.

Таким образом, для сравнительного морфологического исследования представителей данного семейства использованы онтоморфогенетические и сравнительно-морфологические методы.

Результаты исследования строения побеговых систем представителей семейства *Pyrolaceae* и этапы их онтоморфогенеза изложены в главе 3. Сравнение результатов, полученных по отдельным видам, дано в главе 4.

Все рисунки, приводимые в работе, выполнены в единых условных обозначениях (см. рис. 1); в большинстве рисунков, кроме особо оговоренных случаев, пазушные почки не обозначены.

2.3. Используемые термины и понятия

Одна из основных задач современной биоморфологии растений – выявление эволюционных взаимоотношений различных жизненных форм. Этапы преобразования любой сложной конструкции наиболее просто изучать, разложив предварительно исходную форму на составляющие её элементы (Корона, 1987).

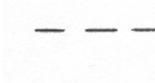
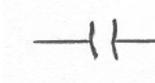
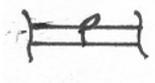
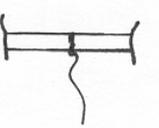
	растущий побег		лист срединной формации
	побег с отмершей верхушкой		лист низовой формации
	многолетняя часть побега (резид)		структура, переходная между листом срединной и низовой формации
	отмершая часть		соцветие этого года
	не прорисованная часть побеговой системы		соцветие прошлого года
	граница годичного прироста подземной части		одиночный цветок
	протосома и протосомная часть		уровень почвы
	почка		придаточный корень

Рис. 1. Условные обозначения, применяемы при описании строения растений семейства *Pyrolaceae*

Выделяемые элементы структуры различались в разные эпохи. Так, Теофраст (1951) выделял в качестве основных элементов тела растения корень, стебель и лист; И.-В. Гёте (1957) – корень и лист; в настоящее время принята «серебряная диада» корень-побег (Первухина, 1970).

При морфологическом анализе побеговой системы традиционно производится членение побега на стебель, лист и почку. Однако подобное деление, оправданное с точки зрения тесной связи морфологической структуры с её физиологическими функциями, существенно затрудняет собственно морфологический анализ (Корона, 1987). В связи с этим морфологами (Серебряков, 1952; Гатцук, 1970, 1974а, б, 1994; Gatzuk, 1975; Мазуренко, Хохряков, 1977; 1991; White, 1979, 1984; Шафранова, 1980, 1981; Барыкина, Гуленкова, 1983; Цвелёв, 2000а; Азова, 2003; и др.) предложены иные структурные единицы.

Эти единицы, как отмечала Т. В. Кузнецова (1995), должны отвечать следующим требованиям: во-первых, они должны быть легко находимыми и различимыми на растении; во-вторых, исследователь должен понимать, для чего выделяется каждая из них.

В настоящее время различные по форме и терминологии единицы деления побеговой системы всё чаще называют модулями (Антонова, Лагунова, 1999; Савиных, 2000а, б, 2002; Бобровская, 2001; Мазуренко, 2002; Байкова, 2003; и др.). Модуль (термин: Prévost, 1967) трактуется в широком и узком смысле слова. В узком смысле он представляет собой единицу структуры с детерминированным ростом благодаря формированию терминального соцветия или паренхиматизации апикальной меристемы. При широкой трактовке он совпадает с термином метамер *s. l.*, то есть понимается как повторяющийся элемент побеговой системы растения разного уровня.

Термин «модуль» представляется нам более удобным, чем термин «метамер», так как он не несёт в русском ботаническом обиходе дополнительной смысловой нагрузки, поэтому мы и используем его для обозначения любой повторяющейся единицы тела растения.

На данный момент существует несколько классификаций метамеров (модулей), отличающихся разной степенью детальности. Наиболее детализированной является система Л. Е. Гатцук (1994), включающая 12 структурно-функциональных единиц. Меньшее количество насчитывают классификации Н. Е. Бобровской (2001), Н. П. Савиных (2000а, б) – по два, Н. П. Савиных (2002), М. Т. Мазуренко (2002) – по три, Е. В. Байковой (2003) – четыре.

Мы вслед за Н. Н. Марфениным (1999) считаем, что модули должны быть разного ранга. Это позволит сравнивать гомологичные структуры в ходе онтогенеза одной особи и у разных жизненных форм растений. В качестве таких модулей наиболее часто принимают следующие:

– элементарный метамер (Барыкина, Гуленкова, 1983; Гатцук, 1994; Байкова, 2003) или метамер *s. str.* (Гатцук, 1974а) или элементарный модуль (Савиных, 2002);

– элементарный побег (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974а, 1994; Антонова, Азова, 1999; Байкова, 2003;) или единица морфогенеза – “l’unité de morphogenese” (Hallé et Martin, 1968; Hallé et Oldeman, 1970; Hallé, 1986; и др.);

– одноосный (моноподиальный) побег (Гатцук, 1974а, 1994) или модуль – “module”, “article” (Prévost, 1967; Hallé et Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978; Hallé, 1986; Байкова, 2003) или универсальный модуль (Савиных, 2000а, б, 2002).

В данной работе мы используем классификацию Н. П. Савиных (2002), включающую следующие модули:

– элементарный модуль – участок побега, включающий узел с листом и пазушной почкой и нижележащее междоузлие; при этом элементарный модуль структурно совпадает с элементарным метамером по терминологии Р. П. Барыкиной и М. А. Гуленковой (1983);

– универсальный модуль – одноосный побег, образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы;

– основной модуль – пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей.

Основной модуль растений в зрелом генеративном возрастном состоянии у большинства видов семейства Грушанковые представляет собой парциальный куст (терм.: Серебряков с соавт., 1954), степень ветвления которого отличается в зависимости от вида растения. При отсутствии ветвления в надземной части почвенно-воздушного побега основной модуль структурно может совпадать с универсальным.

Детализация строения элементарного модуля проведена по длине междоузлия метамера, по типу, степени видоизменения входящего в узел листа (лист срединной формации, чешуя или переходная между ними структура) и по производным пазушных почек.

Структура универсального модуля детализируется характеристикой слагающих его элементарных побегов (терм.: Грудзинская, 1960), то есть побегов, образующихся за один период видимого роста. В надземной части у видов семейства *Pyrolaceae* элементарный побег обычно является гетерогенным побегом (терм.: Мазуренко, Хохряков, 1977), то есть побегом с чередующимися укороченными и удлиненными приростами; ритмически он у всех видов семейства соответствует годичному побегу.

По взаимному расположению укороченных и удлиненных участков побеги подразделяются на розеточные, которые несут более трёх листьев срединной формации на метамерах с укороченными междоузлиями, и удлиненные – побеги с расставленными узлами, длина междоузлий которых превышает их ширину (по: Серебряков, 1952). По расположению укороченной части в пределах розеточных побегов различаем верхнерозеточные (с укороченной частью на терминальном конце побега), среднерозеточные (с укороченной частью в середине побега) и типичные полурозеточные (с укороченной частью в основании побега).

Дальнейшая детализация строения универсального модуля проводится по направлению нарастания и функциональной значимости составляющих его элементарных побегов.

По направлению нарастания в побеговых системах представителей семейства Грушанковые выделены следующие типы побегов (по: Серебряков, 1952):

– плагиотропный – побег, обладающий более или менее продольным геотропизмом; частными случаями его являются клиногеотропный (растущий наклонно вниз) и клиноапogeотропный (растущий наклонно вверх) побеги;

– ортотропный – побег, характеризующийся отрицательным геотропизмом.

Оба эти типа побегов изотропные, не меняющие направление нарастания в процессе своего развития; в противоположность им анизотропный побег в процессе развития меняет направление роста.

В зависимости от числа составляющих универсальный модуль элементарных побегов он может представлять собой побег различной цикличности. Основная часть монокарпических побегов у видов семейства *Rurolaceae* – олигоциклические, то есть их цикл развития от развёртывания почки до плодоношения и отмирания длится несколько лет. Наряду с ними встречаются как полициклические, то есть нарастающие в течение многих лет, так и моноциклические, всё развитие которых укладывается в один год.

Побеги могут быть вегетативными, стебли которых несут только листья и/или чешуи без генеративных органов; вегетативно-генеративными, стебли которых несут листья и/или чешуи, цветок или цветки, собранные в простое соцветие; и генеративными, несущими один или несколько цветков, собранных в простое соцветие.

Все побеги представителей семейства Грушанковые с полным циклом развития являются монокарпическими, то есть их малый жизненный цикл (терм.: Смелов, 1937) заканчивается образованием из апикальной меристемы цветка или соцветия. Соцветия всегда терминальные; обычно они простые, иногда – двойные.

Типичным соцветием является брактеозная кисть (терм.: Troll, 1964), в которой кроющие листья цветков представлены брактелями (прицветниками). Среди двойных соцветий отмечены фрондозные (терм.: Troll, 1964), в которых прицветники сходны по строению с листьями срединной формации.

Развитие монокарпического побега подчиняется определённой И. Г. Серебряковым (1959) ритмике: в ней выделены фазы почки, геофильного побега, вегетативного ассимилирующего побега и вегетативно-генеративного побега. В зависимости от вида растения и положения побега в побеговой системе некоторые фазы могут отсутствовать.

В строении монокарпического побега видов семейства, по аналогии с исследованиями монокарпических побегов типичных травянистых расте-

ний W. Troll (1964) Л. С. Мусиной (1976, 1977), И. В. Борисовой и Г. А. Поповой (1990) и Н. П. Савиных (1998), выделяются следующие структурно-функциональные зоны:

- нижняя зона торможения (терм.: Мусина, 1976, 1977) – базальный участок побега со спящими почками, служащий для вегетативного разрастания и запаса питательных веществ;
- зона возобновления – часть побега с почками возобновления;
- вегетативно-генеративная зона – часть побега, принимающая участие в образовании побегов ветвления и дополнения (терм.: Мазуренко, Хохряков, 1977).

Основной модуль детализируется описанием числа, расположения и типа слагающих комплекс побегов. Он формируется на базе универсального модуля, резид (терм.: Нухимовский, 1969а, б, 1997) которого входит в состав скелетной оси растения (терм.: Серебряков с соавт., 1954) – многолетней побеговой системы, составляющей основу жизненной формы. Основой скелетной оси большинства растений семейства является обычно гипогенное корневище (терм.: Серебряков, Серебрякова, 1965), формирующееся из подземных частей почвенно-воздушных побегов (в том числе и погружившихся в почву за время его надземного нарастания).

Каждый побег, давший боковое ответвление, понимается нами как материнский; а развившийся из пазушной почки – боковой. Для их характеристики применяются в основном функциональные определения побегов, предложенные М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977) для древесных растений:

- побег ветвления – любой побег, образовавшийся в результате бокового или верхушечного ветвления;
- побег дополнения – побег ветвления, развивающийся из спящей почки и выполняющий функцию обрастания скелетной оси кустарника или кустарничка;
- побег формирования – побег ветвления, развивающийся из спящей почки и служащий основой для формирования главной скелетной оси кустарника или кустарничка; отличается крупными размерами и усиленным ростом.

В некоторых случаях (на ранних этапах онтогенеза и в синфлоресценции) формируется силлептический побег (терм.: Spath, 1912) – побег ветвления, развивающийся из почки без периода покоя и одновременно с продолжающим рост материнским побегом.

Побеговая система растения создаётся по заложенной в генотипе программе, реализуемой достаточно автономно от экологических условий совокупной деятельностью меристем. При этом наследственно закреплённый тип формирования побеговой системы, определяемый, прежде всего, особенностями функционирования меристем и способами нарастания, получил название «модель побегообразования» (терм.: Серебрякова, 1979, 1981, 1987); а определяемый взаимным расположением модулей в пространстве – «архитектурная модель» (терм.: Hallé et Oldeman, 1970). Мы

применяем термин «модель побегообразования» для характеристики формирования наиболее значимого элемента побеговой системы грушанковых – почвенно-воздушного монокарпического побега, а термин «архитектурная модель» – для описания взаимного расположения основных модулей.

Кроме четырёх моделей побегообразования – двух моноподиальных (розеточной и длиннопобеговой) и двух симподиальных (полурозеточной и длиннопобеговой), – выделенных Т. И. Серебряковой (1977, 1981), мы поддерживаем и выделение ещё одной – симподиальной розеточной (Савиных, 2000а, б). Её основное отличие от других симподиальных моделей заключается в том, что у побега розеточная часть располагается не в основании, а в середине или на верхушке побега; кроме того, побеги возобновления развиваются из почек в пазухах чешуй, а не почек в пазухах листьев срединной формации.

Наряду с побеговой системой у видов семейства *Pyrolaceae* значительную роль в ходе и характере онтогенеза особи играет протосомная часть. Протосома (терм.: Терёхин, Никитичева, 1968) представляет собой особое образование – недифференцированное вегетативное тело, развивающееся из корневого полюса зародыша и выполняющее функцию поиска и освоения грибного симбионта, а иногда и вегетативного размножения.

У грушанковых протосома представлена ветвящимися нитевидными нематамерными элементами обычно толщиной около 0,5 мм. Нити нарастают как горизонтально, так и косовертикально вниз и вверх. На этих элементах эндогенно закладываются почки побегов.

По размерам подземной части (как побеговой, так и протосомной) и расстоянию между отдельными основными модулями виды семейства относятся к явнополицентрическим (терм. Ценопопуляции ... , 1976) растениям: они характеризуются наличием нескольких или многих хорошо различимых центров воздействия на среду. Отмирание отдельных междоузлий коммуникационных корневищ или участков протосомной части обеспечивает партикуляцию растений.

Т. А. Работнов (1969), выделив три типа партикуляции у многолетних травянистых растений, по сути, отождествил партикуляцию с вегетативным размножением. Мы вслед за Е. Л. Нухимовским (1997) под партикуляцией понимаем способ, создающий возможность вегетативного размножения или непосредственно его обеспечивающий, и, таким образом, партикуляция – процесс, а вегетативное размножение – результат этого процесса (Савиных, 2000а).

В своей работе мы принимаем трактовку партикуляции в широком смысле, а не только в узком, как продольное расчленение растения, преимущественно его подземных органов, на отдельные живые части – партикулы (по: Высоцкий, 1915); при этом партикуляция совпадает с сарментацией – вегетативным размножением отпрысками различного происхождения (по: Барыкина, 1999, 2000).

По времени в онтогенезе партикуляция бывает ранней, происходящей в прегенеративном периоде, нормальной, протекающей в генеративном периоде, и сенильной – распад стареющих особей. Если партикуляция происходит в результате механического отчленения от растения неспециализированных органов вегетативного размножения, то это травматическая партикуляция; специализированных – специализированная партикуляция (Работнов, 1969; Ценопопуляции ..., 1976).

Любое вегетативное размножение обеспечивается морфологической дезинтеграцией частей растения (партикуляцией). В результате её образуется клон, состоящий из дочерних особей – клонистов (терм.: Нухимовский, 1973). Этот термин представляется нам более удачным для характеристики растений из семейства Грушанковые, чем определение «партикула», так как характеризует не просто какую-то часть материнского растения, способную к самостоятельному существованию, но часть, входящую в состав клона.

Термин «рамета» (Harper, 1977), принятый в англоязычной литературе, описывает либо часть генеты (терм.: Harper, 1977), то есть особи семенного происхождения, либо отделившуюся от неё особь вегетативного происхождения. В первом случае рамета представляет собой не особь, а структурную единицу тела растения; во втором – сливается с термином «партикула» (= клонист в нашем случае).

Каждая особь, возникшая как семенным, так и вегетативным путём, обладает собственным онтогенезом. При этом различают полный и неполный онтогенез. Полный онтогенез – полная последовательность всех этапов развития одной или ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти (Жукова, 1983, 1995); в случае более раннего отмирания особи или её возникновения из вегетативной диаспоры её онтогенез будет неполным.

В зависимости от наличия и времени осуществления вегетативного размножения, его кратности, степени омоложения и длительности жизни партикулы Л. А. Жуковой выделено три (Жукова, 1983), а затем пять (Жукова, 1988, 1995 и др.) основных типов онтогенеза, подразделяющихся на более мелкие подтипы:

А-тип – вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения; отсутствует постгенеративный период;

Б-тип – как правило, полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период, возможна старческая партикуляция;

В-тип – онтогенез семенной особи несколько сокращён, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях; партикулы не омолаживаются, но живут достаточно долго и могут партикулировать;

Г-тип – онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни (в молодом или зрелом генеративном состоянии);

Д-тип – полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения; онтогенез семенной особи очень краток (до виргинильного или молодого генеративного состояния); возникшие клонисты глубоко омоложены.

Таким образом, полный онтогенез растения понимается нами как совокупность онтогенезов материнского растения и образовавшихся в результате партикуляции клонистов. Строение побеговой системы каждого из них мы описывали как в традиционных терминах, применяемых для характеристики побегов, так и исходя из представления о растении как о модульном объекте. При этом выделяли элементарный, универсальный и основной модули, а также оценивали модель побегообразования и архитектурную модель растения. Полученные по каждому виду данные сравнивали между собой и данными по строению растений близких таксонов. На основании анализа была предложена реконструкция предполагаемого облика предковой формы и хода её эволюционных преобразований.

ГЛАВА 3. БИОМОРФОЛОГИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PYROLACEAE*

3.1. Побегообразование и онтоморфогенез *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton

Chimaphila umbellata – длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек с верхнерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией. В сложении её побеговой системы наибольшее значение имеют два типа монокарпических побегов – почвенно-воздушные и воздушные.

Почвенно-воздушный монокарпический побег формируется из почек последних метамеров подземной части побега предыдущего порядка и состоит из подземной части, расположенной обычно в верхних слоях почвы, и надземной части.

Подземная часть почвенно-воздушного побега растения в зрелом генеративном возрастном состоянии образована несколькими *плагиотропными* годичными побегами – типичными, нарастающими более или менее параллельно поверхности почвы, *клиногеотропными*, нарастающими наклонно вниз, и *клиноапogeотропными*, нарастающими наклонно вверх. Все эти типы побегов могут встречаться у одной особи. Глубина погружения клиногеотропного побега часто значительна и достигает 20–30 см; заглубление верхушечной почки происходит обычно во второй половине лета.

Как типичный плагиотропный побег, так и его варианты составлены элементарными метамерами. Каждый из метамеров представлен узлом с видоизменённым листом в виде тонкой плёнчатой чешуи, пазушной почкой и нижележащим междоузлем. Обычная его длина 1–1,5 см, но есть как двухмиллиметровые, так и семисантиметровые междоузлия. Закономерности в распределении метамеров с междоузлиями разной длины не обнаружено: они могут чередоваться или быть одинаковыми на большей части побега. В целом междоузлия подземной части удлинённые.

На следующий год (иногда позже) после развёртывания побега из почки в узле каждого метамера образуются придаточные корни, ветвящиеся до третьего порядка. Они отсутствуют обычно на старых частях побегов и всегда – на корневищах. По-видимому, корни отмирают из-за недостатка питательных веществ вследствие большого удаления их от ассимилирующей поверхности или лизирования грибом.

Точное число годичных побегов (как и у остальных видов семейства) определить сложно из-за отсутствия ярко выраженных маркёров годичных приростов. Говорить о нескольких таких побегах позволяют большие размеры подземной части (нередко около 3 м) и большое число составляющих её метамеров, а также положение терминальной почки в конце вегетационного периода. Она может выходить на поверхность почвы (см. рис. 2, а 1),

располагаться параллельно поверхности (см. рис. 2, а 2) или углубляться в почву (см. рис. 2, а 3).

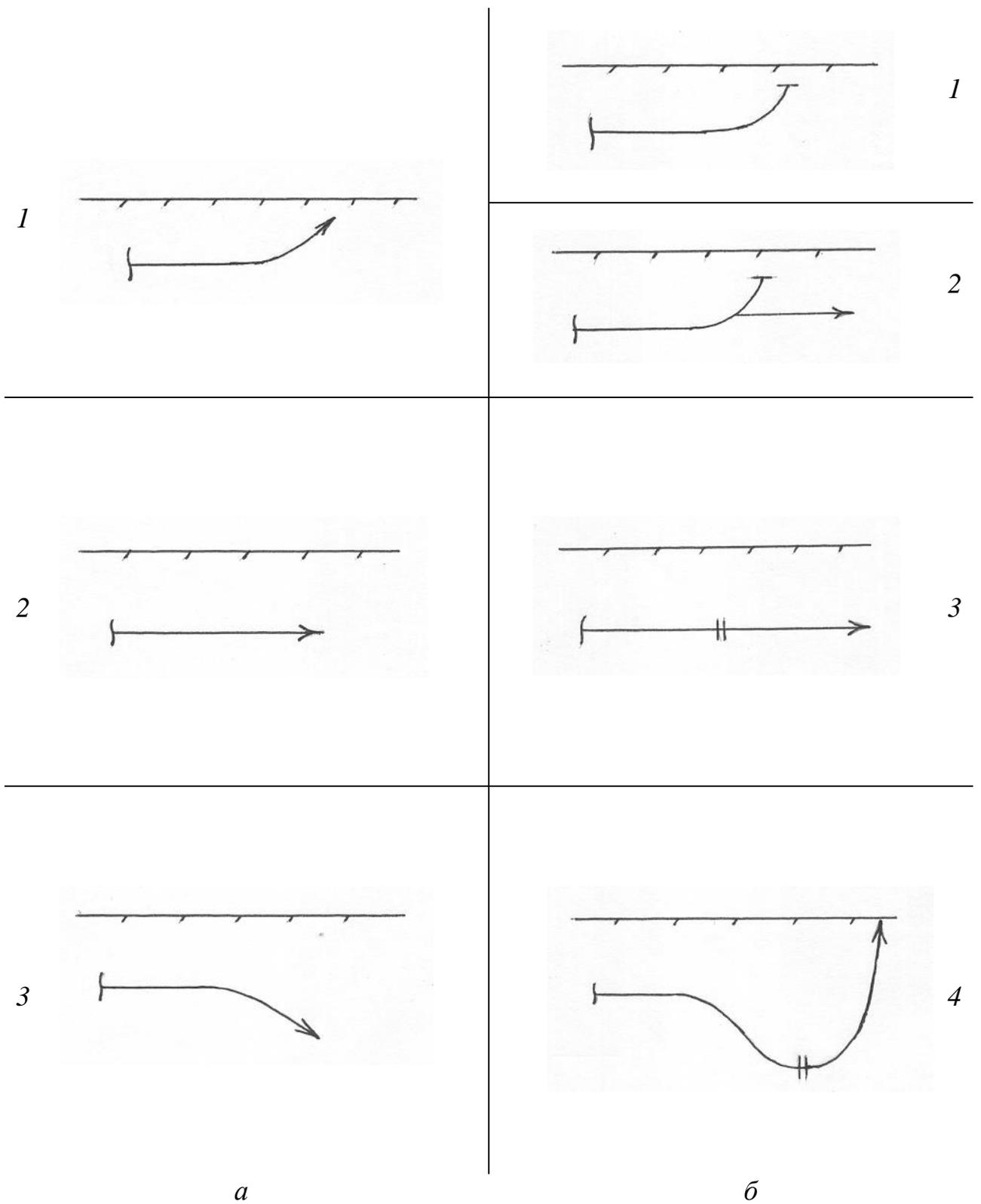


Рис. 2. Положение терминальной почки подземной части почвенно-воздушного побега *Chimaphila umbellata*. Условные обозначения: а – в конце вегетационного периода; б – дальнейшая судьба этого побега; остальные пояснения в тексте

Судьба побегов зависит от положения и состояния терминальной почки. В первом случае она обычно отмирает, нарастание побега прекращается (см. рис. 2, б 1); иногда часть его может войти в многолетнюю скелетную ось растения при любом варианте симподиального нарастания (см. рис. 2, б 2). Во втором случае побег продолжает нарастание параллельно поверхности почвы с образованием следующего годичного прироста подземной части (см. рис. 2, б 3). Только почка клиногеотропного побега продолжает нарастание с образованием клиноапогеотропного побега и выходом на поверхность почвы (см. рис. 2, б 4).

Таким образом, первая внепочечная фаза в развитии почвенно-воздушного побега – фаза геофильного побега, в пределах которой отчётливо выделяются три подфазы:

а) подфаза плагиотропного побега, которая продолжается в течение минимум 2–3 лет;

б) подфаза плагиотропно-клиногеотропного побега, продолжающаяся один вегетационный период;

в) подфаза клиноапогеотропного побега, также длящаяся в течение одного вегетационного периода.

В целом, вся фаза продолжается примерно в течение 4–5 лет.

Надземная часть почвенно-воздушного монокарпического побега состоит из нескольких вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов. Все они нарастают вертикально вверх, но затем часто лежат основанием.

В зависимости от условий обитания надземная часть состоит из различного числа верхнерозеточных побегов. Во влажных условиях во мху их больше, на почве, практически лишённой подстилки, меньше. Обычно надземная часть состоит из 4–5 таких приростов.

Вегетативный элементарный побег образован элементарными метамерами с удлинёнными и укороченными междуузлиями, по 3–5 каждого типа. Их расположение строго упорядочено: в основании побега располагаются метамеры с удлинёнными, а вслед за ними – с укороченными междуузлиями; вследствие этого побег является верхнерозеточным. Граница между метамерами с укороченными и удлинёнными междуузлиями служит маркёром годичного прироста.

Метамер удлинённой части верхнерозеточного побега образован узлом с пигментированной (бурой) чешуёй и нижележащим междуузлем длиной 1–1,5 см (см. рис. 3 а). Чешуя опадает обычно в тот же или на следующий год после развёртывания почки. Самый верхний метамер этой части годичного побега часто несёт в узле лист срединной формации (см. рис. 3 б).

Метамер укороченной части – узел с листом срединной формации длиной 3–4 см и пазушной почкой и нижележащее междуузлие длиной до 3–5 мм. Часто длина междуузлия настолько мала, что листья кажутся собранными в мутовки.

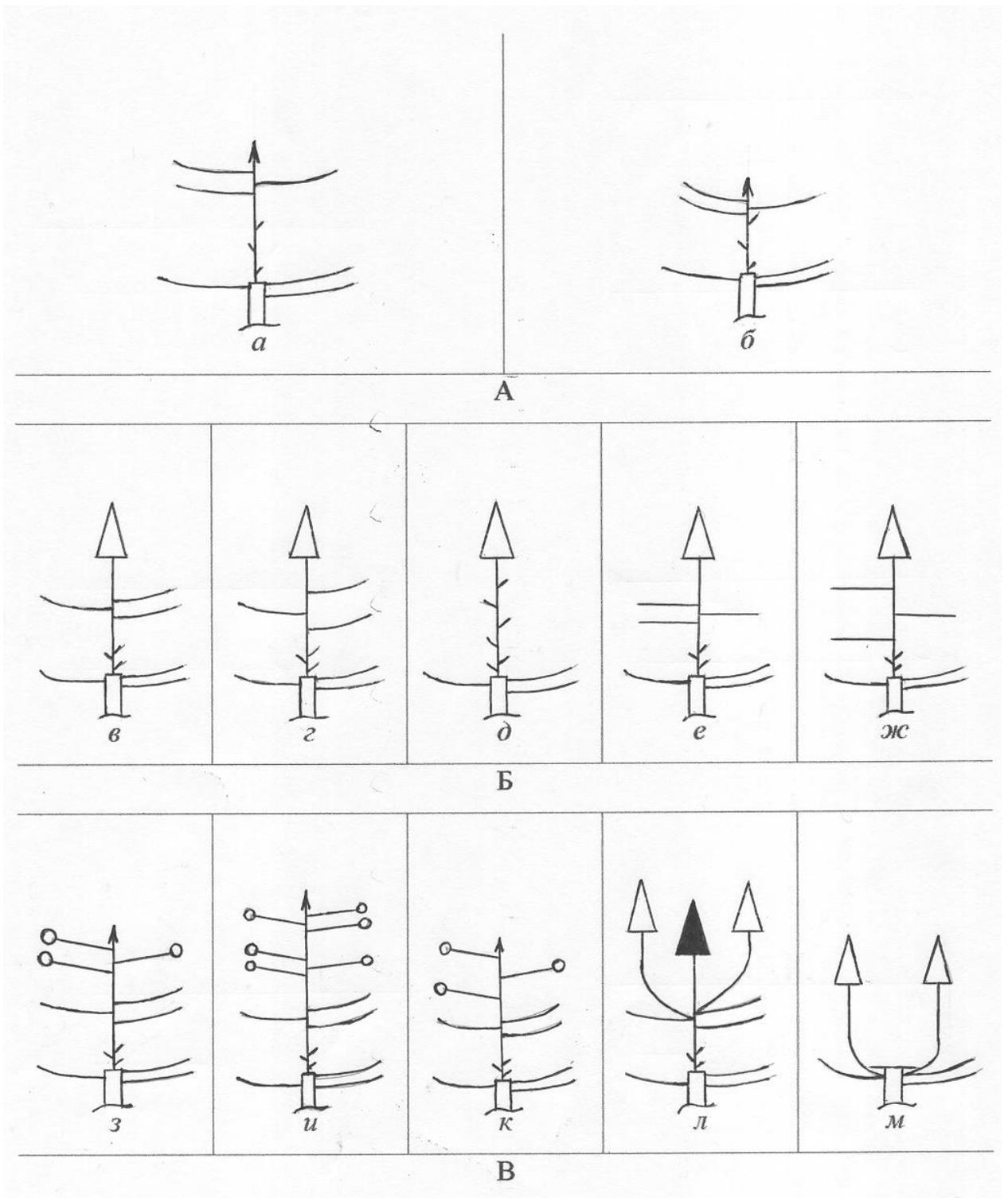


Рис. 3. Строение надземной части монокарпического побега *Chimaphila umbellata*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег; Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные пояснения в тексте

Вегетативно-генеративный элементарный побег состоит обычно из олиственной вегетативной части и соцветия. Вегетативная часть в целом по типу листьев повторяет строение вегетативного элементарного побега: в её основании расположены элементарные метамеры, несущие чешуи, вслед за ними – метамеры с листьями срединной формации. Но эти побеги отличаются от побегов вегетативной части по длине междоузлий. Обычно у большинства междоузлия укорочены; исключение – самый первый из несущих листья срединной формации метамеров (см. рис. 3 в). Длина этого междоузлия достигает 5 см.

От этой общей схемы выявлены следующие отклонения:

а) у всех метамеров, несущих листья срединной формации, междоузлия удлинённые (см. рис. 3 г);

б) у всех метамеров удлинённые междоузлия, но на побеге только чешуи (см. рис. 3 д);

в) у нижних метамеров междоузлия укороченные, несут чешуи; у верхних – укороченные или удлинённые, но они несут структуры, переходные между листьями и чешуями (см. рис. 3 е, ж): у них листовая пластинка меньших размеров, они слабо окрашены. От бурых чешуй вегетативных побегов они отличаются тем, что долго (более года) остаются на побеге и содержат хлорофилл.

Типичное соцветие *Chimaphila umbellata* – открытая малоцветковая брактеозная зонтиковидная кисть. Междоузлие метамера, несущего первый прицветник (основное междоузлие), всегда наиболее развито по сравнению с другими (до 10 см длиной). Остальные настолько укороченные (редко больше 1 мм), что расположение напоминает мутовчатое (см. рис. 3 з).

Часто в соцветии можно выделить два (иногда больше) «ярусов». Каждый из них повторяет строение описанного выше соцветия (см. рис. 3 и). В очень редких случаях все междоузлия метамеров, несущих прицветники, развиты примерно одинаково: около 1 см длиной. Соцветие в этом случае – типичная открытая брактеозная малоцветковая кисть (см. рис. 3, к).

Таким образом, в развитии почвенно-воздушного побега можно выделить следующие фазы:

а) фаза почки, в которой побег находится обычно 5–7 лет;

б) фаза геофильного побега длительностью 4–5 лет (с тремя подфазами);

в) фаза вегетативного ассимилирующего побега; она длится обычно 4–5 лет;

г) фаза вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

Длительность фазы вегетативно-генеративного побега у этого и у всех остальных описанных видов мы определяем как равную одному году, так как плодоношение, начавшееся осенью в год цветения, как уже указывалось, обычно продолжается и весной-летом следующего года.

По аналогии с монокарпическими побегами трав (Troll, 1964; Мусина, 1976, 1977; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 1998; и др.) в строении почвенно-воздушного побега средневозрастных растений *Chimaphila umbellata* мы выделяем следующие структурно-функциональные зоны:

а) нижняя зона торможения, в которую входят все плагиотропные, клиногеотропный и большая часть клиноапогеотропного побега; почки этой зоны практически никогда не трогаются в рост; основная её функция – вегетативное разрастание;

б) зона «возобновления» – последние метамеры подземной части побега; структурно и функционально она соответствует зоне возобновления трав: именно из почек этой зоны образуются подземные части новых почвенно-воздушных побегов; но по длительности периода покоя эти почки спящие; таким образом, боковые побеги в этой зоне структурно подобны монокарпическим побегам трав, а ритмологически они соответствуют побегам формирования кустарников (терм.: Мазуренко, Хохряков, 1977), что ещё раз подтверждает переходный характер жизненной формы этого растения;

в) вегетативно-генеративная зона, в которую входят все вегетативные и вегетативно-генеративный элементарные побеги.

Название «возобновление» взято в кавычки потому, что зона не совсем соответствует зоне возобновления травянистых растений.

Таким образом, почвенно-воздушный монокарпический побег *Chimaphila umbellata* в зрелом генеративном возрастном состоянии – полициклический гетерогенный анизотропный. По расположению укороченных и удлинённых междоузлий в целом побеге его можно назвать верхнерозеточным: в целом укороченной надземной части побега (включаяющей и соцветие) предшествует удлинённая подземная плагиотропная; при этом, однако, укороченная часть побега разделена на несколько участков метамерами с удлинёнными междоузлиями.

Воздушный монокарпический побег формируется из почек надземной части почвенно-воздушных побегов, а также воздушных побегов предыдущего порядка. Он состоит из нескольких вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов.

Воздушные побеги всегда образуются после цветения материнского побега и входят в состав парциального куста; большинство из них можно соотнести с побегами дополнения (терм.: Мазуренко, Хохряков, 1977). В целом, воздушный монокарпический побег повторяет строение надземной части почвенно-воздушного побега. Однако с увеличением порядка ветвления число вегетативных элементарных побегов в его составе уменьшается, а иногда они отсутствуют совсем.

Воздушные побеги обычно нарастают сначала под некоторым углом к материнскому почвенно-воздушному побегу, а затем – вертикально вверх. Полегают основанием только побеги, образовавшиеся из почек нижних метамеров надземной части. Ветвление их рассеянное – боковые побеги образуются из любых почек.

В своём развитии воздушный монокарпический побег проходит следующие фазы:

а) фазу почки, в которой побег находится от 1 до 5–7 лет, что зависит от места нахождения почки;

б) фазу вегетативного ассимилирующего побега; она длится от 1 до 4–5 лет, что зависит от порядка ветвления побега; в редких случаях эта фаза занимает часть вегетационного сезона;

в) фазу вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

Таким образом, воздушный монокарпический побег *Chimaphila umbellata* в зрелом генеративном возрастном состоянии – олигоциклический (иногда моноциклический) гетерогенный изотропный. В целом побег можно считать розеточным, учитывая при этом, что укороченная часть разделена на несколько сегментов метамерами с удлинёнными междоузлиями.

Воздушный побег отличается от почвенно-воздушного побега меньшей длительностью онтогенеза (малого жизненного цикла по: С. П. Смелов, 1937) из-за отсутствия подземной части и сокращения числа вегетативных элементарных побегов.

В побеговой системе растения всегда присутствуют и **побеги с неполным циклом развития**. Они различны по структуре, положению в пространстве и относительно поверхности почвы:

а) почвенные плагиотропные побеги, терминальная почка которых отмирает до выхода на поверхность почвы; их функция – вегетативное разрастание особи;

б) почвенно-воздушные анизотропные вегетативные побеги, терминальная почка которых отмирает до преобразования вегетативного апекса во флоральный; они выполняют ассимилирующую функцию и функцию вегетативного разрастания;

в) воздушные ортотропные (редко анизотропные) вегетативные побеги, терминальная почка которых также отмирает до преобразования вегетативного апекса во флоральный; эти побеги выполняют только ассимилирующую функцию.

Почвенно-воздушный побег ветвится обычно до 5–6-го порядка, образуя **парциальный куст**. Боковые побеги появляются на уровне одного или нескольких верхнерозеточных побегов одновременно, обычно на следующий год после цветения материнского побега. Нередки парциальные кусты, где тронулись в рост все почки одного из верхнерозеточных побегов. Обычно развёртываются почки или самого первого, или последнего из них; часто – и того и другого. Боковые побеги появляются только из почек, расположенных в пазухах листьев срединной формации.

Значительную роль в формировании облика надземной части растения играет генеративная сфера. Здесь иногда на следующий год после цветения из пазушных почек листьев вегетативно-генеративного или, реже, последнего вегетативного побега развиваются новые соцветия; это происходит в некоторых случаях и при отмирании апекса материнского побега

до цветения. Образующееся при этом соцветие можно рассматривать как двулетнюю закрытую двойную фрондозную зонтиковидную кисть (см. рис. 3 л, м).

Развивается такой парциальный куст в течение 25–30 лет, включая подземную и надземную стадии развития. В его состав кроме надземной части почвенно-воздушного побега входит также отдельные воздушные побеги и их системы. После цветения каждого побега начинается его отмирание с терминального конца, которое занимает несколько лет. Отмирание обычно останавливается у места отхождения самого верхнего бокового побега. Полное отмирание системы начинается с самого верхнего побега и продолжается в течение 10–20 лет. Общая длительность жизни парциального куста составляет 35–50 лет.

Подземная часть парциального куста (в том числе часто и погружившаяся в почву за время его роста) входит в состав скелетной оси растения.

Целостное растение представляет собой систему из подземной коммуникационной части (корневища, почвенные побеги и подземные части почвенно-воздушных побегов) и надземной части из парциальных кустов и отдельных вегетативных и монокарпических побегов. Число как парциальных кустов, так и отдельных побегов варьирует в широких пределах – от нескольких до нескольких десятков.

Модульная организация *Chimaphila umbellata*:

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером, строение которого различается в зависимости от положения в побеговой системе растения. Основные изменения затрагивают длину междоузлия, степень и тип видоизменения листа, производные пазушных почек:

а) метамеры подземной части побега с удлинёнными междоузлиями, которые несут чешую; пазушные почки могут формировать почвенно-воздушные побеги;

б) метамеры надземной части побега:

– с удлинёнными междоузлиями, несущими пигментированные чешуи, опадающие на следующий год после формирования побега; пазушные почки не реализуются;

– с удлинёнными междоузлиями, несущими зелёные чешуи, часто несколько лет сохраняющиеся на побеге; пазушные почки образуют воздушные моноциклические монокарпические побеги;

– с удлинёнными междоузлиями, несущими переходные по форме и размерам структуры между листом срединной и нижней формации; пазушные почки формируют моноциклические монокарпические побеги;

– с удлинёнными междоузлиями, несущими листья срединной формации; пазушные почки образуют воздушные побеги различной цикличности;

– с укороченными междоузлиями, несущими листья срединной формации; пазушные почки формируют воздушные побеги.

Б. Универсальный модуль представлен одноосным побегом; его строение различается в зависимости от положения модуля в побеговой системе:

- а) монокарпические побеги (почвенно-воздушные и воздушные);
- б) побеги с неполным циклом развития (плагиотропные почвенные, анизотропные почвенно-воздушные и ортотропные воздушные).

В. Основной модуль – парциальный куст, сформировавшийся на основе универсального модуля.

Наибольшее значение в сложении побеговой системы имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

Модель побегообразования как способ формирования и тип почвенно-воздушных побегов мы определяем как симподиальную (побеговая система формируется в результате перевершинивания и представляет собой симподий, состоящий из многолетних частей почвенно-воздушных побегов) розеточную (терм.: Савиных, 2000а), конкретизируя её как верхнерозеточную (укороченной части предшествует плагиотропная удлинённая), у которой укороченная часть разделена на несколько участков метамерами с удлинёнными междоузлиями.

Наиболее близкой **архитектурной моделью**, понимаемой как способ взаимного расположения основных модулей, считаем модель Leeuwenberg, выделенную F. Hallé et R. A. A. Oldeman (1970) для тропических растений: вся побеговая система растения формируется в результате акросимподиального нарастания монокарпического (с терминальным соцветием) почвенно-воздушного побега (являющегося базой основного модуля); в результате ветвления каждый побег образует несколько новых побегов.

Онторморфогенез. В развитии особей *Chimaphila umbellata* выделяются несколько основных фаз:

- а) протосомы (p);
- б) протосомно-побегового растения (j, im, v, g_1);
- в) протосомно-корневищного растения (g_1, g_2);
- г) корневищного растения (g_2, g_3, ss, s).

В каждой фазе онторморфогенеза возможно образование клона. Наиболее часто партикулируют протосомно-побеговые растения, и дальнейшее развитие растений происходит обычно в виде клонистов.

I. Фаза протосомы начинается с момента прорастания семени и продолжается до начала внепочечной фазы развития первого почвенно-воздушного побега (в том числе и с неполным циклом развития).

Описание этой фазы развития растения дано по литературным данным (Lück, 1940, 1941; Lihnell, 1942; Harley, 1959; Терёхин, 1977) и по результатам собственных наблюдений за растениями во второй и третьей фазах онторморфогенеза.

Для прорастания семян требуются пониженные температуры в течение трёх месяцев, а затем температура должна находиться в пределах 8–20°C (Багдасарова, 1993). После прорастания происходит заражение про-

тосомы микоризным грибом, который внедряется в ткани, расположенные ниже морфогенетически активной верхушечной зоны проростка.

В природных условиях протосома развивается в течение 2 лет (Lück, 1941). На этой стадии происходит первичное освоение пространства, когда формируется разветвлённый субстрат из неметамерных нитевидных элементов для последующего внедрения симбионтного гриба. Толщина этих нитей около 0,5 мм, а общая площадь, занимаемая всей протосомой, составляет несколько десятков квадратных сантиметров.

При отсутствии гриба развитие особи приостанавливается и растение вступает в стадию ожидания, вслед за которой может последовать отмирание протосомы из-за истощения, что, видимо, случается с большинством протосом в природе.

Уже в этой фазе развития особи возможна партикуляция, которая вызывается, вероятно, внешними причинами, и по своему характеру является травматической (механической) полной ранней неспециализированной. В результате образуется клон из дочерних особей – частей протосомы.

Таким образом, в первой фазе онтоморфогенеза растение представлено протосомой, основные функции которой – поисковая и трофическая; побеговая система отсутствует. Эта фаза соответствует самому начальному этапу прегенеративного периода.

II. Фаза протосомно-побегового растения. Термин «протосомно-побеговое растение» мы предлагаем для характеристики особи, которая обладает хорошо развитой протосомной частью и хотя бы одним почвенно-воздушным побегом (в том числе с неполным циклом развития). Фаза начинается с момента пробуждения адвентивной почки на протосоме и длится до образования корневища из резидов почвенно-воздушных побегов.

Протосома продолжает выполнять трофическую роль, являясь субстратом для внедрения симбионтного гриба. Однако постепенно гриб начинает внедряться в придаточные корни побегов, и трофическая роль протосомы уменьшается.

Самые молодые из найденных протосомных растений имеют один не ветвящийся в надземной части почвенно-воздушный побег с остатками протосомы в подземной части (см. рис. 4, а, б). Такие особи найдены на нарушенных субстратах: на грядках, оставшихся после посадки сосен, и вдоль дорожек в лесопарке. Они всегда произрастают группами из нескольких растений, находящихся на расстоянии более метра друг от друга.

Первый почвенно-воздушный побег отходит от протосомной части, нарастая практически вертикально вверх. Своё развитие он начинает с формирования адвентивной почки. Длина подземной части обычно 1–2 см; она составлена элементарными метамерами, представляющими собой узел с чешуёй, пазушной почкой и удлинённым междоузлием. Длина междоузлия обычно 4–7 мм. Придаточный корень не образуется. Размер подземной части побега позволяет предположить, что она развивается в течение части вегетационного периода.

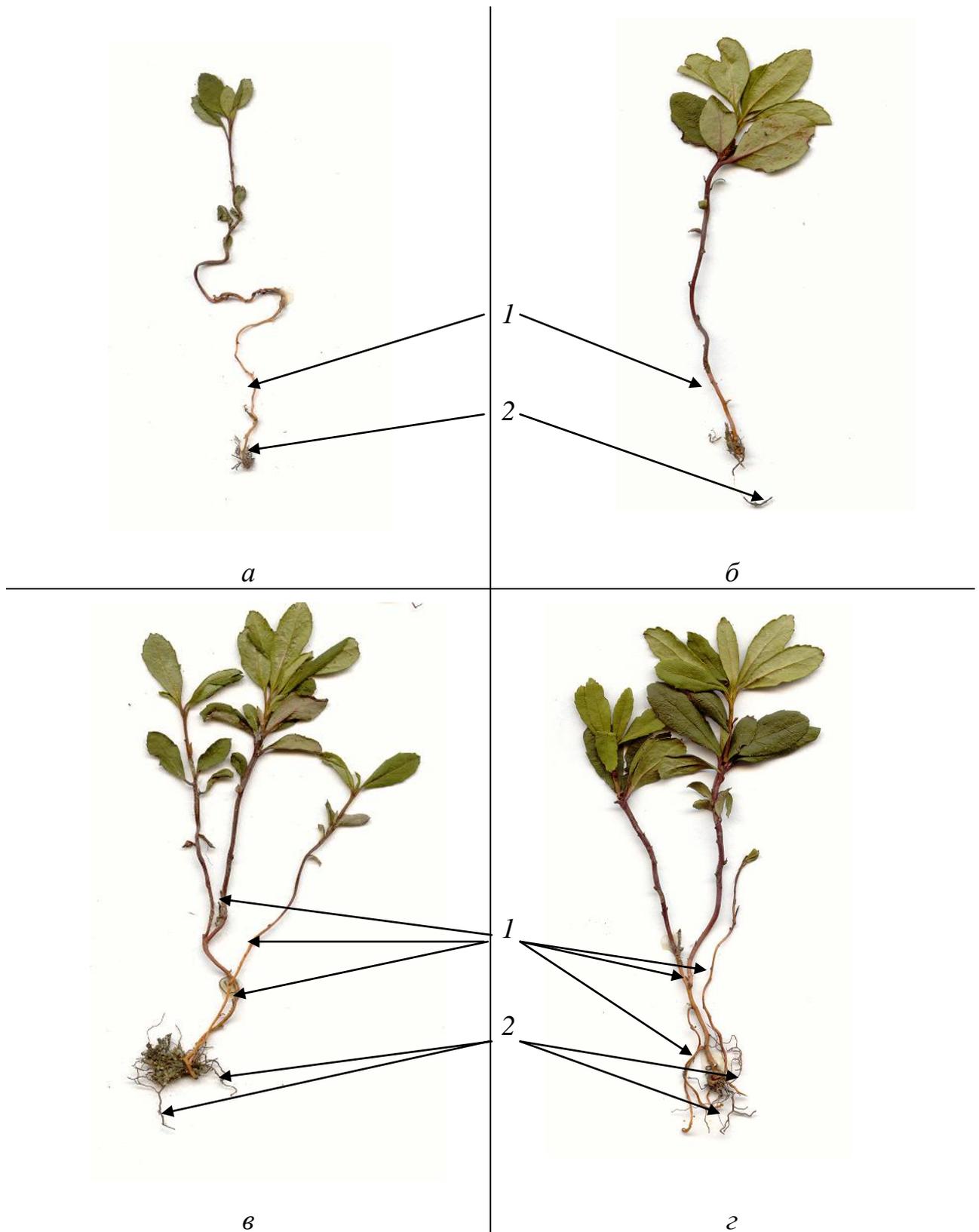


Рис. 4. Строение побегов *Chimaphila umbellata* в начале фазы протосомно-побегового растения (масштаб 1:2). Условные обозначения: 1 – побеги; 2 – нити протосомы; остальные пояснения в тексте

В надземной части почвенно-воздушный побег состоит из 2–3 вегетативных элементарных побегов. Каждый из них образован несколькими элементарными метамерами с удлинёнными междоузлиями (длина около 5 мм), располагающимися в основании побега, и нескольких метамеров с укороченными междоузлиями (длина 2–3 мм), следующими за ними. Граница между метамерами с укороченными и удлинёнными междоузлиями служит маркёром годичного прироста.

Метамеры удлинённой части вегетативного элементарного побега несут в узле чешую; метамеры укороченной – лист срединной формации. Листья первого вегетативного побега обычно редуцированы; их длина не превышает 1 см. Часто все междоузлия этого побега удлинённые и листья расставлены по побегу. В узле каждого метамера также всегда присутствует пазушная почка.

Таким образом, самый первый почвенно-воздушный побег – это гетерогенный изотропный вегетативный побег, который нарастает в течение 2–3 лет.

Подобные растения мы рассматриваем как ювенильные.

На следующий год после заложения почек в подземной части некоторые из них развиваются в боковые побеги (обычно 1–2), в целом повторяющие строение материнского (см. рис. 4 в). Остальные почки переходят в разряд спящих; они реализуются обычно после отмирания апикальной меристемы материнского побега, также формируя боковые почвенно-воздушные побеги (см. рис. 4 г). Почки надземной части обычно не реализуются.

Кроме почвенно-воздушных вегетативных побегов в побеговой системе иногда встречаются такие, развитие терминальной почки которых прекратилось до выхода её на поверхность почвы. Пазушные почки этих побегов также обычно трогаются в рост на следующий год после заложения, а сам исходный побег входит в состав скелетной оси.

На одной и той же нити протосомы может образоваться несколько побегов. Они формируются не одновременно; при этом, чем позже относительно начала развития первого почвенно-воздушного побега они начали развиваться, тем большие размеры и цикличность для них характерны. Эти побеги активнее ветвятся, но их пазушные почки трогаются в рост через несколько лет после заложения (то есть оказываются спящими), а боковые побеги отличаются большим развитием подземной части и её горизонтальным нарастанием (см. рис. 5).

Интересно отметить, что чем более развита подземная часть почвенно-воздушных побегов, чем активнее они ветвятся, тем меньше протосомно-побеговых растений можно найти в одном и том же месте.

Подобные почвенно-воздушные побеги состоят обычно из одного плагиотропного годичного побега с клиноапогеотропной терминальной частью, нескольких (до 5–6) вегетативных и (иногда) одного вегетативно-генеративного элементарных побегов.

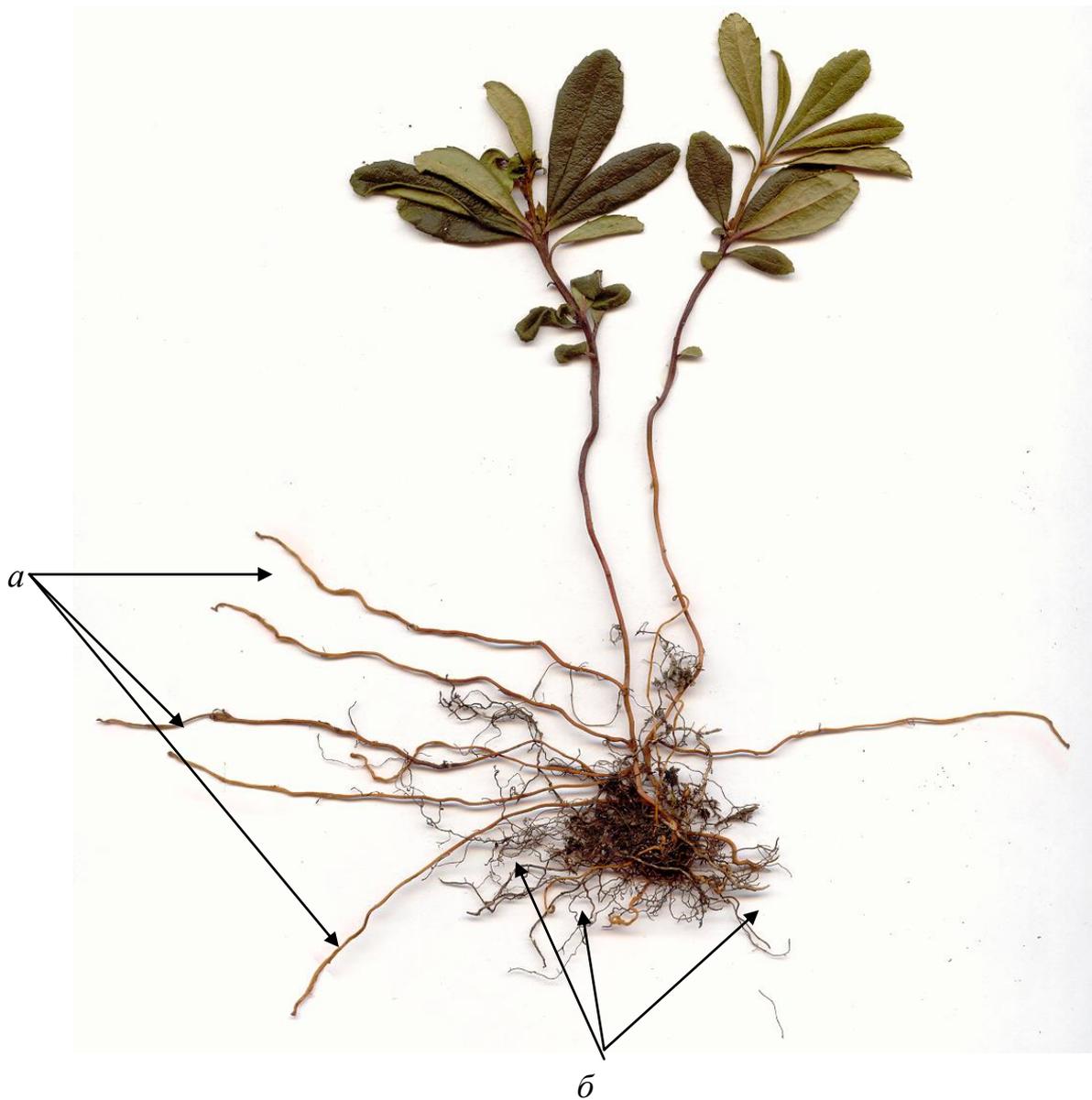


Рис. 5. Строение почвенно-воздушных побегов *Chimaphila umbellata* в фазе протосомно-побегового растения (масштаб 1:2). Условные обозначения: *a* – новые почвенные побеги; *б* – нити протосомы; остальные пояснения в тексте

В некоторых случаях плагиотропный годичный побег заканчивается клиногеотропной частью, а в состав следующего за ним вегетативного элементарного побега входит базальная клиноапогеотропная часть. В узле метамеров подземной части через год или несколько после формирования годичного побега появляется придаточный корень.

Таким образом, эти почвенно-воздушные побеги по строению и фазам развития приближаются к почвенно-воздушным монокарпическим побегам зрелых генеративных растений. При этом они отличаются от них меньшей длительностью развития подземной части и, соответственно, меньшими её размерами. Кроме того, цветущие побеги у протосомно-побеговых растений встречаются редко.

Таким образом, всё растение можно рассматривать как виргинильное или (редко) – молодое генеративное.

Подобные почвенно-воздушные побеги нередко ветвятся в надземной части до второго порядка с образованием воздушных побегов из спящих пазушных почек листьев как срединной, так и нижней формации. Боковые побеги появляются после цветения материнского побега или отмирания его апикальной меристемы (см. рис. 6).

Воздушные побеги состоят из нескольких (редко больше 2–3) вегетативных элементарных побегов. Все воздушные побеги – гетерогенные изотропные вегетативные.

В результате ветвления в надземной части формируется парциальный куст. Он развивается в течение 8–12 лет, а затем постепенно отмирает. Подземная часть материнского побега при этом входит в состав корневища.

Растения в этой фазе способны к партикуляции, при этом обычно разрушаются нити протосомной части. Партикуляция полная ранняя специализированная. Она может быть вызвана или внешними причинами (при этом она травматическая), или внутренними – воздействием формирующихся почвенно-воздушных побегов.

Таким образом, во второй фазе онтоморфогенеза растения *Chimaphila umbellata* состоят из протосомной части и побеговой системы, представленной отдельными почвенными, почвенно-воздушными и воздушными вегетативными побегами, а также немногими парциальными кустами. Растения находятся в прегенеративном (обычно) или (реже) в генеративном периоде; в последнем случае – в молодом генеративном возрастном состоянии.

III. Фаза протосомно-корневищного растения. Термин «протосомно-корневищное растение» мы предлагаем для описания особей, обладающих более или менее развитой протосомной частью и побеговой системой, в которую обязательно входит корневище.

Эта фаза начинается с образования первого корневища и продолжается до полного отмирания протосомной части. Корневище формируется из резидов почвенно-воздушных побегов, входящих в состав скелетной оси растения.

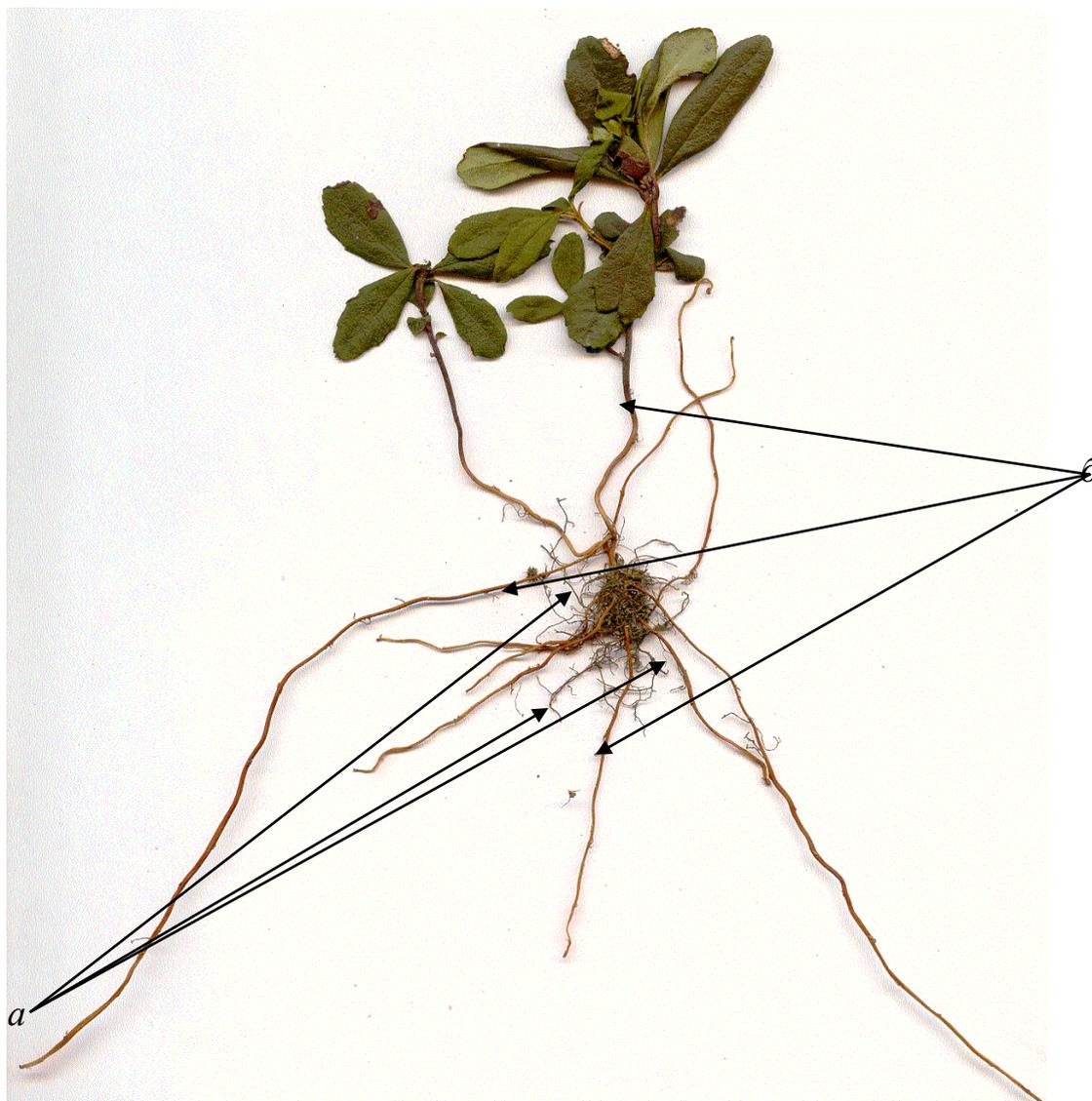


Рис. 6. Начало развития парциального куста *Chimaphila umbellata* в фазе протосомно-побегового растения (масштаб 1:2). Условные обозначения: *а* – новые почвенные побеги; *б* – нити протосомы; остальные объяснения в тексте

Трофическая роль протосомной части в этой фазе совсем незначительна. Роль субстрата для прикрепления симбионтного гриба играют придаточные корни почвенных и почвенно-воздушных побегов.

По строению отдельных побегов, парциальных кустов, побеговой системы в целом и фазам развития побегов эти растения соответствуют растениям, описанным в разделе по побегообразованию особей.

Побеговая система, начавшая ветвиться на предыдущей стадии онтоморфогенеза, приобретает вид сильно разветвлённой структуры. Нарастание её осей в основном центростремительное, радиальное.

Наиболее часто после партикуляции на предыдущем этапе клонисты развиваются независимо и примерно одновременно переходят в третью фазу онтоморфогенеза. Однако конкуренция между клонистами, начавшаяся ещё во второй фазе, здесь усиливается, и обычно протосомно-корневищные растения с хорошо развитым корневищем произрастают поодиночке.

На этом этапе развития растения также способны к партикуляции; при этом разрушается наиболее старая часть побеговой системы, отходящая от остатков протосомы. После партикуляции остатки протосомной части и самых первых побегов быстро отмирают.

Таким образом, в третьей фазе онтоморфогенеза растения состоят из протосомной части и побеговой системы, играющей доминирующую роль. Роль протосомной части минимальна. Растения находятся в генеративном периоде; наиболее часто – в молодом генеративном возрастном состоянии.

IV. Фаза корневищного растения начинается с момента полного отмирания протосомной части и заканчивается смертью последнего из клонистов. Наиболее часто *Chimaphila umbellata* при этом растут в виде клона. Особи в этой фазе находятся в генеративном и постгенеративном периодах развития.

Строение побегов, парциальных кустов и целых зрелых генеративных особей описано в разделе, посвящённом побегообразованию *Chimaphila umbellata*.

По мере старения особи ветвление постепенно прекращается. Дольше оно продолжается в подземной части растения. Целостное растение по-прежнему состоит из двух частей – подземной (системы корневищ, почвенных и подземных частей почвенно-воздушных побегов) и надземной (отдельных почвенно-воздушных побегов, в том числе с неполным циклом развития, и немногих парциальных кустов).

Растения в старом генеративном возрастном состоянии часто встречаются на расстоянии нескольких метров друг от друга. При этом они сближены более старой подземной частью, в то время как сохраняющие надземные побеги более молодые части побеговой системы находятся на наибольшем расстоянии друг от друга.

Иногда у позднегенеративных и особенно отмирающих растений происходит активация почек в пазухах чешуй корневища. Новые почвенно-воздушные побеги по своему строению соответствуют подобным побе-

гам растений, находящимся в более ранних возрастных состояниях. После развёртывания из почки этот побег быстро отделяется от материнского растения. При этом образуется клон, где в центре располагается молодая особь (обычно одна), а на периферии – старые.

Таким образом, в последней фазе онтоморфогенеза растение состоит из одной побеговой системы, протосомная часть отсутствует. Трофические и поисковые функции выполняет побеговая система. Растения находятся в генеративном и постгенеративном периодах развития.

В целом, онтогенез растения можно отнести к Д-типу (терм.: Жукова, 1995) – онтогенез семенной особи краток (максимум до молодого генеративного возрастного состояния), полный онтогенез осуществляется в ряду особей вегетативного происхождения. Учитывая глубокое омоложение особей, особенно происходящее в последней фазе онтоморфогенеза, можно предположить, что *Chimaphila umbellata* потенциально бессмертна. Это подтверждается многолетними наблюдениями за растениями на границе ареала – в Сыктывдинском районе Республики Коми (по устному сообщению Л. В. Тетерюк).

3.2. Побегообразование и онтоморфогенез *Orthilia secunda* (L.)

House

Orthilia secunda – длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек со среднерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией. Наибольшее значение в её побеговой системе имеют почвенно-воздушные и воздушные монокарпические побеги.

Почвенно-воздушный монокарпический побег развивается из почек последних метамеров подземной части предыдущего почвенно-воздушного побега (в том числе и с неполным циклом развития).

Подземная часть почвенно-воздушного побега у зрелых генеративных растений состоит обычно из 1–2 плагиотропных годичных побегов. Последний из них часто заканчивается клиноапогеотропной частью. Иногда плагиотропный годичный побег оканчивается клиногеотропной частью, погружающейся примерно на 20 см в почву, а клиноапогеотропная часть входит в состав следующего за ним элементарного побега. Верхушечная почка заглубляется во второй половине лета.

Плагиотропные годичные побеги подземной части составлены элементарными метамерами. Каждый из метамеров – узел с видоизменённым листом в виде тонкой плёнчатой чешуи, пазушной почкой и нижележащее междоузлие. Размер междоузлия различен в пределах одного и того же побега: обычная его длина – 1,5–2,5 см, но встречаются междоузлия длиной от 0,2 до 6,2 см. Закономерности в распределении удлинённых и укороченных метамеров в подземной части у *Orthilia secunda*, как и у *Chimaphila umbellata*, не обнаружено.

На следующий год, но нередко и позже, после формирования побега в узле каждого метамера образуются придаточные корни, обычно не вет-

вящиеся. Они отсутствуют на старых частях побегов и на резидях корневищ.

Положение терминальной почки в конце вегетации относительно поверхности почвы и дальнейшая судьба побега аналогичны описанному для *Chimaphila umbellata*.

Таким образом, первая внепочечная фаза развития почвенно-воздушного монокарпического побега – это фаза геофильного побега, в пределах которой выделяются следующие подфазы:

а) подфаза плагиотропно-клиногеотропного побега, которая продолжается один вегетационный период;

б) подфаза клиноапогеотропного побега, также длящаяся в течение одного вегетационного периода.

Иногда две эти подфазы предваряются подфазой плагиотропного побега или она замещает подфазу плагиотропно-клиногеотропного побега. Длится эта подфаза, по-видимому, также один вегетационный период. В целом, фаза геофильного побега продолжается обычно два (редко три) года.

Надземная часть образована несколькими вегетативными и одним вегетативно-генеративным элементарными побегами. Они нарастают вертикально вверх, но вегетативные часто полегают основанием.

В разных местообитаниях число вегетативных побегов различно, но наиболее часто надземная часть почвенно-воздушного побега состоит из 2–3 таких вегетативных элементарных побегов.

Вегетативный элементарный побег состоит из элементарных метамеров с удлинёнными и укороченными междуузлиями, обычно по 4–5 каждого типа. В основании побега располагаются метамеры с удлинёнными междуузлиями, вслед за ними – с укороченными. Как и у *Chimaphila umbellata* вегетативный элементарный побег является верхнерозеточным.

Метамер удлинённой части вегетативного побега представлен узлом с зелёной более года сохраняющейся на побеге ланцетной чешуёй обычной длиной 5 мм, пазушной почкой и нижележащим междуузлем длиной около 1 см. Самый верхний удлинённый метамер часто несёт в узле лист срединной формации (см. рис. 7 а).

Метамер укороченной части вегетативного побега – это узел с черешковым листом срединной формации длиной 4–6 см и пазушной почкой и нижележащее междуузлие длиной 3–4 мм. Иногда междуузлия несущих листья срединной формации метамеров могут быть настолько развитыми, что листья кажутся расставленными по побегу (см. рис. 7 б). Листья первого вегетативного побега часто имеют редуцированные до 1–1,5 см листовые пластинки.

Вегетативно-генеративный элементарный побег образован несущей чешуи вегетативной частью и соцветием. Вегетативная часть состоит из 5–6 элементарных метамеров; обычно междуузлия первых 2–3 из них укороченные (длиной около 2 мм), остальных – удлинённые (длиной 3–3,5 см) (см. рис. 7 в).

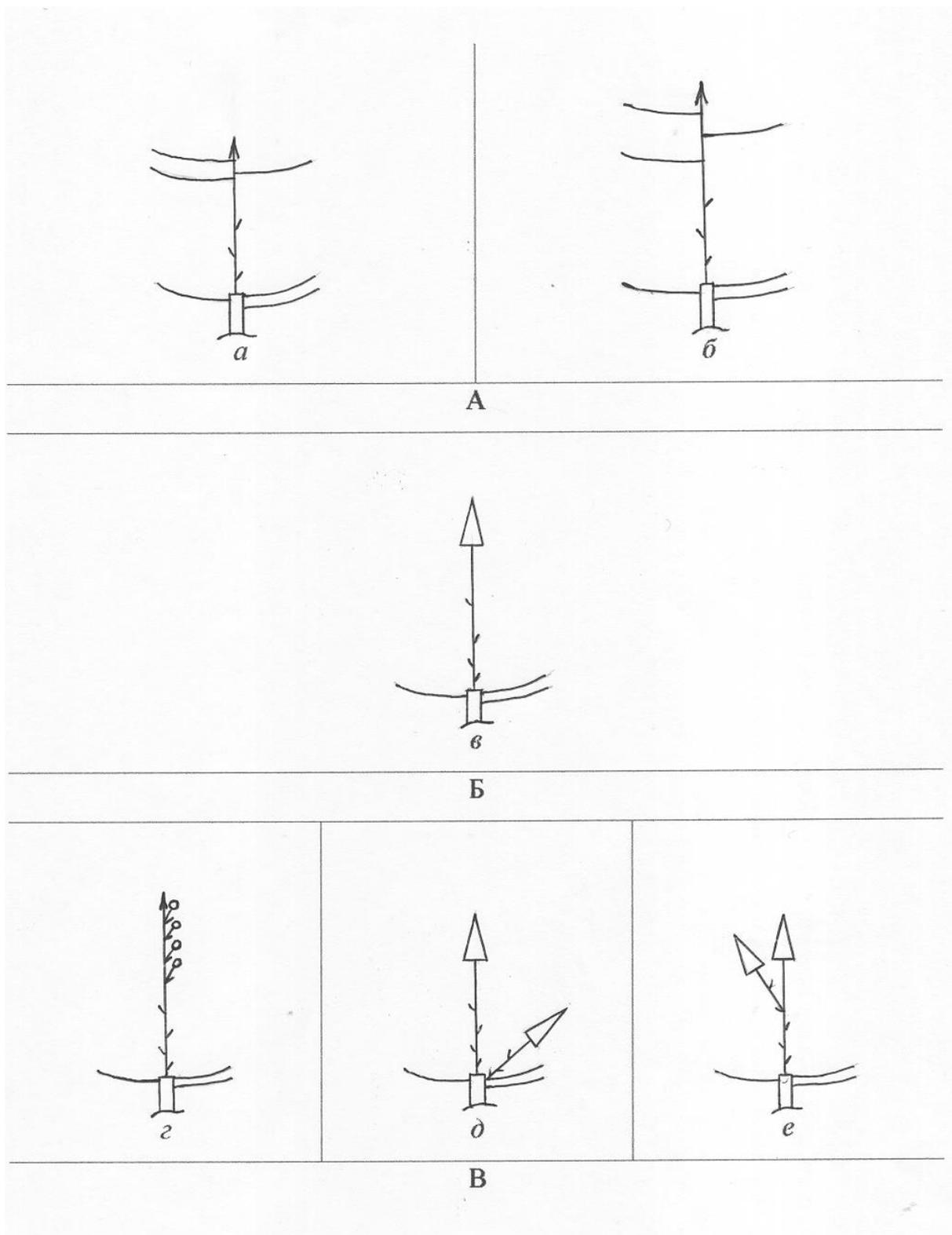


Рис. 7. Строение надземной части монокарпического побега *Orthilia secunda*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег; Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные объяснения в тексте

Оба типа метамеров несут чешуи, структурно не отличающиеся от чешуй вегетативных побегов.

Типичное соцветие *Orthilia secunda* – открытая многоцветковая брактеозная односторонняя кисть (см. рис. 7, з); малое число цветков (4–10) – один из критериев выделения подвида *Orthilia secunda* subsp. *obtusata*. У типичной формы также встречается обеднённая кисть, цветки в которой не развиваются в разных частях соцветия: основании, середине и верхушке; при этом в пазухах прицветников остаются цветочные почки.

Междоузлие метамера, несущего первый прицветник, наиболее развито по сравнению с другими (до 3–4 см длиной). Обычная длина междоузлий элементарных метамеров соцветия – 1–1,5 см.

В некоторых случаях в результате развития пазушных почек вегетативно-генеративного или самого верхнего вегетативного побега одновременно с цветением материнского побега формируется сложное соцветие. При этом пазушные почки метамеров, несущих чешуи или листья срединной формации, развёртываются в простые брактеозные кисти; эти боковые побеги являются силлептическими. В результате формируются соцветия двух типов: открытая двойная фрондозная кисть на базе двух годичных побегов (см. рис. 7, д); или открытая двойная брактеозная кисть на базе одного годичного побега (см. рис. 7, е).

В целом, в развитии почвенно-воздушного побега выделены следующие фазы:

- а) фаза почки, длящаяся обычно 3–4 года;
- б) фаза геофильного побега, в которой побег находится 2–3 года (с двумя, редко тремя подфазами);
- в) фаза вегетативного ассимилирующего побега, продолжающаяся обычно 2–3 года;
- г) фаза вегетативно-генеративного побега; она длится один год.

Как и у почвенно-воздушного побега *Chimaphila umbellata*, в строении почвенно-воздушного монокарпического побега зрелых генеративных особей *Orthilia secunda* по аналогии с монокарпическими побегами трав нами выделены следующие структурно-функциональные зоны:

- а) нижняя зона торможения;
- б) зона «возобновления»;
- в) вегетативно-генеративная зона.

Таким образом, почвенно-воздушный монокарпический побег *Orthilia secunda* зрелых генеративных растений – полициклический гетерогенный анизотропный среднерозеточный: в начале побега находится удлинённая часть, за ней следует укороченная, разделённая метамерами с удлинёнными междоузлиями на несколько участков, и завершается побег удлинённой цветоносной частью. Иногда, однако, укороченная часть в составе побега отсутствует и тогда весь побег удлинённый.

Воздушный монокарпический побег развивается из почек надземных элементарных побегов почвенно-воздушного побега и воздушных по-

бегов предыдущего порядка. Он образован 1–2 вегетативными и одним вегетативно-генеративным элементарными побегами.

Воздушные побеги появляются всегда на следующий год после цветения материнского побега и входят в состав парциального куста. Их можно соотнести с побегами дополнения. С увеличением порядка ветвления число вегетативных элементарных побегов уменьшается, но они всегда присутствуют.

Воздушные побеги нарастают вертикально вверх и почти никогда не полегают. Ветвление у них рассеянное: боковые побеги развиваются из любых почек.

В своём развитии воздушный монокарпический побег проходит следующие фазы:

- а) фаза почки; в ней побег находится 1–3 года;
- б) фаза вегетативного ассимилирующего побега, занимающая от 1 до 3 лет;
- в) фаза вегетативно-генеративного побега, длящаяся один год.

Таким образом, воздушный монокарпический побег зрелого генеративного растения *Orthilia secunda* – олигоциклический (иногда дициклический) гетерогенный изотропный полурозеточный. В отличие от почвенно-воздушного побега он характеризуется меньшей длительностью онтогенеза, что связано с отсутствием подземной части и сокращением числа вегетативных элементарных побегов.

В побеговой системе *Orthilia secunda*, как и у *Chimaphila umbellata*, всегда есть **побеги с неполным циклом развития**:

- а) почвенные плагиотропные побеги;
- б) почвенно-воздушные анизотропные вегетативные побеги;
- в) воздушные ортотропные вегетативные побеги.

Почвенно-воздушный побег ветвится обычно до третьего порядка, формируя **парциальный куст**. Боковые побеги образуются из пазушных почек листьев или чешуй одного или двух одновременно вегетативных побегов: обычно или самого нижнего, или самого верхнего; часто – и того и другого. Их формирование происходит на следующий год после цветения материнского побега. Все пазушные почки даже одного вегетативного побега (в отличие от *Chimaphila umbellata*) никогда не трогаются в рост.

Развитие парциального куста занимает 15–20 лет (включая подземную и надземную стадии). В его состав входят как ветвящиеся, так и не ветвящиеся воздушные побеги. После цветения начинается отмирание побега с терминального конца, занимающее несколько лет. Оно приостанавливается у места появления верхнего бокового побега. Отмирание всей системы начинается с самого верхнего побега и длится 8–10 лет. Таким образом, общая длительность жизни парциального куста 25–30 лет.

Подземная часть парциального куста (в том числе и погрузившаяся в почву за время роста) включается в состав скелетной оси растения.

Целостное растение – система, состоящая из подземной коммуникативной части: корневища, почвенные побеги и подземные части почвенно-

воздушных побегов, и надземной части из парциальных кустов и отдельных вегетативных и монокарпических побегов; число отдельных побегов и парциальных кустов в пределах одной особи изменяется в широких пределах.

Модульная организация *Orthilia secunda*

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером. Также как и у *Chimaphila umbellata*, основные изменения затрагивают длину междоузлия и степень, тип видоизменения листа и производные пазушных почек:

а) в подземной части междоузлия метамеров удлинённые, в узле находится чешуя с пазушной почкой, которая может формировать новый почвенно-воздушный побег;

б) метамеры надземной части представлены следующими вариантами:

– междоузлия удлинённые, в узле – зелёная чешуя, сохраняющаяся часто на протяжении всей жизни побега; пазушные почки образуют воздушные побеги различной цикличности (если метамер входит в состав вегетативно-генеративного побега, то образуются силлептические побеги);

– междоузлия укороченные, в узле – чешуя; пазушные почки не трогаются в рост; это метамеры основания вегетативно-генеративного побега;

– междоузлия удлинённые, в узле находится лист срединной формации; из пазушных почек формируются воздушные побеги;

– междоузлия укороченные, в узле – лист срединной формации; производные пазушных почек – воздушные побеги.

Б. Универсальный модуль представлен одноосным побегом: монокарпическим (почвенно-воздушный и воздушный) и побегом с неполным циклом развития (плагиотропный почвенный, анизотропный почвенно-воздушный, ортотропный воздушный). Наибольшее значение в сложении побеговой системы *Orthilia secunda*, как и *Chimaphila umbellata*, имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

В. Основной модуль – парциальный куст.

Модель побегообразования мы определяем как симподиальную, розеточную, где укороченная часть разделена на несколько участков метамерами с удлинёнными междоузлиями. Так как укороченная часть расположена между двумя удлинёнными участками (плагиотропной подземной частью и вегетативно-генеративным побегом), то данный вариант розеточной модели побегообразования – среднерозеточный. Иногда укороченная часть отсутствует вообще, тогда модель побегообразования – симподиальная длиннопобеговая.

По расположению основных модулей наиболее близкой **архитектурной моделью**, как и в случае с *Chimaphila umbellata*, является модель Leeuwenberg.

Онторморфогенез. В онторморфогенезе *Orthilia secunda*, как и в развитии *Chimaphila umbellata*, выделены те же четыре фазы:

- а) протосомы (*p*);
- б) протосомно-побегового растения (*j, im, v, g₁*);
- в) протосомно-корневищного растения (*g₁, g₂*);
- г) корневищного растения (*g₂, g₃, ss, s*).

Клон также может образовываться в любой из этих фаз онторморфогенеза, но обычно это происходит в фазе протосомно-побегового растения. После этой фазы растение продолжает обычно своё развитие в виде совокупности клонистов.

I. Фаза протосомы. Эта фаза начинается с момента прорастания семени и длится до начала внепочечного развития первого побега. Как и у *Chimaphila umbellata*, описание этой фазы даётся по литературным данным (Harley, 1959; Терёхин, 1977; Багдасарова, 1990) и результатам сравнительного изучения следующих фаз.

При прорастании семян происходит заражение проростка симбионтным грибом, внедряющимся в расположенные ниже верхушечной зоны проростка ткани.

Развитие протосомы продолжается от одного до нескольких лет. При этом происходит освоение пространства и формируется субстрат для внедрения гиф гриба. Если заражение не произошло, то после определённого периода активности развитие протосомы приостанавливается; такие проростки обречены на отмирание вследствие истощения. Вероятно, подобное происходит с большинством протосом в природе, чем и объясняется редкая встречаемость растений семенного происхождения.

Вероятно, уже на этой фазе возможна партикуляция, вызываемая внешними причинами. Её можно охарактеризовать как травматическую (механическую) полную раннюю неспециализированную. После партикуляции образуется клон из протосом.

Таким образом, в первой фазе онторморфогенеза *Orthilia secunda* состоит из одной протосомы, выполняющей поисковые и трофические функции. Побеговая система в составе растения отсутствует. Фаза протосомы соответствует самому началу прегенеративного периода.

II. Фаза протосомно-побегового растения начинается с появления первого побега и длится до момента формирования корневища из резидов почвенно-воздушных побегов.

Протосома в этой фазе, так же как и на предыдущем этапе, выполняет трофическую функцию, но к концу фазы её принимают на себя придаточные корни. Значимость протосомы в жизни особи уменьшается.

Самые ранние из обнаруженных нами растений состоят из протосомной части и неветвящегося почвенно-воздушного побега (см. рис. 8 а).

Подобные растения всегда встречаются группами на расстоянии около одного метра друг от друга. Интересно отметить, что эти группы часто бывают смешанными: рядом с особями *Orthilia secunda* всегда растут и другие грушанковые, наиболее часто – *Chimaphila umbellata*.

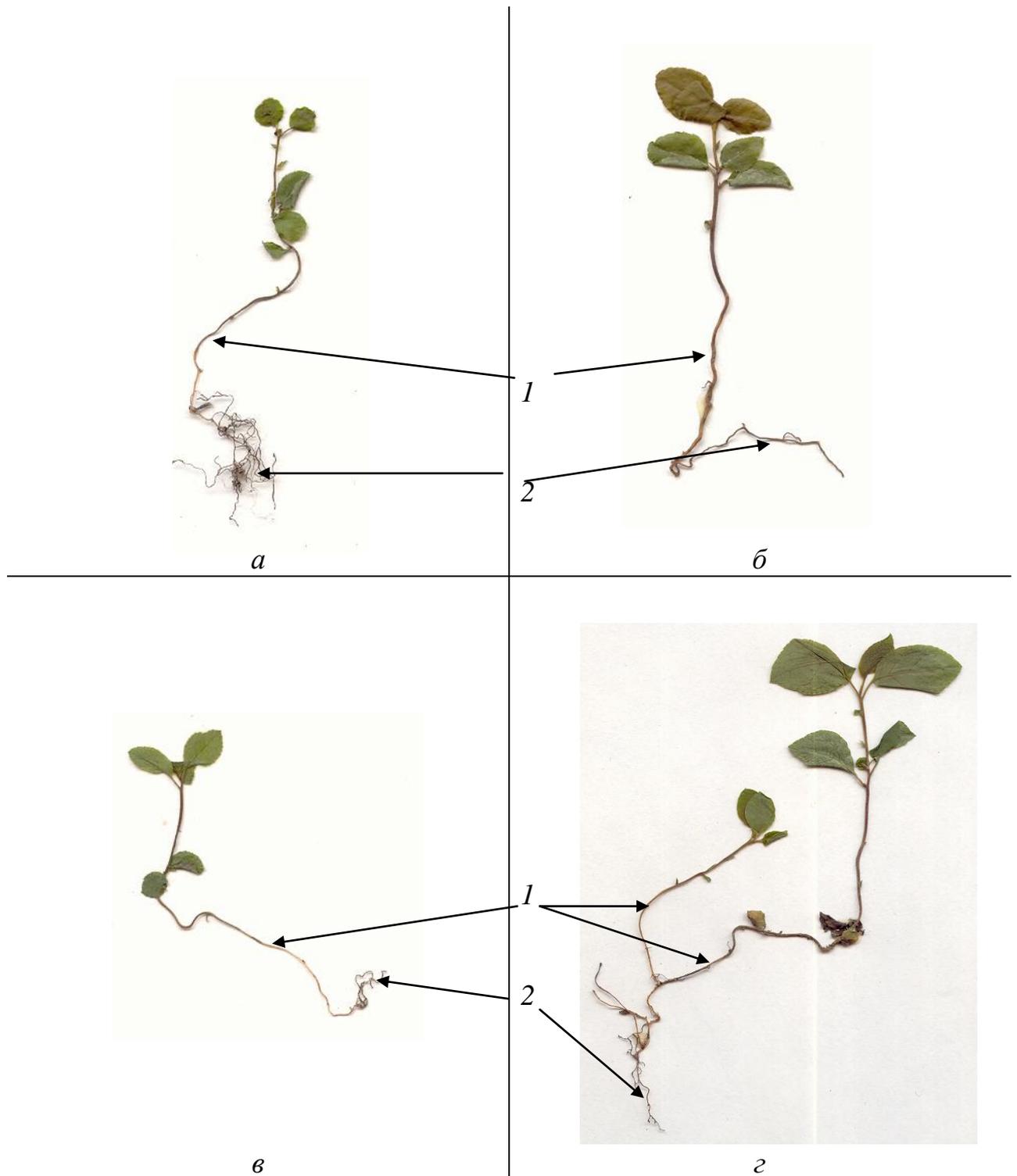


Рис. 8. Структура особей *Orthilia secunda* в начале фазы протосомно-побегового растения (масштаб 1:2). Условные обозначения: 1 – побеги; 2 – нити протосомы; остальные пояснения в тексте

Протосомная часть расположена в верхних слоях субстрата на глубине 2–3 см. Она представлена структурой из спутанных нитей диаметром 0,5 мм; наиболее толстые – 1 мм, наиболее тонкие – 0,2 мм. Диаметр всей протосомной части около 6 см, толщина – 1 см.

Первый почвенно-воздушный побег отходит от протосомной части; он нарастает обычно практически вертикально вверх (см. рис. 8 а, б); но нередко и побеги с выраженной плагиотропной частью (см. рис. 8 в). Начинают побеги своё развитие с адвентивной почки. В целом длина подземной части побега составляет от 2–3 до 10–12 см.

В подземной части побег состоит из метамеров с удлинёнными междоузлиями длиной около 1 см. В узлах находятся чешуи с пазушными почками. Чешуи сильно редуцированы – длина не превышает 1 мм.

Надземная часть состоит обычно из двух (редко больше) вегетативных элементарных побегов, в основании каждого из которых расположены элементарные метамеры с удлинёнными, а следом за ними – с укороченными междоузлиями.

В удлинённой части метамер представлен узлом с чешуёй и пазушной почкой и нижележащим междоузлием длиной около 1 см; в укороченной – узлом с листом срединной формации и пазушной почкой и нижележащим междоузлием длиной 1–3 мм. Чешуя надземной части зелёная, не превышает в длину 2 мм. Листья редуцированы; их обычная длина около 1 см.

Таким образом, самый первый почвенно-воздушный побег – гетерогенный изотропный (часто анизотропный) вегетативный, развивающийся в течение двух (редко больше) лет. Растение в целом можно рассматривать как ювенильное.

При прекращении функционирования терминальной почки побега трогаются в рост почки подземной части; при этом формируются боковые побеги (обычно 1–2), повторяющие строение материнского (см. рис. 8 г). Иногда реализуются и почки надземной части побега (см. рис. 9 а).

В побеговой системе особи присутствуют также иногда и почвенные побеги, но стабильного и закономерного их развития, на что указывал и Э. С. Терёхин (1962г, 1977), нами не установлено.

На одной и той же нити протосомы часто образуется несколько побегов, формирующихся не одновременно. Чем позже появляется побег, тем большими размерами и цикличностью он отличается. Подобные побеги активнее ветвятся, боковые побеги образуются и в надземной, и в подземной частях материнского побега (см. рис. 9 б, в). Эти растения имматурные.

Чем больше размеры почвенно-воздушного побега, тем меньше особей входит в группу растущих рядом растений. Расстояние между ними сокращается; часто оно не превышает 10 см.

В некоторых случаях боковые побеги появляются на границе почвы и лишены подземной части; их можно рассматривать как воздушные. Они образуются из спящих почек в пазухах чешуй исходного (см. рис. 10 а).

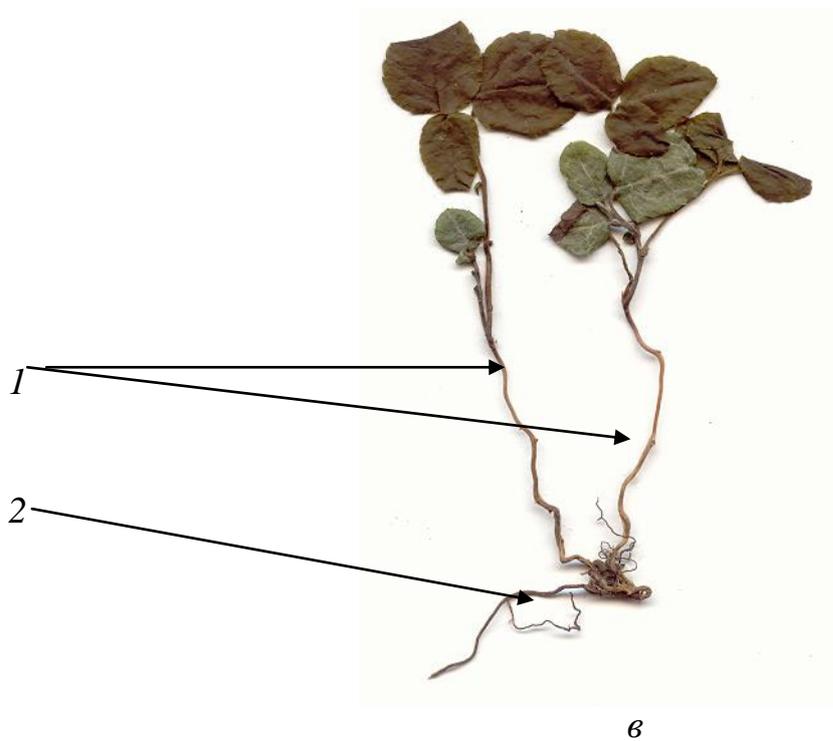
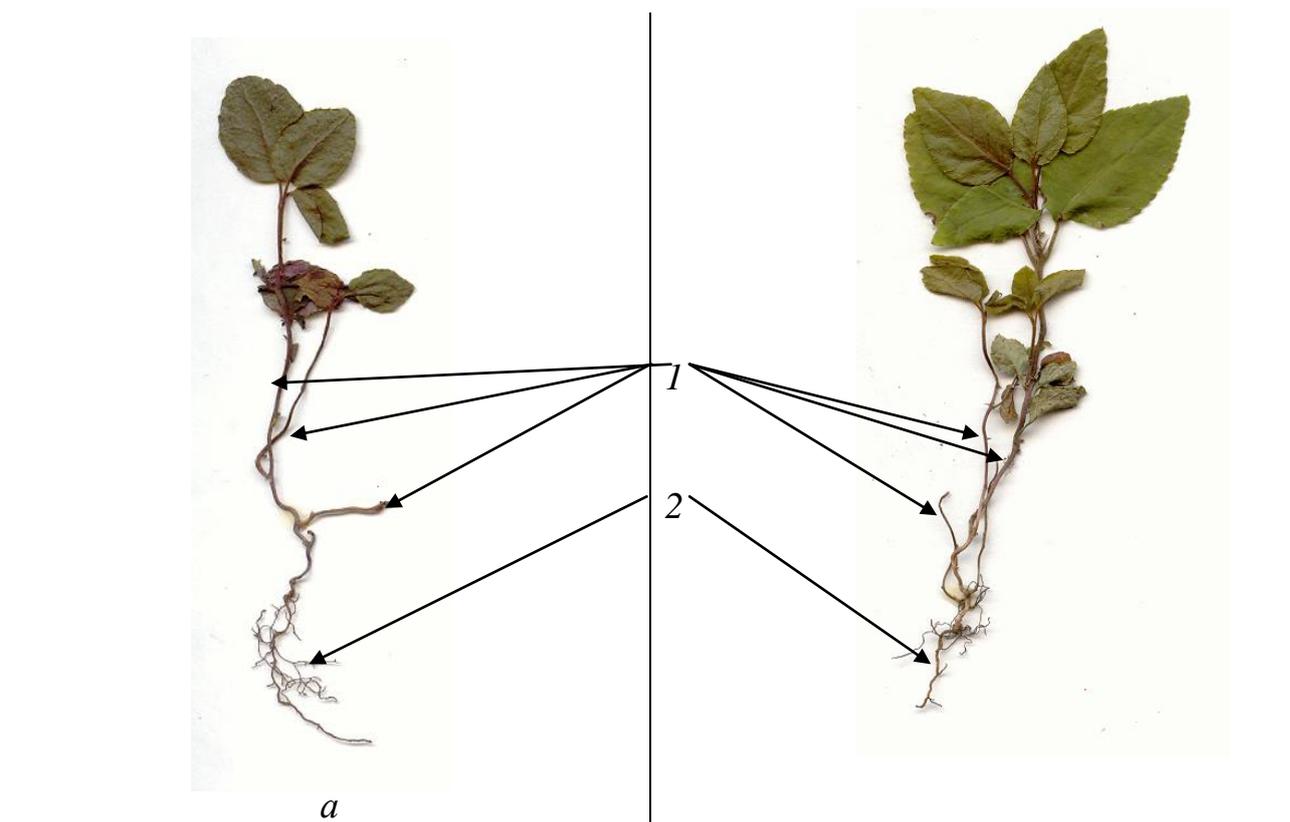
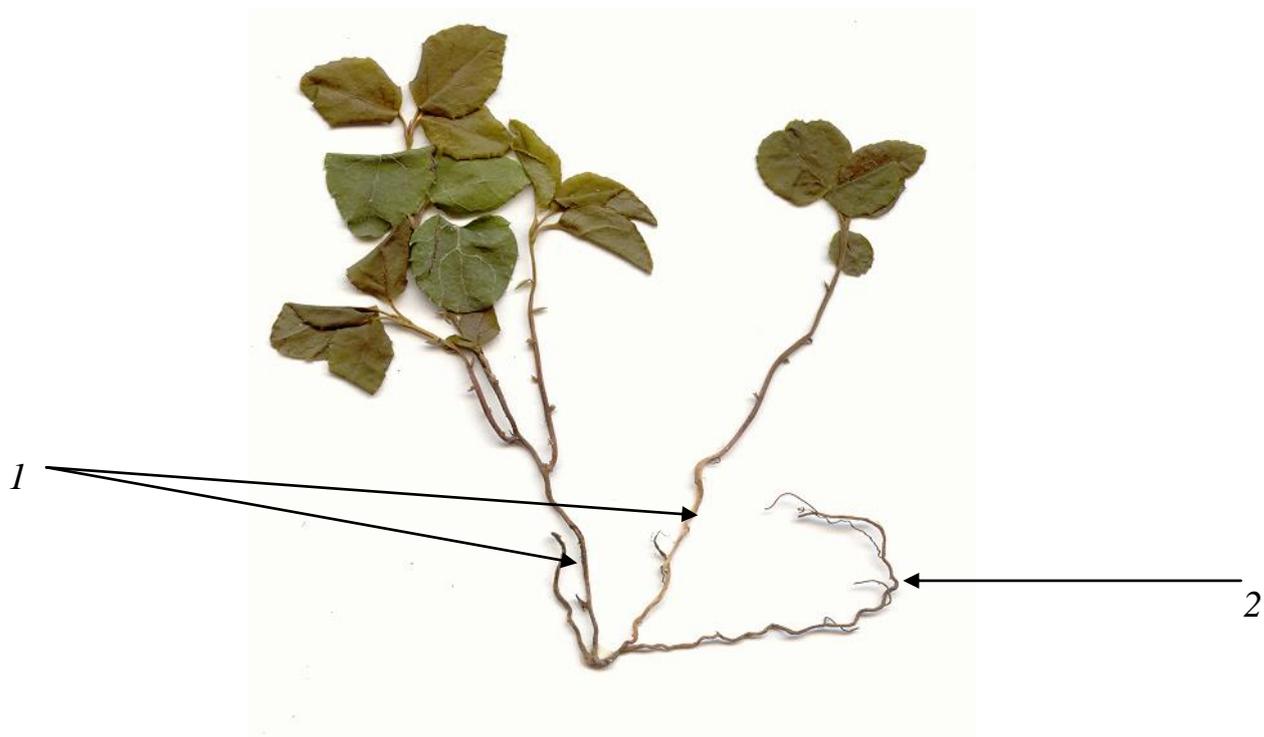


Рис. 9. Строение особей *Orthilia secunda* в фазе протосомно-побегового растения (масштаб 1:2). Условные обозначения: 1 – побеги; 2 – нити протосомы; остальные пояснения в тексте



a



б

Рис. 10. Парциальные кусты *Orthilia secunda* в фазе протосомно-побегового растения (масштаб 1:1). Условные обозначения: 1 – побеги; 2 – нити протосомы; остальные пояснения в тексте

При наличии на растении десятка почвенно-воздушных побегов один из них иногда зацветает. Одновременно с цветением трогаются в рост пазушные почки метамеров подземной части. Иногда образуются и воздушные побеги из спящих почек в пазухах листьев срединной формации одного из вегетативных побегов.

Подобные растения можно охарактеризовать как виргинильные или молодые генеративные.

После ветвления исходного побега в надземной части (или на уровне почвы) образуется парциальный куст (см. рис. 10 а, б). Он развивается обычно за 5–6 лет, а затем отмирает примерно 10 лет, начиная с верхнего элементарного побега; подземная часть входит в состав корневища.

Особь *Orthilia secunda* способна к партикуляции, при которой разрушается протосомная часть. Партикуляция полная ранняя специализированная.

Таким образом, во второй фазе онтоморфогенеза растения состоят из протосомной части и побеговой системы, включающей отдельные почвенные, почвенно-воздушные и воздушные вегетативные побеги и немногие парциальные кусты. Растения находятся в прегенеративном периоде, некоторые – в молодом генеративном возрастном состоянии.

III. Фаза протосомно-корневищного растения начинается с образования корневища и длится до отмирания протосомной части. Корневище образовано резидями почвенно-воздушных побегов разных порядков.

Трофическая роль протосомной части незначительна: субстратом для прикрепления симбионтного гриба становятся придаточные корни. По строению как отдельных побегов, так и побеговой системы в целом растение приближается к описанному в разделе по побегообразованию.

После партикуляции во второй фазе онтоморфогенеза *Orthilia secunda* существует в виде клона, но в силу конкуренции число клонистов уменьшается. Растения с остатками протосомы и большим количеством (иногда несколько десятков) парциальных кустов, а также отдельных почвенно-воздушных побегов всегда произрастают поодиночке.

Растения в этой фазе также способны к партикуляции. Отмирание начинается с места прикрепления протосомы, которое является центром особи; при этом разрушается побеговая система. В результате растение распадается на несколько клонистов, строение которых в целом повторяет строение материнской особи без протосомной части.

Таким образом, в третьей фазе онтоморфогенеза особи состоят из протосомной части, роль которой минимальна, и побеговой системы. Растения находятся в генеративном периоде развития, обычно в молодом генеративном возрастном состоянии.

IV. Фаза корневищного растения. Фаза начинается после отмирания остатков протосомы и заканчивается смертью последнего клониста. Обычно в природе *Orthilia secunda* существует в виде клона. Растения находятся в генеративном или постгенеративном периоде развития.

Строение побегов, парциальных кустов и побеговой системы в целом описано в разделе, посвящённом побегообразованию *Orthilia secunda*.

По мере старения особи число ветвящихся побегов и степень ветвления их в надземной части уменьшается. Подземная часть удлиняется за счёт увеличения размеров почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов.

В постгенеративном периоде растение представлено слабоветвящейся подземной частью и немногими почвенно-воздушными побегами с неполным циклом развития. Надземные части побегов обычно не ветвятся. В клоне растения «уползают» от прежнего центра особи.

Иногда у старых генеративных и отмирающих растений трогаются в рост спящие почки в пазухах чешуй корневищ. Формирующиеся побеги соответствуют по строению побегам растений более ранних возрастных состояний. Такая особь быстро партикулирует, в результате чего образуется клон из одного (обычно) молодого растения в центре и более старых – на периферии.

Таким образом, в последней фазе развития особи состоят только из одной побеговой системы без протосомной части. И трофические, и поисковые функции выполняет побеговая система. Растения находятся в генеративном или постгенеративном периоде развития.

В целом, весь онтогенез можно отнести к Д-типу. Как и для *Chimaphila umbellata*, для *Orthilia secunda* также можно предположить потенциальное бессмертие особей.

3.3. Побегообразования и онтоморфогенез *Pyrola rotundifolia* L.

Pyrola rotundifolia – длиннокорневищное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение со среднерозеточными побегами и полной нормальной специализированной партикуляцией. Наибольшее значение в сложении её побеговой системы имеют почвенно-воздушные монокарпические побеги; воздушные монокарпические побеги придают ей некоторые особенности.

Почвенно-воздушный монокарпический побег развивается из почек последних метамеров подземной части предыдущего побега.

Подземная часть почвенно-воздушного побега у среднегенеративного растения сформирована несколькими плагиотропными годичными побегами. Нередко плагиотропный побег оканчивается клиноапогеотропной или (реже) клиногеотропной частью. В последнем случае клиноапогеотропная (и даже практически ортотропная) часть входит в состав следующего за ним элементарного побега. Погружается клиногеотропная часть побега обычно на глубину 10–15 см.

Побеги подземной части состоят из элементарных метамеров, каждый из которых – это узел с тонкой плёнчатой чешуёй и пазушной почкой и нижележащее междоузлие длиной 1,5 см. Встречаются, однако, метамеры с междоузлиями длиной от 0,5 до 5–6 см. Закономерности в их распределении не выявлено. По мере роста побега в длину в тот же год в узле

каждого метамера появляются придаточные корни, ветвящиеся до второго порядка.

Как и у кустарничков семейства, терминальная почка побега в конце вегетационного периода может выходить на уровень поверхности почвы, располагаться параллельно ей или заглубляться. Дальнейшая судьба этих побегов аналогична таковой у описанных ранее видов.

Таким образом, как и у рассмотренных выше кустарничков, первая внепочечная фаза в развитии почвенно-воздушного побега *Pyrola rotundifolia* – это фаза геофильного побега, в которой выделяются следующие подфазы:

а) подфаза плагиотропного побега, продолжающаяся не менее двух лет;

б) подфаза плагиотропно-клиногеотропного побега, которая занимает один вегетационный период;

в) подфаза клиноапогеотропного побега, в которой побег также находится в течение одного вегетационного периода.

В целом, фаза геофильного побега занимает примерно четыре года.

Надземная часть образована несколькими вегетативными и одним вегетативно-генеративным элементарными побегами, которые нарастают вертикально вверх и не полегают. Число элементарных побегов зависит от условий обитания; обычно их здесь 2–3.

Вегетативный элементарный побег *Pyrola rotundifolia* состоит обычно из 3–5 элементарных метамеров, несущих чешуи, и 3–5 элементарных метамеров, несущих листья срединной формации. Междоузлия и тех, и других укороченные, длиной редко больше 1 мм. Чешуи хорошо развитые, длиной около 1 см, пигментированные; они часто остаются на побеге до момента его полного отмирания. Листья черешковые (черешок длиной 5–6 см) с округлой листовой пластинкой длиной 3–4 см.

Метамеры с чешуями в узле располагаются в основании побега, вслед за ними идут метамеры с листьями (см. рис. 11 а). В целом, эти побеги розеточные.

Строение первого вегетативного побега надземной части обычно отличается от строения остальных побегов. В основании этого побега находятся метамеры с удлинёнными междоузлиями (длиной около 1 см), за ними – метамеры с укороченными междоузлиями (длиной редко больше 1 мм). Первые метамеры несут чешуи, а последний метамер с удлинённым междоузлем – лист срединной формации. Метамеры с укороченными междоузлиями несут в узле листья (см. рис. 11 б).

Кроме того, в первый вегетативный побег надземной части иногда входит и почвенная ортотропная часть, с типичными элементарными метамерами подземной части. Таким образом, первый элементарный побег надземной части почвенно-воздушного побега является верхнерозеточным.

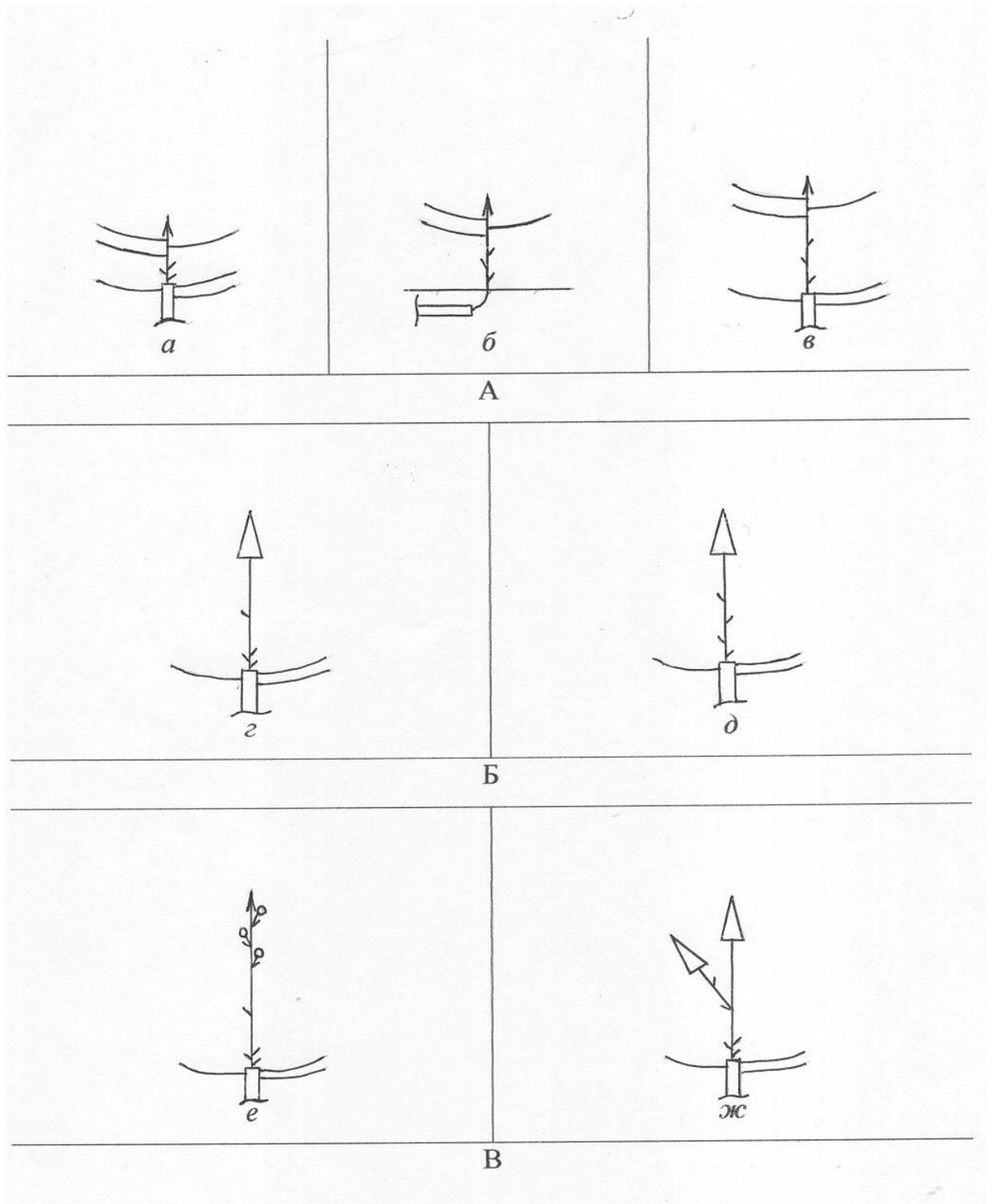


Рис. 11. Строение надземной части почвенно-воздушного монокарпического побега *Pyrola rotundifolia*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег; Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные пояснения в тексте

Встречаются отклоняющиеся варианты строения и остальных вегетативных элементарных побегов: во мху обычно все побеги верхнерозеточные: междуузлия несущих чешуи метамеров (часто и первого метамера, несущего лист срединной формации) удлинённые (см. рис. 11 в).

Иногда надземная часть побега может быть образована двумя годичными побегами, а вегетативный побег состоит из 1–2 метамеров с чешуями и 1–2 метамеров с листьями срединной формации. При этом обычно листья подвергаются редукции: длина всего листа редко превышает 2 см, из них листовая пластинка – около 1 см.

Вегетативно-генеративный элементарный побег включает вегетативную часть, метамеры которой несут чешуи, и соцветие.

Междуузлия элементарных метамеров вегетативной части генеративного побега обычно укороченные; метамеры в целом не отличаются от подобных метамеров вегетативных элементарных побегов. Выше расположены обычно один-два несущих чешуи метамера с междуузлиями длиной от 4 до 10 см (см. рис. 11 г).

Иногда междуузлия всех (кроме самого первого) метамеров этой части генеративного побега удлинённые; при этом они примерно равны друг другу по длине (см. рис. 11 д).

Типичное соцветие *Pyrola rotundifolia* – открытая многоцветковая (число цветков 8–15) брактеозная равносторонняя кисть. Она состоит из элементарных метамеров с длиной междуузлия 1,5–2 см. Основное междуузлие наиболее развито; его длина нередко достигает 10 см (см. рис. 11 е). Как и у *Orthilia secunda* цветки любой части соцветия могут не развиваться (см. рис. 12); при этом в пазухе прицветника сохраняется цветочная почка.

Иногда встречаются побеги с соцветием из двух кистей: вторая кисть развивается из пазушной почки самой верхней чешуи генеративного побега через некоторое время после начала развития основного соцветия (см. рис. 13). В её основании также присутствует несущий чешую метамер с удлинённым междуузлем (см. рис. 11 ж). По характеру развития этот побег можно отнести к силлептическим. Соцветие при этом – открытая двойная брактеозная кисть.

В развитии всего почвенно-воздушного монокарпического побега *Pyrola rotundifolia*, как и в развитии подобного побега кустарничковых видов семейства, выделяются следующие фазы:

- а) фаза почки с обычной длительностью 3–4 года;
- б) фаза геофильного побега, занимающая примерно четыре года (с тремя подфазами);
- в) фаза вегетативного ассимилирующего побега, длящаяся обычно 2–3 года;
- г) фаза вегетативно-генеративного побега, в которой побег находится 1 год.



Рис. 12. Варианты редукции цветков в соцветии *Pyrola rotundifolia* (масштаб не соблюден); пояснения в тексте



Рис. 13. Двойная брактеозная кисть *Pyrola rotundifolia* (масштаб не соблюден); пояснения в тексте

По аналогии с монокарпическими побегами типичных трав в строении почвенно-воздушного монокарпического побега зрелых генеративных растений *Pyrola rotundifolia*, как и у описанных выше *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda*, мы выделили следующие структурно-функциональные зоны:

- а) нижняя зона торможения;
- б) зона «возобновления»;
- в) вегетативно-генеративная зона.

Таким образом, почвенно-воздушный монокарпический побег зрелой генеративной особи *Pyrola rotundifolia* – олигоциклический гетерогенный анизотропный среднерозеточный.

Воздушный монокарпический побег развивается из почек вегетативной части почвенно-воздушного побега и иногда предшествующего воздушного. Он состоит из 1–2 вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов. Воздушные побеги всегда образуются после цветения материнского побега и входят в состав парциального куста; их можно соотнести с побегами дополнения кустарников. В целом они повторяют строение надземной части почвенно-воздушного побега.

Воздушные побеги не лежат. Новые боковые побеги образуются из любых почек, зона возобновления не определяется, поэтому в данном случае также целесообразно говорить о рассеянном ветвлении при образовании надземных побегов.

Воздушный монокарпический побег проходит с своим развитием следующие фазы:

- а) фаза почки, занимающая 2–3 года;
- б) фаза вегетативного ассимилирующего побега длительностью 1–2 года;
- в) фаза вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

Таким образом, воздушный монокарпический побег зрелого генеративного растения в типичных случаях – ди- или трициклический гетерогенный изотропный полурозеточный.

Как и у описанных ранее видов, в побеговой системе *Pyrola rotundifolia* есть **побеги с неполным циклом развития**:

- а) почвенные плагиотропные побеги;
- б) почвенно-воздушные анизотропные вегетативные побеги;
- в) воздушные ортотропные вегетативные побеги.

В результате ветвления почвенно-воздушного побега (обычно до второго (редко третьего) порядка) формируется **парциальный куст**. Боковые побеги немногочисленные (обычно 1–2); они образуются на уровне только одного вегетативного побега. Они формируются обычно на следующий год после цветения материнского побега, но иногда – и в тот же. Наиболее часто трогаются в рост пазушные почки листьев срединной формации самого нижнего вегетативного элементарного побега.

Развивается парциальный куст в течение 12–15 лет. Каждый побег после цветения начинает постепенно отмирать с терминального конца; отмирание продолжается несколько лет и останавливается у места отхождения самого верхнего бокового побега. Отмирание всего парциального куста начинается с самого верхнего побега и продолжается в течение 6–7 лет; подземная часть при этом входит в состав многолетней скелетной оси растения. Общая длительность жизни парциального куста – 18–23 года.

Целостное растение представляет собой систему в подземной части из корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов, в надземной части из парциальных кустов и отдельных вегетативных и монокарпических побегов.

Модульная организация *Pyrola rotundifolia*. В побеговой системе растения мы выделили те же три модуля, что и у кустарничков – *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda*.

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером, основные изменения строения которого затрагивают длину междоузлия и степень, тип видоизменения листа и производные пазушных почек:

а) метамеры подземной части побеговой системы такие же, как и у описанных ранее видов;

б) метамеры надземной части представлены следующими вариантами:

– междоузлия удлинённые, в узлах находятся пигментированные чешуи, сохраняющиеся на побеге вплоть до его отмирания; пазушные почки не трогаются в рост (вегетативные элементарные побеги) или образуют силлептические побеги (вегетативная часть вегетативно-генеративного элементарного побега);

– междоузлия укороченные, в узлах – типичные чешуи; пазушные почки не трогаются в рост;

– междоузлия удлинённые, в узлах – листья срединной формации; пазушные почки формируют воздушные побеги;

– междоузлия укороченные, в узлах – листья срединной формации; из пазушных почек развиваются воздушные побеги.

Б. Универсальный модуль представлен одноосным побегом; его строение различается в зависимости от положения модуля в побеговой системе. Отмечены следующие варианты:

а) монокарпические побеги (почвенно-воздушные и воздушные);

б) побеги с неполным циклом развития (почвенные плагиотропные, почвенно-воздушные анизотропные и воздушные ортотропные).

В. Основной модуль – парциальный куст.

Наибольшее значение в сложении побеговой системы *Pyrola rotundifolia* имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

Модель побегообразования – симподиальная розеточная, вариант среднерозеточный.

Как и для многих других групп травянистых растений для трав семейства *Pyrolaceae* мы посчитали возможным выделить **архитектурные модели**. Наиболее соответствует, по нашему мнению, строению побеговой системы модель Leeuwenberg.

Онторморфогенез. Как и для кустарничковых *Pyrolaceae*, в развитии особей *Pyrola rotundifolia* мы считаем возможным выделить те же четыре фазы: фазу протосомы (*p*), протосомно-побегового (*j*), протосомно-корневищного (*im*, *v*, *g*₁, *g*₂) и корневищного растения (*g*₂, *g*₃, *ss*, *s*).

I. Фаза протосомы начинается с момента прорастания семени и заканчивается формированием первого побега из адвентивной почки.

Для прорастания семян требуется пониженная температура в течение 3 месяцев, а позже развитие продолжается при температуре в пределах +8...+20°C при оптимальной температуре +15°C (Багдасарова с соавт., 1983). Протосома развивается сначала униполярно (Christoph, 1921; Lück, 1940, 1941; Lihnell, 1942; Harley, 1959; Терёхин, 1977); в природных условиях 2 года (Lück, 1941), в лабораторных, асептических – 3,5 года (Lihnell, 1942; Harley, 1959).

До контакта с микоризным грибом протосома проходит две стадии асимбиотического развития: конусовидную и цилиндрическую (Терёхин, 1977). После этого запас питательных веществ истощается, и развитие протосомы приостанавливается до контакта с микоризным грибом, который проникает в ткани базальной области проростка (Christoph, 1921; Lück, 1941). Если заражения грибом не произойдёт, то протосома, очевидно, отмирает. Вероятно, эта участь ожидает большинство проростков в природных условиях.

Таким образом, в первой фазе онтоморфогенеза растение (как и кустарнички этого семейства) представлено одной протосомой. Её основные функции – поисковая и трофическая. Эта фаза соответствует самому начальному этапу прегенеративного периода.

II. Фаза протосомно-побегового растения начинается с момента формирования первого побега и заканчивается формированием корневища, практически не отражена в литературе.

Э. С. Терёхин (1977) отмечал, что протосома даёт начало корневищу, на котором впоследствии регулярно закладываются почвенно-воздушные побеги. При этом очевидно, что вторая фаза по занимаемому времени практически ничтожна. Она длится, вероятно, не более одного года, когда формируется почвенный побег, соответствующий здесь корневищу, в понимании Э. С. Терёхина (1977).

Однако у найденных протосомно-корневищных растений мы не обнаружили корневища, которое могло бы быть идентифицировано как остаток первого почвенного побега. Это позволяет предположить, что длительность второй фазы значительно больше, чем один год.

Таким образом, однозначное представление о фазе протосомно-побегового растения у *Pyrola rotundifolia* отсутствует. Очевидно, что рас-

тение здесь представлено теми же двумя частями (протосомной и побеговой), что и особи *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda*.

III. Фаза протосомно-корневищного растения начинается с появления корневища; принимая точку зрения Э. С. Терёхина (1977), следует считать, что растение вступает в эту фазу, не имея фактически побеговой системы. Однако мы неоднократно находили растения с остатками протосомы, развитой побеговой системой (со многими надземными частями побегов и парциальными кустами) и корневищем, сформировавшимся из резидов почвенно-воздушных побегов различных порядков. Часто у самых первых побегов сохранялись отмирающие остатки надземных частей.

Трофическая роль протосомы в этой фазе незначительна. Роль субстрата для микосимбионта принимают на себя регулярно образующиеся придаточные корни.

Особи в фазе протосомно-корневищного растения произрастают обычно поодиночке.

Облик растения в целом, отдельных его побегов и парциальных кустов приближается к описанному для зрелых генеративных растений. Однако новые почвенно-воздушные побеги образуются здесь регулярно на следующий год после закладки почки, одновременно с развитием надземной части материнского побега.

Партикулирует побеговая система в наиболее старой части особи. При этом образуется клон из корневищных растений. Партикуляция полная нормальная специализированная.

Таким образом, растение во второй фазе онтоморфогенеза состоит из протосомной и побеговой частей, с доминированием последней. Растения находятся в прегенеративном и генеративном периодах (в последнем случае в молодом или зрелом генеративном возрастном состоянии).

IV. Фаза корневищного растения. В этой фазе растения находятся в генеративном и постгенеративном периодах развития.

Строение растения и отдельных его частей соответствует описанному в разделе по побегообразованию *Pyrola rotundifolia*. Новые почвенно-воздушные побеги образуются после цветения материнского побега или одновременно с ним. У старых генеративных растений новый почвенно-воздушный побег развивается часто одновременно с материнским, но его подземная часть чрезвычайно мала; боковые побеги обычно не образуются.

При старении растения ветвление ослабевает; дольше оно сохраняется в подземной части. Растение приобретает вид слаборазветвлённой в почве системы корневищ, почвенных и подземных частей почвенно-воздушных побегов; над почвой находятся неветвящиеся части почвенно-воздушных побегов.

В целом, онтогенез может быть отнесён к Г-типу – онтогенез семенной особи не полон, партикуляция происходит многократно в молодом или зрелом генеративном возрастном состоянии.

3.4. Побегообразование и онтоморфогенез *Pyrola minor* L.

Pyrola minor – длиннокорневищное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение со среднерозеточными побегами и полной нормальной специализированной партикуляцией. В её строении наибольшее значение имеют почвенно-воздушные монокарпические побеги; воздушные монокарпические побеги малочисленны и значимой роли в сложении побеговой системы не имеют.

Почвенно-воздушный монокарпический побег развивается из почек последних метамеров подземной части предыдущего почвенно-воздушного побега и состоит из подземной, расположенной часто в подстилке, и надземной частей.

Подземная часть побега особи в зрелом генеративном возрастном состоянии образована несколькими (обычно 1–3) плагиотропными годовыми побегами. Терминальная часть последнего из них часто является клиноапогеотропной, иногда – клиногеотропной, погружающейся до 10–15 см в почву. В этом случае следующий за ним элементарный побег имеет клиноапогеотропную часть (иногда почти ортотропную).

Годичные побеги подземной части составлены элементарными метамерами. Каждый из метамеров – узел с видоизменённым листом в виде тонкой плёнчатой чешуи, пазушной почкой и нижележащее междоузлие. Обычная длина междоузлия 1–2 см; в то же время встречаются метамеры с междоузлиями длиной от 0,3 до 3,5 см. Закономерности в распределении метамеров с междоузлиями разной длины, как и у ранее описанных видов, не обнаружено. Положение терминальной почки побега осенью и судьба этого побега в дальнейшем соответствуют описанному ранее.

По мере роста побега в длину в узле каждого метамера появляется придаточный корень, ветвящийся до 2–3-го порядка. Корни образуются обычно в год формирования метамера. Придаточные корни отсутствуют обычно на старых частях побега и всегда – на резидях корневищ.

Таким образом, первая внепочечная фаза в развитии почвенно-воздушного монокарпического побега – фаза геофильного побега, где отчётливо выделяются три подфазы:

а) подфаза плагиотропного побега, продолжающаяся в течение 1–2 лет;

б) подфаза плагиотропно-клиногеотропного побега, занимающая один вегетационный период (иногда может отсутствовать);

в) подфаза клиноапогеотропного побега, также длящаяся в течение одного вегетационного периода.

В целом, длительность фазы геофильного побега – 3–5 лет.

Надземная часть почвенно-воздушного побега состоит из нескольких вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов. Они нарастают вертикально вверх и никогда не полегают.

Число вегетативных элементарных побегов зависит от условий обитания растения; обычно надземная часть состоит из 2–3 вегетативных элементарных побегов.

Вегетативный элементарный побег сформирован 3–5 несущими чешуи элементарными метамерами и таким же числом элементарных метамеров с листьями срединной формации. Метамеры с чешуями расположены в основании побега, с листьями – за ними.

Строение самого первого элементарного побега часто отличается от строения последующих: в основании располагаются элементарные метамеры с удлинёнными междуузлиями (длиной 0,5–1 см), несущие узел с пигментированной долго сохраняющейся на побеге чешуёй длиной около 1 см и пазушной почкой. Последний из этих метамеров обычно несёт лист срединной формации. За ними следуют метамеры с укороченными междуузлиями (длиной 1–2 мм), несущие узел с листом (обычно несколько редуцированным: длина листовой пластинки 1–1,5 см, черешка – 1,5–2,5 см) и пазушной почкой (см. рис. 14 а).

Остальные вегетативные элементарные побеги обычно образованы только метамерами с укороченными междуузлиями; удлинённое междуузлие есть только у первого из несущих листья метамеров (см. рис. 14 б). Листья хорошо развиты: длина листовой пластинки 2–3 см, черешка – 3–3,5; из-за укороченных междуузлий листья часто кажутся собранными в мутовки. В то же время при росте особи в условиях болот, ельников-долгомошников междуузлия всех метамеров побега удлинённые.

Вегетативно-генеративный элементарный побег состоит из вегетативной части и соцветия.

В вегетативной части вегетативно-генеративного побега обычно расположены несущие листья элементарные метамеры. Листья часто не отличаются от листьев вегетативных элементарных побегов; в то же время здесь (как и у *Chimaphila umbellata*) можно наблюдать весь спектр перехода боковых органов от листьев срединной формации до типичных чешуй (см. рис. 15).

В основании вегетативно-генеративного побега всегда располагается несколько (обычно 1–2) несущих чешуи метамеров с укороченными междуузлиями. Их строение полностью повторяет строение подобных метамеров вегетативных элементарных побегов.

Следом за ними обычно расположены элементарные метамеры с листьями срединной формации. Обычно их междуузлия укороченные (см. рис. 14 в), длиной до 2–3 мм; но иногда междуузлие у самого последнего метамера удлинённое, длиной 1–2 см (см. рис. 14 г).

За ними обычно располагается несущий типичную чешую метамер с удлинённым междуузлем длиной до 10–12 см. Строение этой чешуи практически не отличается от строения чешуи вегетативных элементарных побегов.

Последний из несущих листья метамеров наиболее часто подвергается видоизменениям:

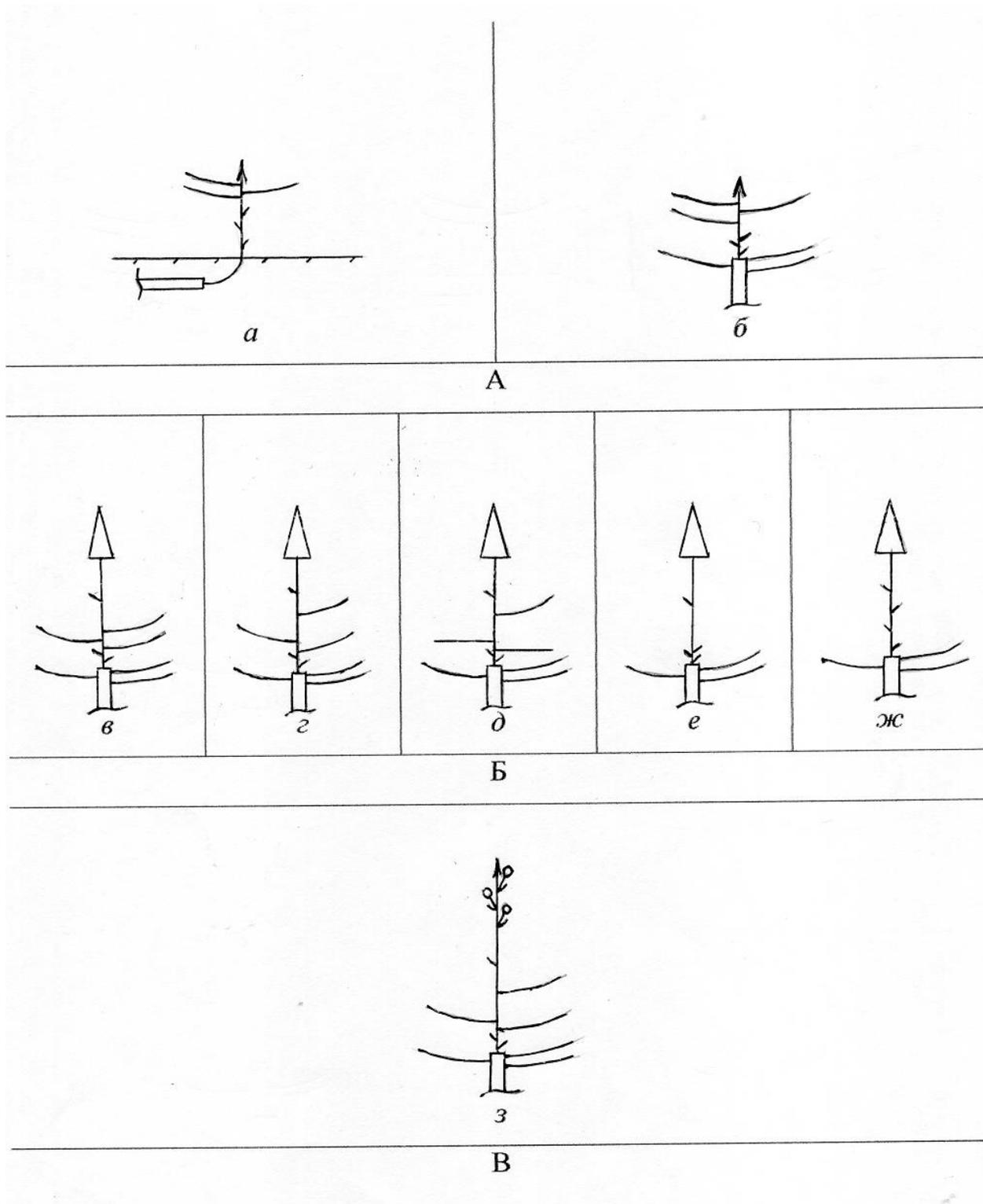


Рис. 14. Строение почвенно-воздушного монокарпического побега *Pyrola minor*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег, Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные пояснения в тексте



Рис. 15. Варианты строения вегетативно-генеративного побега *Pyrola minor* (масштаб не соблюден); пояснения в тексте

а) листовая пластинка здесь нередко редуцируется до 1–1,5 см в длину, а длина междоузлия, наоборот, увеличивается до 4–7 см; при этом лист сохраняет явное расчленение на листовую пластинку и черешок;

б) иногда черешок листа разрастается в ширину до 4–5 мм (редко больше), что вместе с частой редукцией листовой пластинки придаёт листу в целом чешуевидный облик.

Изменение листьев наблюдается и в основании вегетативной части вегетативно-генеративного элементарного побега. Часто чешуи располагаются между листьями срединной формации. Эти чешуи нередко отличаются от чешуй вегетативных побегов большими размерами: длина до 2–2,5 см (см. рис. 14 д).

Крайним вариантом строения вегетативной части вегетативно-генеративного побега является побег, все метамеры которого несут в узлах типичные чешуи. Междоузлия метамеров при этом обычно укорочены до 2–3 мм (см. рис. 14 е), но иногда и удлинены до 1–2 см (см. рис. 14 ж).

Чешуи такого варианта побега по строению практически не отличаются от чешуй вегетативных элементарных побегов; но в некоторых случаях они сильно редуцированы и напоминают чешуи подземной части побега.

Типичное соцветие *Pyrola minor* – открытая равносторонняя относительно малоцветковая (5–10 цветков) брактеозная кисть. Элементарные метамеры соцветия с удлинёнными междоузлиями (длиной 1–2 см); иногда длина междоузлий метамеров нижней части соцветия больше, чем верхней. Основное междоузлие наиболее длинное – до 10–15 см (см. рис. 14 з).

Как и у большинства других видов довольно часто встречаются соцветия с уменьшенным числом цветков, когда цветки разных частей кисти не развиваются, оставаясь в фазе почки.

В развитии почвенно-воздушного монокарпического побега, как и в развитии почвенно-воздушных побегов всех описанных ранее видов, мы выделили те же фазы:

- а) фаза почки, в которой побег пребывает 3–4 года;
- б) фаза геофильного побега длительностью 3–5 лет с тремя подфазамми;
- в) фаза вегетативного ассимилирующего побега, которая продолжается обычно 2–3 года;
- г) фаза вегетативно-генеративного побега, занимающая один год.

По аналогии с монокарпическими побегами типичных трав в строении почвенно-воздушного монокарпического побега зрелых генеративных растений *Pyrola minor* мы выделяем такие же структурно-функциональные зоны, как и у подобных побегов остальных видов семейства:

- а) нижнюю зону торможения;
- б) зону «возобновления»;
- в) вегетативно-генеративную зону.

Таким образом, почвенно-воздушный монокарпический побег *Pyrola minor* в зрелом генеративном возрастном состоянии – полициклический

(иногда олигоциклический) гетерогенный анизотропный среднерозеточный. Однако укороченная часть – это несколько укороченных участков, каждый из которых отделён от другого метамером с удлинённым междоузлием.

Воздушный монокарпический побег наиболее часто формируется из почек вегетативной части почвенно-воздушного побега и в целом повторяет строение надземной части почвенно-воздушного побега: состоит из 1–2 вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов. Воздушные побеги почти всегда образуются после цветения материнского побега, а иногда одновременно с ним, и входят в состав парциального куста.

Воздушный побег никогда не полегает. Боковые побеги на материнском образуются из любых почек, ветвление рассеянное.

Фазы в развитии воздушного побега этого вида те же, что и для воздушных побегов остальных видов:

- а) фаза почки, в которой побег находится от 1 до 3 лет, что зависит от места нахождения почки;
- б) фаза вегетативного ассимилирующего побега; она длится 1–2 года;
- в) фаза вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

Таким образом, воздушный монокарпический побег зрелой генеративной особи *Pyrola minor* – ди- или трициклический гетерогенный изотропный полурозеточный; иногда укороченная часть разделена на два (редко больше) участка метамером с удлинённым междоузлием. От почвенно-воздушного побега того же растения воздушный побег отличается меньшей длительностью онтогенеза.

В побеговой системе всегда есть **побеги с неполным циклом развития** того же типа, что и у остальных видов семейства:

- а) почвенные плагиотропные побеги;
- б) почвенно-воздушные анизотропные вегетативные побеги;
- в) воздушные ортотропные вегетативные побеги.

Почвенно-воздушный побег ветвится обычно до 2–3-го порядка; при этом образуется **парциальный куст** из надземной части почвенно-воздушного побега и боковых воздушных. Боковые побеги (1–2) появляются на уровне одного вегетативного элементарного в надземной части побега (обычно самого первого) из почек в пазухах листьев срединной формации в тот же или на следующий год после цветения материнского побега.

Развивается парциальный куст (включая подземную и надземную стадии развития) за 12–15 лет. После цветения побега он отмирает с терминального конца; это занимает несколько лет. Отмирание обычно приостанавливается у места отхождения самого верхнего бокового побега. Полное отмирание системы начинается с самого верхнего побега и про-

должается в течение 5–6 лет, а подземная часть парциального куста входит в состав скелетной оси. Общая длительность жизни – около 20 лет.

Целостное растение представляет собой систему из подземной части (корневище, почвенные побеги и подземные части почвенно-воздушных побегов) и надземной части из парциальных кустов и отдельных вегетативных и монокарпических побегов.

Модульная организация *Pyrola minor* в целом не отличается от других видов семейства *Pyrolaceae*.

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером:

а) в подземной части междоузлия метамеров удлинённые, в узле находится чешуя; пазушные почки формируют новые почвенно-воздушные побеги;

б) в надземной части число вариантов строения больше:

– междоузлие удлинённое, в узле расположена чешуя, отмирающая вместе с побегом; пазушные почки у таких метамеров в рост не трогаются;

– междоузлие укороченное, в узле – чешуя; пазушные почки в рост не трогаются;

– междоузлие удлинённое, в узле находится структура, по размерам и форме являющаяся переходной между листом срединной и низкой формации; пазушные почки боковых побегов не формируют;

– междоузлие укороченное, в узле – структура, подобная предыдущему типу; пазушные почки также не трогаются в рост;

– междоузлие удлинённое, в узле – лист срединной формации; пазушные почки формируют воздушные побеги (если метамер входит в состав вегетативного элементарного побега) или не трогаются в рост (при нахождении метамера в составе вегетативно-генеративного побега);

– междоузлие укороченное, в узле – лист срединной формации; производные пазушных почек как у метамера описанного ранее типа.

Б. Универсальный модуль – одноосный побег:

а) монокарпический (почвенно-воздушный и воздушный);

б) с неполным циклом развития (почвенный плагиотропный, почвенно-воздушный анизотропный и воздушный ортотропный).

В. Основной модуль – парциальный куст.

Наибольшее значение в сложении побеговой системы *Pyrola minor* (как и ранее описанных видов) имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

Модель побегообразования – симподиальная розеточная, вариант среднерозеточный; но при этом укороченная часть побега разделена на сегменты, каждый из которых отграничен от подобного метамером с удлинённым междоузлием.

Архитектурная модель типична для всех рассмотренных ранее видов – это модель Leeuwenberg.

Онторморфогенез. В развитии особей *Pyrola minor*, как и для всех описанных ранее видов, мы выделяем те же четыре фазы: фазу протосомы

(*p*), протосомно-побегового (*j*), протосомно-корневищного (*im*, *v*, *g*₁, *g*₂) и корневищного растения (*g*₂, *g*₃, *ss*, *s*). Развитие растений в первых двух фазах, судя по литературным данным (Терёхин, 1977, Багдасарова с соавт., 1983), протекает так же, как у *P. rotundifolia*.

Найденные нами растения находились в последних двух фазах онтоморфогенеза.

Фаза протосомно-корневищного растения. Наиболее молодые особи обладали хорошо развитой побеговой системой с корневищем, отходящим от нитей протосомы. При этом корневище было образовано из резидов почвенно-воздушных побегов.

Растения в целом похожи на растения, описанные выше (в разделе, посвящённом описанию зрелых генеративных особей). Они развиваются обычно центробежно, оставляя в центре протосомную часть. Только на склоне особи растут однонаправленно вниз по склону.

Несколько отличается время появления боковых побегов. У этих растений они образуются обычно весной в год цветения исходных побегов из спящих почек, а у наиболее молодых – весной на следующий год после заложения почки.

Партикуляция происходит в этой фазе, как и у остальных видов, за счёт разрушения наиболее старой части побеговой системы, в результате чего образуется клон из корневищных растений.

Таким образом, в этой фазе растения представлены хорошо развитой побеговой системой с остатками протосомы. Растения находятся в регенеративном и генеративном периодах.

Фаза корневищного растения. В этой фазе *Pyrola minor* обычно растёт в виде клона; все клонисты – в генеративном или постгенеративном периодах развития.

Строение зрелых генеративных растений описано в разделе по побегообразованию. У старых генеративных особей новый почвенно-воздушный побег часто появляется одновременно с выходом на поверхность терминальной почки материнского побега. У такого побега незначительная подземная часть; он развивается параллельно материнскому и обычно не ветвится.

При старении особи ветвление ослабевает сначала в надземной части, затем в подземной. В структуре растения начинают преобладать побеги с неполным циклом развития.

В постгенеративном возрастном периоде растение представлено системой из корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов в почве и отдельных, далеко отстоящих друг от друга надземных частей почвенно-воздушных побегов над почвой.

Таким образом, в последней фазе онтоморфогенеза растение состоит из одной только побеговой системы с придаточными корнями. Растения произрастают в виде клона; все клонисты находятся или в генеративном, или постгенеративном периоде развития.

Весь онтоморфогенез можно отнести к Г-типу: онтогенез семенной особи длится до молодого генеративного состояния, после чего следует многократная партикуляция, полный онтогенез происходит в ряду особей вегетативного происхождения.

3.5. Побегообразование и онтоморфогенез *Pyrola chlorantha* Sw.

Pyrola chlorantha – длиннокорневищное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение со среднерозеточными побегами и полной нормальной специализированной партикуляцией. Побеговая система зрелых генеративных растений состоит в основном из почвенно-воздушных монокарпических побегов.

Почвенно-воздушный монокарпический побег развивается из почек последних метамеров подземной части предыдущего почвенно-воздушного побега. Подземная часть расположена обычно в подстилке или мохово-лишайниковом слое.

Подземная часть почвенно-воздушного побега среднегенеративной особи образована обычно 1–3 плагиотропными годовыми побегами. Последний из них имеет клиноапогеотропную часть, а в некоторых случаях – клиногеотропную, погружающуюся на 10–15 см в почву. При этом следующий за ним вегетативный побег начинается с небольшой клиноапогеотропной части; часто она практически ортотропная.

Плагиотропный побег состоит из элементарных метамеров, несущих узел с тонкой узкой чешуёй, пазушной почкой и нижележащее междоузлие обычно длиной 1–2 см. Встречаются и метамеры с междоузлиями длиной до 0,5 см, которые нельзя рассматривать как укороченные, так как толщина подземной части побега редко превышает 2–3 мм.

Через несколько лет после развёртывания побега из почки в узле каждого метамера образуются неветвящиеся придаточные корни. Они обычно отсутствуют на старых частях побегов.

Положение терминальной почки в конце вегетации, судьба этого побега на следующий год такие же, как и у остальных видов семейства.

Таким образом, первая внепочечная фаза в развитии почвенно-воздушного монокарпического побега – фаза геофильного побега, в пределах которой можно выделить три подфазы, аналогичные подобным этапам развития побега остальных *Pyrolaceae*:

а) подфаза плагиотропного побега; она продолжается в течение 1–2 лет;

б) подфаза плагиотропно-клиногеотропного побега, занимающая один год; этот этап иногда может отсутствовать;

в) подфаза клиноапогеотропного побега, в которой побег находится около одного вегетационного периода.

В целом, фаза геофильного побега продолжается 2–3 года.

Надземная часть включает несколько вегетативных и один вегетативно-генеративный элементарных побегов, которые нарастают верти-

кально вверх и не полегают. Число вегетативных элементарных побегов обычно одинаково во всех условиях обитания – 1–2; в некоторых случаях они отсутствуют.

Вегетативный элементарный побег состоит из элементарных метамеров с удлинёнными и укороченными междуузлиями, по 1–3 каждого типа. Так как в основании побега располагаются метамеры с удлинёнными, за ними – с укороченными междуузлиями, эти побеги – верхнерозеточные.

Метамер удлинённой части образован узлом с узкой зелёной чешуёй и пазушной почкой и нижележащим междуузлем длиной 4–7 мм. Чешуя сохраняется на побеге до его отмирания. Самый верхний метамер этой части годовичного побега часто несёт в узле лист срединной формации (см. рис. 16 а). Обычно самый первый метамер удлинённой части каждого вегетативного побега имеет наиболее длинное междуузлие, а остальные междуузлия примерно равны между собой по длине.

Метамер укороченной части верхнерозеточного побега – это узел с листом срединной формации и пазушной почкой и нижележащее междуузлие длиной 1–2 мм. Листья часто редуцированы до размеров чешуи (3–4 мм), но всегда сохраняют расчленение на листовую пластинку и черешок. Иногда междуузлия всех метамеров элементарного побега удлинённые (см. рис. 16 в); наиболее часто это встречается в ельниках-долгомошниках.

Надземная часть побега часто состоит только из двух элементарных побегов (см. рис. 17). Вегетативный побег при этом несёт один лист срединной формации, а часто на побеге присутствуют только чешуи.

Вегетативно-генеративный элементарный побег состоит из вегетативной части и соцветия.

В основании вегетативной части вегетативно-генеративного побега располагаются 1–2 элементарных метамера с укороченными междуузлиями. По своему строению они не отличаются от метамеров вегетативных элементарных побегов.

Междуузлие последнего метамера всегда удлинённое (длиной 4–8 см); в узле обычно – чешуя, иногда – лист срединной формации (см. рис. 17), в том числе и с редуцированной листовой пластинкой (см. рис. 16 г, д, е).

В редких случаях междуузлия всех метамеров вегетативной части вегетативно-генеративного элементарного побега удлинённые, длиной 1–1,5 см (см. рис. 16 ж).

Типичное соцветие *Pyrola chlorantha* – открытая малоцветковая (2–6 цветков) равносторонняя брактеозная кисть. Междуузлия элементарных метамеров соцветия удлинённые: длина первого обычно 10–15 см, остальных – 1–2 см (см. рис. 16 з).

Кроме типичного варианта соцветия встречаются и отклоняющиеся варианты:

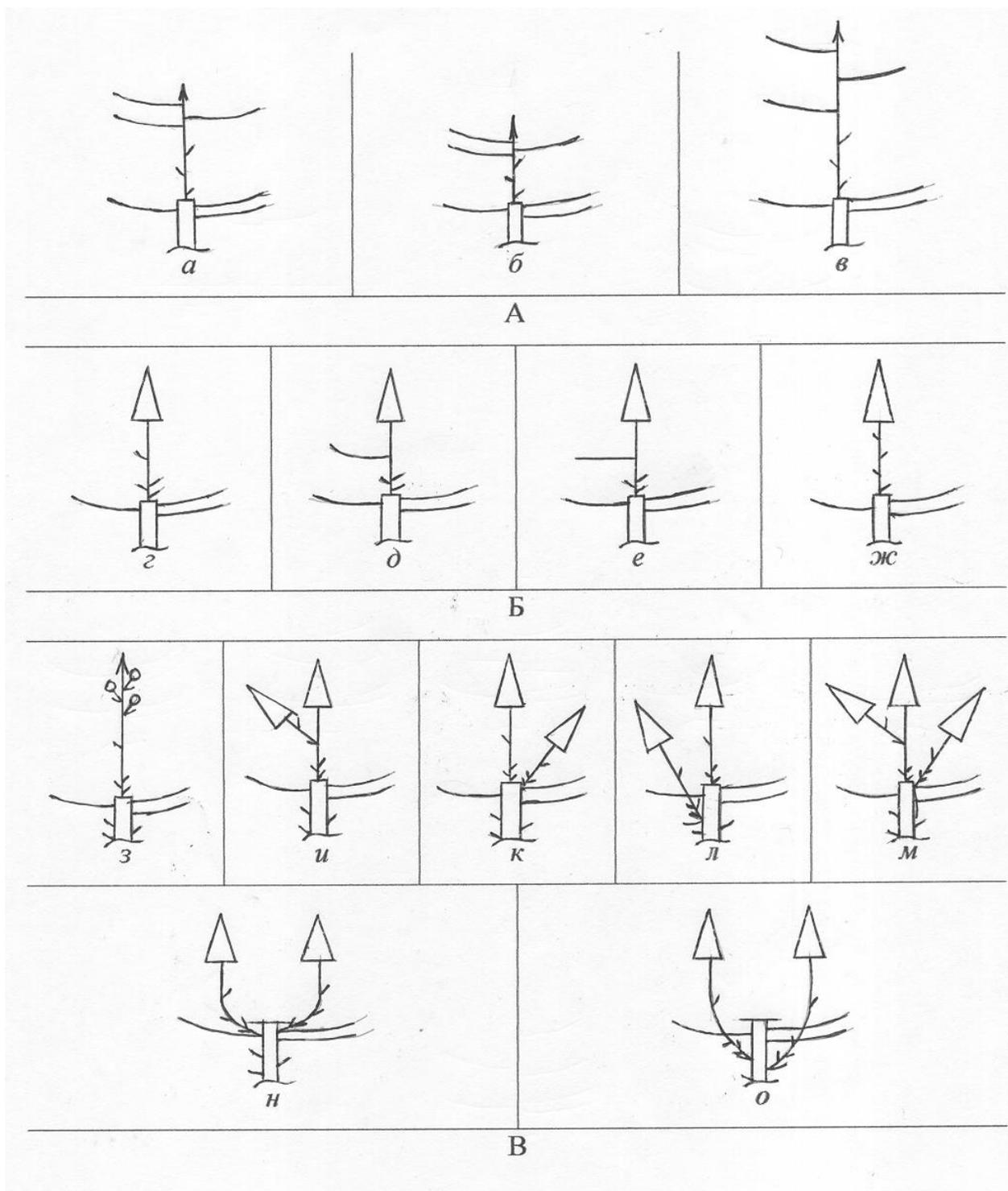


Рис. 16. Строение надземной части почвенно-воздушного монокарпического побега *Pyrola chlorantha*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег; Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные пояснения в тексте

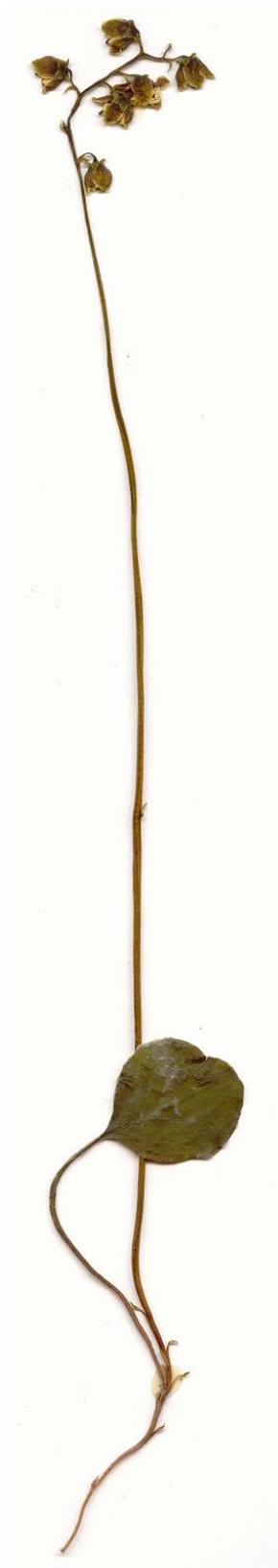


Рис. 17. Строение надземной части почвенно-воздушного поега *Pyrola chlorantha* (масштаб не соблюден); пояснения в тексте

а) на побеге после начала развития кисти из терминальной почки материнского побега из пазушной почки чешуи верхнего метамера генеративного побега может развиваться силлептический побег – дополнительная кисть (см. рис. 16 и); таким образом формируется соцветие – открытая двойная брактеозная кисть на базе одного элементарного побега;

б) вторая кисть формируется из пазушной почки листа срединной формации (соцветие – открытая двойная фрондозно-брактеозная кисть на базе двух элементарных побегов) или чешуи (соцветие – открытая двойная брактеозная кисть на базе двух элементарных побегов) предыдущего элементарного побега (см. рис. 16 к, л);

в) иногда одновременно формируются дополнительные кисти из пазушных почек чешуи генеративного и листа вегетативного элементарных побегов (см. рис. 16 м); соцветие – открытая двойная фрондозно-брактеозная кисть на базе двух элементарных побегов.

Боковая кисть повторяет строение терминальной; в её основании также располагается один несущий чешую метамер с удлинённым междоузлием.

Цветки в основании, в середине, на вершукке соцветия, а также в двух частях одновременно могут не развиваться; при этом формируется обеднённая кисть. Это явление затрагивает и боковые кисти, иногда редуцированные до одного цветка.

Вообще, необходимо отметить, что, пожалуй, нет такого типичного или отклоняющегося варианта строения побега у других видов семейства, который бы отсутствовал у *Pyrola chlorantha*.

В развитии почвенно-воздушного монокарпического побега *Pyrola chlorantha* выделены те же фазы, что и у остальных видов семейства:

а) фаза почки, в которой побег находится обычно 1–3 года;

б) фаза геофильного побега длительностью 2–3 года;

в) фаза вегетативного ассимилирующего побега; она длится обычно 1–2 года, но иногда может и отсутствовать;

г) фаза вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

По аналогии с монокарпическими побегами типичных трав в строении почвенно-воздушного монокарпического побега зрелых генеративных растений *Pyrola chlorantha* мы выделяем следующие структурно-функциональные зоны:

а) нижнюю зону торможения;

б) зону «возобновления» – по длительности периода покоя обычно эти почки спящие, но иногда побеги образуются на следующий после заложения почки год;

в) среднюю зону торможения, состоящую из вегетативных элементарных побегов надземной части; её функция – обеспечение воздушного питания;

г) зону обогащения, включающую часть метамеров последнего вегетативного элементарного побега; здесь формируются боковые вегетативно-генеративные моноциклические побеги;

д) верхнюю зону торможения, представленную метамерами основания вегетативно-генеративного побега; роль этой зоны – вынос терминального соцветия и, иногда, обеспечение воздушного питания;

е) верхушечное соцветие.

Таким образом, типичный почвенно-воздушный монокарпический побег *Pyrola chlorantha* в зрелом генеративном возрастном состоянии – олигоциклический гетерогенный анизотропный среднерозеточный, у которого укороченная часть разделена метамерами с удлинёнными междоузлиями на несколько участков. Иногда укороченная часть отсутствует, побег удлинённый.

Воздушные монокарпические побеги обычно отсутствуют в побеговой системе растения. В тех случаях, когда они есть, это моно- или дициклические побеги, которые состоят из одного вегетативного и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов. Они формируются из почек вегетативной части почвенно-воздушных побегов. Воздушные побеги образуются осенью (редко весной) в год цветения материнского побега (а иногда и на следующий год) и входят в состав парциального куста.

Воздушный монокарпический побег в целом повторяет строение надземной части почвенно-воздушного побега. Он нарастает практически вертикально вверх и не полегает.

В своём развитии воздушный монокарпический побег проходит следующие фазы:

а) фазу почки, в которой побег находится от 1 до 2 лет;

б) фазу вегетативного ассимилирующего побега; она длится около года и нередко отсутствует;

в) фазу вегетативно-генеративного побега, которая занимает 1 год.

Таким образом, воздушный монокарпический побег зрелого генеративного растения – ди- или моноциклический гетерогенный изотропный полурозеточный, иногда удлинённый. От почвенно-воздушного побега он отличается меньшей длительностью онтогенеза.

В побеговой системе *Pyrola chlorantha* всегда есть **побеги с неполным циклом развития**:

а) почвенные плагиотропные побеги;

б) почвенно-воздушные анизотропные вегетативные побеги;

в) вегетативные ортотропные побеги.

Почвенно-воздушный побег ветвится до второго (очень редко больше) порядка с образованием **парциального куста**. Боковые побеги образуются обычно из почек самого первого элементарного побега. Часто формируется несколько (до четырёх) моноциклических побегов, но реализации всех почек побега никогда не происходит. Воздушные побеги развиваются обычно из пазушных почек листьев срединной формации, а иногда

и чешуй, обычно в год цветения материнского побега, иногда – следующей весной.

При отмирании апикальной почки материнского побега до цветения из пазушных почек листьев или чешуй вегетативных элементарных побегов формируются моноциклические вегетативно-генеративные побеги. В этом случае формируется закрытая двойная брактеозная или фрондозная зонтиковидная кисть (см. рис. 16 н, о).

Развивается парциальный куст в течение 5–8 лет. Отмирание побега после цветения происходит постепенно, начиная с верхней части, оно приостанавливается у места появления бокового побега. Полное отмирание системы начинается с самого верхнего побега и продолжается в течение 3–4 лет; общая длительность жизни парциального куста – 8–12 лет. Подземная часть входит в состав скелетной оси растения.

Целостное растение представляет собой систему из корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов и из отдельных вегетативных и монокарпических побегов (до нескольких десятков) и нескольких парциальных кустов.

Модульная организация *Pyrola chlorantha* типична для всех видов рода *Pyrola*.

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером:

а) в подземной части побегов метамеры состоят из узла с чешуёй и удлинённого междоузлия; из пазушных почек могут формироваться почвенно-воздушные побеги;

б) в надземной части побега представлены следующие варианты строения:

– междоузлие удлинённое, в узле находится зелёная чешуя, сохраняющаяся на побеге до его отмирания; пазушные почки образуют воздушные побеги, в том числе и силлептические из почек вегетативной части вегетативно-генеративного побега;

– междоузлие укороченное, в узле – чешуя; пазушные почки в рост не трогаются (метамеры основания вегетативно-генеративного побега);

– междоузлие удлинённое, в узле расположена промежуточная по строению и размерам структура между листом срединной формации и типичной чешуёй; пазушные почки способны образовывать силлептические воздушные побеги;

– междоузлие удлинённое, в узле – лист срединной формации; пазушные почки формируют воздушные побеги;

– междоузлие укороченное, в узле – лист срединной формации; производное пазушных почек – воздушные побеги.

Б. Универсальный модуль представлен одноосным побегом, строение которого различается в зависимости от положения модуля в побеговой системе:

а) монокарпические почвенно-воздушные и воздушные побеги;

б) почвенные плагиотропные, почвенно-воздушные анизотропные и воздушные ортотропные побеги с неполным циклом развития.

В. Основной модуль часто соответствует универсальному, иногда – это парциальный куст.

Наибольшее значение в сложении побеговой системы имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

Модель побегообразования, как и у рассмотренных выше видов – симподиальная розеточная, её среднерозеточный вариант, в котором укороченная часть побега разделена на несколько участков метамерами с удлинёнными междоузлиями. Иногда при отсутствии укороченной части модель побегообразования иная – симподиальная длиннопобеговая.

Архитектурная модель *Pyrola chlorantha* такая же, как и у всех описанных ранее видов – модель Leeuwenberg.

Онторморфогенез. Как у большинства видов семейства *Pyrolaceae*, в онторморфогенезе *Pyrola chlorantha* мы выделяем четыре фазы; развитие на первых двух протекает аналогично таковому у *P. rotundifolia*.

В фазе протосомно-корневищного растения особь представляет собой систему из протосомной части в центре и радиально расходящихся корневищ и почвенно-воздушных побегов. Растение находится в прегенеративном и генеративном периодах.

В целом строение побегов соответствует описанному для зрелых генеративных растений. Некоторые отличия касаются только времени формирования новых почвенно-воздушных побегов: они появляются часто на следующий год после заложения почки и развиваются одновременно с развитием надземной части материнского побега.

Партикулирует наиболее старая часть побеговой системы; в результате образуется клон из корневищных растений.

В фазе корневищного растения *Pyrola chlorantha* обычно произрастает в виде клона. Все клонисты находятся или в генеративном, или в постгенеративном периодах развития.

С возрастом ветвление ослабевает, увеличивается число побегов с неполным циклом развития, подземная часть почвенно-воздушных побегов удлиняется. Побеговая система в почве отмирает, начиная с наиболее старой части. Растение партикулирует и образуется клон из нескольких растений одного возрастного состояния. Клонисты быстро «уползают» друг от друга.

В редких случаях трогаются в рост спящие почки корневища. При этом формируется почвенно-воздушный побег, часто развивающийся по типу побегов более молодой особи. Связь с материнским растением быстро разрушается, и такой побег становится самостоятельной особью. Формируется клон из молодого растения в центре и старых по краям.

В целом, онтогенез особи у этого вида можно отнести к Г-типу: онтогенез семенной особи краток (до молодого генеративного возрастного состояния), после чего происходит многократная партикуляция; полный

онтогенез протекает в ряду особей вегетативного происхождения. Партикуляция иногда сопровождается глубоким омоложением, что позволяет предположить потенциальное бессмертие растения.

3.6. Побегообразование и онтоморфогенез *Moneses uniflora* (L.)

A. Gray

Moneses uniflora – протосомное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение с полной ранней специализированной партикуляцией. Термин «протосомное» мы применяем для характеристики данной жизненной формы, так как в зрелом генеративном возрастном состоянии в строении растения обязательно присутствует протосомная часть.

В строении растения наибольшее значение имеют протосомная часть и почвенно-воздушные монокарпические побеги.

Протосомная часть сохраняется на протяжении всей жизни растения. Она расположена в верхних слоях почвы на глубине 2–3 см.

Протосомная часть растения в зрелом генеративном возрастном состоянии представлена нитевидными ветвящимися элементами. Их толщина не превышает 0,5 мм, наиболее часто – 0,2–0,3 мм. Длина нитей обычно 10–20 см. Площадь, занимаемая протосомной частью, часто очень значительна и достигает нескольких десятков квадратных сантиметров.

Нити протосомной части нарастают большей частью горизонтально; в некоторых случаях наблюдается наклонное нарастание вниз или вверх. Вертикально нарастающие элементы практически не встречаются. Ветвятся нити до четвёртого порядка.

Почвенно-воздушный монокарпический побег формируется из адвентивной почки на нити протосомной части растения и состоит из подземной части в верхних слоях почвы и надземной части.

Побеги могут образовываться как на далеко отстоящих друг от друга нитях протосомной части, так и на рядом расположенных. При этом развиваются побеги даже на одной и той же нити не одновременно: часто можно наблюдать растущие рядом трициклический монокарпический побег и вегетативный из двух годичных приростов.

Подземная часть почвенно-воздушного побега незначительна; её длина редко превышает 1–2 см. В самом начале она слабо отличается от нити протосомы: её толщина не превышает 0,2 мм, а метамерное строение, характерное для побега в дальнейшем, практически не прослеживается. Можно предположить, что здесь, так же как это описано для представителей семейства Орхидные (Rasmussen, 1986; цит. по: Варлыгина, 1995), апикальная меристема нити протосомы преобразуется в побеговую.

К поверхности толщина оси увеличивается и достигает 0,5 мм. Становится отчётливо видно её метамерное строение. Метамеры подземной части почвенно-воздушного побега представлены узлом с тонкой плёнчатой чешуёй длиной 1–2 мм, пазушной почкой и нижележащим междоузлием длиной 6–7 мм. Придаточные корни отсутствуют всегда.

Нарастает подземная часть почвенно-воздушного побега обычно строго вертикально вверх; только в редких случаях встречается небольшой участок с горизонтальным нарастанием.

Таким образом, первая фаза в развитии почвенно-воздушного побега – фаза геофильного побега, которая длится часть вегетационного сезона.

Надземная часть состоит из нескольких (обычно 2–3) вегетативных элементарных побегов и одного вегетативно-генеративного. Все они нарастают вертикально вверх, не полегают.

Подземная часть почвенно-воздушного побега, вероятно, принадлежит *первому вегетативному* побегу. Его строение вообще значительно отличается от строения последующих. Первый вегетативный побег состоит в основании (не считая метамеров подземной части) из 2–3 метамеров с удлинёнными междоузлиями и следующих за ними 3–5 метамеров с укороченными междоузлиями (см. рис. 18 а).

Метамер удлинённой части этого побега образован узлом с чешуёй длиной 2 мм с пазушной почкой и нижележащим междоузлем длиной около 6 мм. Самый верхний метамер этой части часто несёт в узле лист срединной формации.

Метамер укороченной части вегетативного побега – узел с редуцированным листом длиной до 1 см с пазушной почкой и нижележащее междоузлие длиной около 1 мм. Часто длина междоузлия настолько мала, что листья кажутся собранными в мутовки.

Таким образом, самый первый вегетативный побег в составе почвенно-воздушного побега следует считать верхнерозеточным.

Остальные вегетативные побеги отличаются тем, что у всех у них междоузлия несущих чешуи метамеров укороченные (длина междоузлия около 1 мм). Чешуи кажутся собранными в мутовку в основании побега. Метамер с удлинённым междоузлем только один – самый первый из несущих листья. Следом за ним расположены несущие листья (длиной 1–1,5 см) метамеры с укороченными междоузлиями (длина междоузлия также около 1 мм). Листья кажутся собранными в мутовку на верхушке побега (см. рис. 18 б). Только иногда у одного-двух из несущих чешуи метамеров есть также удлинённые междоузлия.

Кроме побегов, собранных из большого числа метамеров с хорошо развитыми листьями срединной формации, встречаются и три- или дициклические почвенно-воздушные побеги, где вегетативный побег составлен 2–4 элементарными метамерами, последний из которых несёт лист срединной формации, часто со значительно более развитой (до 2 см) листовой пластинкой.

Вегетативно-генеративный элементарный побег образован вегетативной частью, несущей чешуи, и цветком.

Вегетативная часть состоит из нескольких (обычно 3–4) метамеров с укороченными междоузлиями; их строение не отличается от строения подобных метамеров вегетативных элементарных побегов.

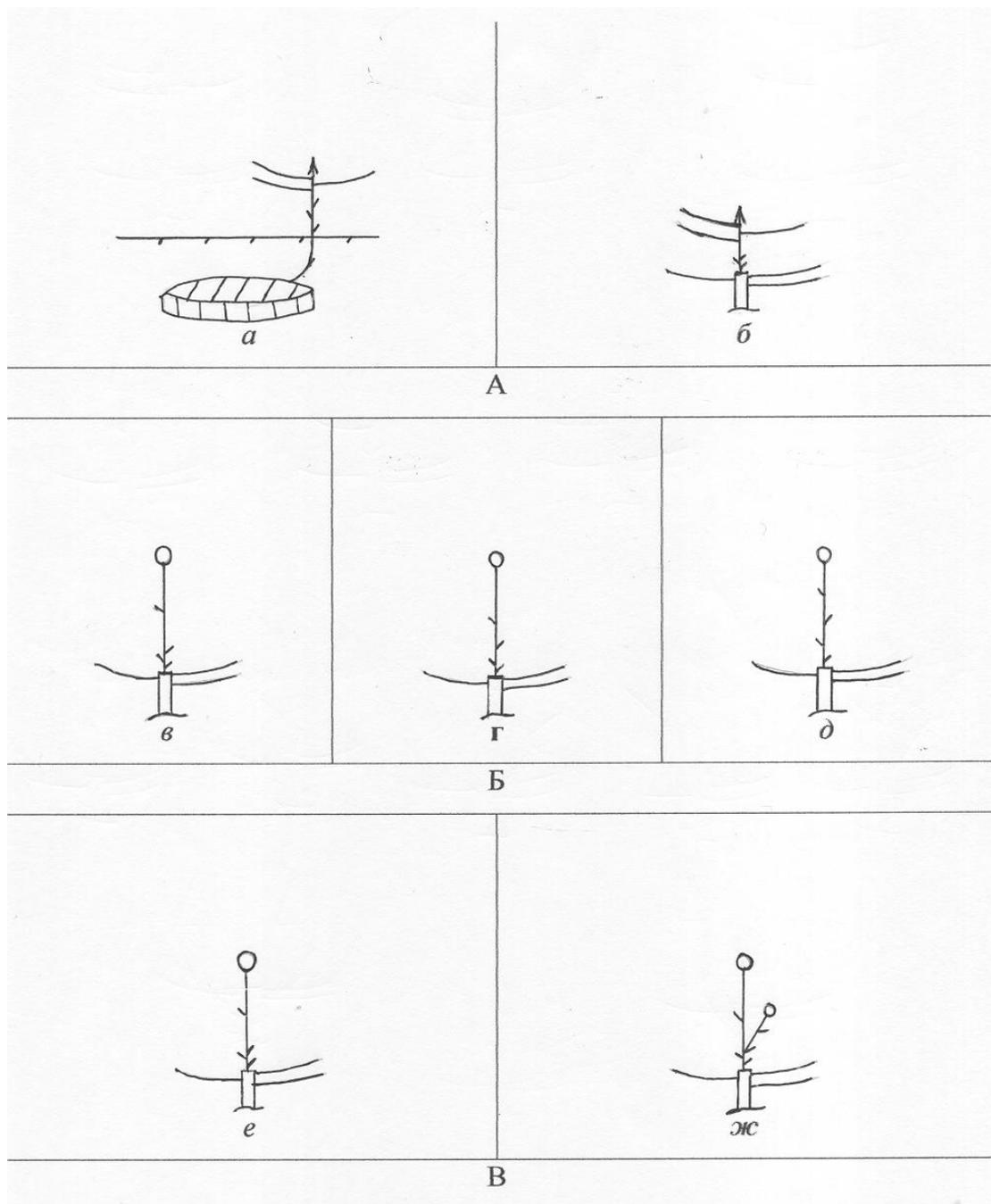


Рис. 18. Строение почвенно-воздушного монокарпического побега *Moneses uniflora*. Условные обозначения: А – вегетативный элементарный побег, Б, В – вегетативно-генеративный элементарный побег; остальные пояснения в тексте

Междоузлие прицветника обычно удлинённое, длиной от 2 до 7–10 см; прицветник располагается в основании, в средней части или на верхушке вегетативно-генеративного побега. В некоторых случаях метамеров с удлинёнными междоузлиями может быть два или несколько (см. рис. 18 в, г, д). При этом все они несут в узле пазушную почку.

Заканчивается вегетативно-генеративный элементарный побег в типичных случаях одиночным ложнотерминальным цветком (см. рис. 18 е). Очень редко встречаются побеги с двумя цветками; второй цветок при этом развивается из пазушной почки последней чешуи вегетативной части вегетативно-генеративного побега (см. рис. 18 ж).

Таким образом, в развитии почвенно-воздушного монокарпического побега *Moneses uniflora* выделяются такие же фазы, как и в строении аналогичного монокарпического побега остальных видов семейства:

а) фаза почки, длительность существования которой не представляется возможным определить, так как это придаточная почка на нити протокомы;

б) фаза геофильного побега, в которой побег находится часть вегетационного сезона;

в) фаза вегетативного ассимилирующего побега, продолжающаяся обычно 2–3 года;

г) фаза вегетативно-генеративного побега, которая занимает один год.

По аналогии с монокарпическими побегами типичных трав в строении почвенно-воздушного монокарпического побега среднегенеративных растений *Moneses uniflora* мы выделяем следующие структурно-функциональные зоны:

а) геофильную зону, которая включает всю подземную часть растения; её основная функция – вынос почки на поверхность почвы;

б) вегетативно-генеративную зону, в которую входит вся надземная часть; её роль – воздушное питание и семенное размножение.

Таким образом, обычно почвенно-воздушный монокарпический побег *Moneses uniflora* в зрелом генеративном возрастном состоянии – олигоциклический гетерогенный изотропный среднерозеточный; при этом укороченная часть разделена на несколько сегментов. Один от другого эти сегменты укороченной части отделены одним метамером с удлинённым междоузлием.

Воздушные монокарпические побеги в побеговой системе *Moneses uniflora* не обнаружены.

В побеговой системе растения часто присутствуют и **побеги с неполным циклом развития**, соответствующие подобным побегам описанных ранее видов:

а) почвенные плагиотропные побеги;

б) почвенно-воздушные анизотропные (или практически ортотропные) вегетативные побеги.

В очень редких случаях почвенно-воздушный побег ветвится до второго порядка. Боковой побег формируется из пазушной почки листа срединной формации или чешуи при повреждении апикальной меристемы материнского побега (иногда боковой побег развивается параллельно материнскому).

После цветения побега начинается его отмирание, которое продолжается в течение нескольких лет; при этом побег отмирает полностью, до протосомной части растения.

Целостное растение представляет собой систему из подземной (протосомной части и подземных частей почвенно-воздушных побегов) и надземной части из вегетативных и монокарпических побегов (до нескольких десятков).

Модульная организация *Moneses uniflora* в целом не отличается от других видов семейства.

А. Элементарный модуль представлен элементарным метамером; его основные варианты следующие:

а) междоузлие удлинённое, в узле – типичная чешуя; зелёная в надземной части и бесцветная в подземной;

б) междоузлие укороченное, в узле расположена зелёная чешуя;

в) междоузлие удлинённое, в узле находится лист срединной формации;

г) междоузлие укороченное, в узле также лист срединной формации.

Б. Универсальный модуль представлен одноосным побегом:

а) монокарпическим почвенно-воздушным;

б) почвенным плагиотропным побегом с неполным циклом развития;

в) почвенно-воздушным побегом с неполным циклом развития.

В. Основной модуль структурно соответствует универсальному.

Наибольшее значение в сложении тела растения имеет универсальный модуль, структурно соответствующий почвенно-воздушному монокарпическому побегу.

Модель побегообразования *Moneses uniflora* уникальна, поскольку новые побеги формируются не из пазушных почек побегов, а из адвентивных почек протосомы. В целом, её можно описать как моноподиальную среднерозеточную, в которой побег после нескольких лет развития зацветает, а после цветения полностью отмирает.

Архитектурная модель как взаимное расположение основных модулей у *Moneses uniflora* не имеет соответствия среди выделенных моделей тропических древесных растений, поскольку у этого растения каждый основной модуль (неветвящийся монокарпический побег) развивается из адвентивной почки протосомной части. В то же время наиболее она близка к модели Holtum: нарастание основного модуля моноподиальное и заканчивается формированием терминального цветка.

Онтоморфогенез. В онтогенезе *Moneses uniflora* нам представляется возможным выделить только две фазы:

а) протосомы (*p*);

б) протосомно-побегового растения (*im, j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss, s*).

I. Фаза протосомы. Развитие растения на этой фазе и его строение излагается нами по литературным данным (Lück, 1940, 1941; Lihnell, 1942; Harley, 1959; Терёхин, 1977; Багдасарова, Вахрамеева, 1990).

При прорастании семени происходит заражение проростка грибом; в асептических условиях семена не прорастают. Подземная стадия развития растения продолжается несколько лет, после чего на ней образуется почвенно-воздушный побег. Интересно отметить, что ни одним из авторов не отмечается формирования какого-либо почвенного побега (или корневища).

Вероятно, уже на этой стадии возможна партикуляция, которую, видимо, следует охарактеризовать как травматическую (механическую) полную раннюю неспециализированную.

Таким образом, в первой фазе онтоморфогенеза растение состоит только из одной протосомы. Особи находятся на самых ранних этапах регенеративного периода развития.

II. Фаза протосомно-побегового растения. Весь остальной онтогенез растения, по-видимому, проходит в этой фазе. Строение особи описано выше в разделе, посвящённом структуре зрелого генеративного растения. Однако в зависимости от возрастного состояния растения его структура несколько различается; основные отличия касаются строения протосомной части.

У растений, произрастающих небольшой куртиной, протосомная часть характеризуется небольшим диаметром (около 10–30 см), у особей, растущих большой куртиной, – большим.

Также различается протосомная часть и по степени заполнения нитями протосомы пространства: чем меньше диаметр протосомы, тем интенсивнее она ветвится (см. рис. 19 а, б), и наоборот – чем длиннее нити, тем меньше они ветвятся (см. рис. 19 в). Вероятно, первый вариант относится к более молодым растениям, второй – к более старшим.

Очевидно, что на этой стадии развития партикулирует также протосомная часть. Партикуляция – полная ранняя специализированная.

Таким образом, растение во второй фазе онтоморфогенеза представлено хорошо развитой протосомной частью и побеговой системой из многих почвенно-воздушных побегов. Растения находятся в генеративном периоде развития; постгенеративных особей не найдено.

Протосомная часть растения играет роль субстрата для прикрепления симбионтного гриба и обеспечивает минеральное питание и вегетативное размножение; побеговая часть обеспечивает воздушное питание, семенное размножение и воспроизведение.



Рис. 19. Строение разновозрастных особей *Moneses uniflora* (части растений) (масштаб 1:2). Условные обозначения: 1 – побеги; 2 – нити протосомы; остальные пояснения в тексте

Весь онтогенез можно отнести к Д-типу: онтогенез семенной особи краток, заканчивается в молодом генеративном возрастном состоянии (или даже в прегенеративном периоде), полный онтогенез протекает в ряду особей вегетативного происхождения. В результате многократной партикуляции происходит значительное омоложение особи. Можно предположить в связи с этим, что растения *Moneses uniflora* также потенциально бессмертны.

3.7. Особенности биоморфологии других видов семейства

Остальные виды семейства *Pyrolaceae* (кроме *Pyrola media*) изучены по гербарным образцам (LE, MW, SYCO, SYCT и др.). В этом разделе изложены основные особенности строения их побеговых систем.

Строение видов рода *Chimaphila* в целом соответствует строению *Ch. umbellata*; все они по жизненной форме длиннокорневищные вечнозелёные явнополицентрические кустарнички.

Вегетативно-генеративный элементарный побег *Chimaphila japonica* состоит из вегетативной части и соцветия. Строение вегетативной части соответствует строению подобной части *Ch. umbellata*: в основании побега расположены несколько несущих чешуи метамеров, следом за ними – несколько метамеров с листьями срединной формации (первый из них с удлинённым междуузлем). Завершается вегетативная часть одним метамером с чешуёй, отличающейся от чешуй вегетативных элементарных побегов и основания вегетативной части этого побега большими размерами (междузвие у него всегда удлинённое). Основные различия касаются длины несущих чешуи метамеров основания побега:

- а) все междуузлия метамеров удлинённые (см. рис. 20 а);
- б) все междуузлия укороченные (см. рис. 20 б);
- в) междуузлия первых 2–3 метамеров укороченные, остальных – удлинённые (см. рис. 20 в).

Иногда все листья срединной формации на побеге редуцированы до чешуй, по своим размерам и форме напоминающие чешуи надземных побегов *Pyrola rotundifolia* (см. рис. 20 г).

Завершается вегетативно-генеративный побег обычно одним цветком (см. рис. 20 д), иногда – двумя (см. рис. 20 е); в этом случае второй цветок на длинной цветоножке развивается из пазушной почки последней чешуи вегетативной части этого элементарного побега.

Наряду с типичными соцветиями, включающими один терминальный вегетативно-генеративный побег, нередко встречаются особи *Chimaphila japonica* с ещё одним побегом, развивающимся в год цветения материнского из пазушной почки листа срединной формации вегетативной части вегетативно-генеративного побега (см. рис. 20 ж); соцветие – открытая двойная фрондозно-брактеозная кисть. В некоторых случаях в таком соцветии реализуется в соцветие и пазушная почка верхней чешуи вегетативно-генеративного побега (см. рис. 20 з).

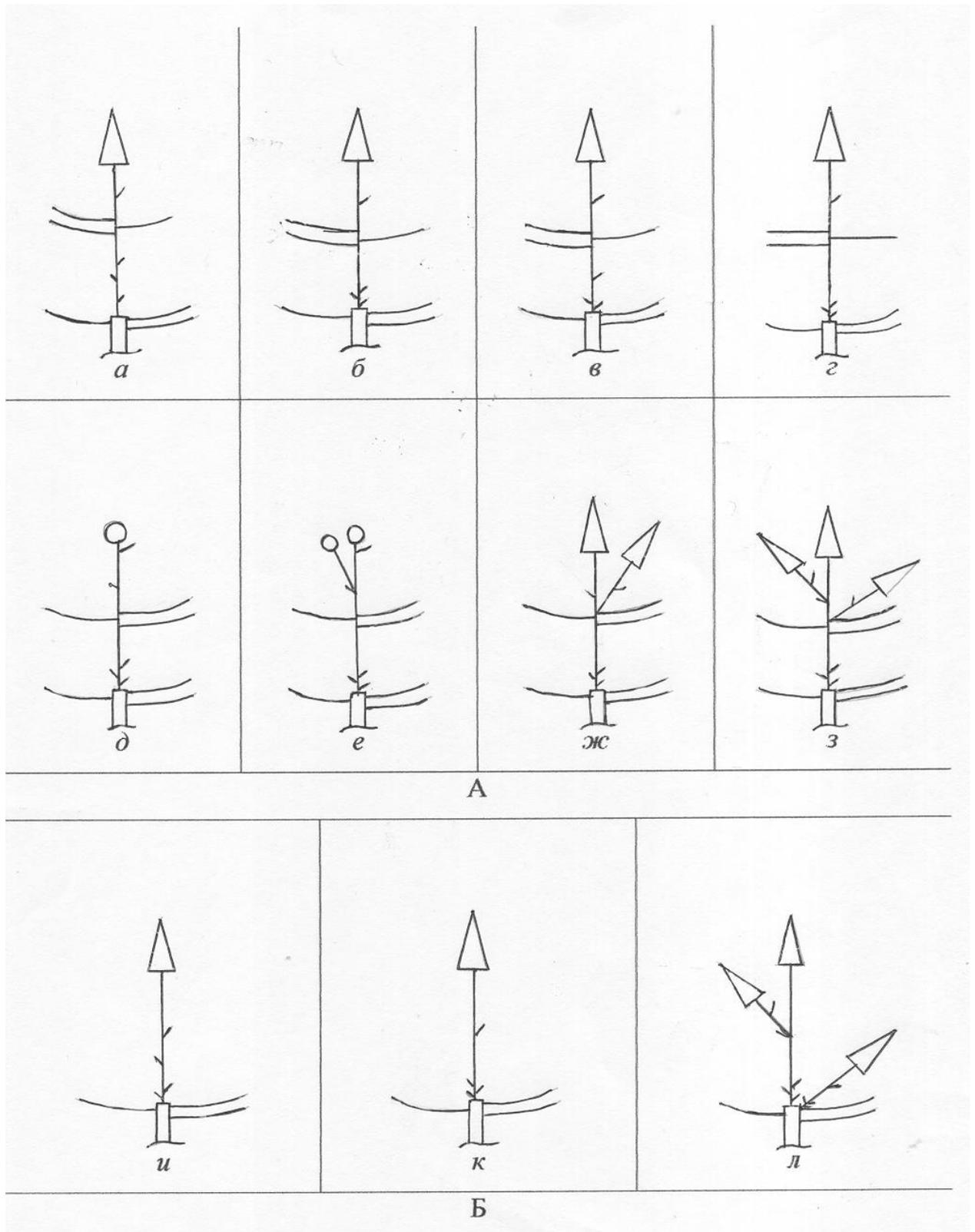


Рис. 20. Строение вегетативно-генеративного элементарного побега видов рода *Chimaphila*: А – *Ch. japonica*; Б – *Ch. maculata*; пояснения в тексте

У *Chimaphila maculata* все метамеры вегетативной части вегетативно-генеративного побега несут обычно чешуи, напоминающие чешуи *Pyrola rotundifolia*; они значительно отличаются по своим размерам от чешуй вегетативных побегов. Междоузлия этих метамеров могут быть как удлинёнными (см. рис. 20 *и*), так и укороченными (см. рис. 20 *к*).

Типичное соцветие этого вида соответствует соцветию *Chimaphila umbellata* – это открытая малоцветковая брактеозная зонтиковидная кисть. Так же как и у *Ch. japonica*, здесь могут формироваться сложные соцветия, новые кисти в котором развиваются из пазушной почки чешуи вегетативной части вегетативно-генеративного побега и листа срединной формации последнего элементарного побега (см. рис. 20 *л*); соцветие – открытая двойная фрондозно-брактеозная кисть, сформировавшаяся на основе двух годовичных приростов.

Строение побегов, парциальных кустов и растения в целом *Pyrola rotundifolia* типично для большинства видов рода *Pyrola*; все виды рода – длиннокорневищные вечнозелёные явнополицентрические многолетние травы. Отличия сводятся к некоторым морфологическим показателям – окраске цветков, размерам листьев, размерам и форме пестика и т. д., которые часто служат основными критериями для выделения мелких видов. Наряду с этим у ряда видов обнаружены некоторые интересные варианты.

На вегетативно-генеративном побеге *Pyrola dahurica*, *P. dentata*, *P. picta* часто встречаются переходные по размерам, форме и окраске между листьями срединной формации и чешуями структуры вместо обычных чешуй (см. рис. 21 *а*). У *P. grandiflora* здесь иногда присутствует и лист срединной формации.

Иногда пазушные почки последнего вегетативного побега надземной части *Pyrola dahurica* развиваются в вегетативно-генеративные побеги. Обычно это наблюдается при отмершей терминальной почке, соцветие – закрытая двойная фрондозная зонтиковидная кисть (см. рис. 21 *б*), но иногда и одновременно с цветением материнского побега; соцветие – открытая двойная фрондозно-брактеозная кисть, сформировавшаяся на базе двух годовичных побегов (см. рис. 21 *в*).

Соцветие, похожее на последний вариант, отмечено и у *Pyrola picta*, но здесь дополнительные кисти развиваются из пазушных почек чешуй вегетативного побега; соцветие – открытая двойная брактеозная кисть на базе двух годовичных приростов (см. рис. 21 *г*). Боковая кисть у *P. dahurica* может образоваться из пазушной почки чешуи вегетативно-генеративного побега, соцветие при этом – открытая двойная брактеозная кисть (см. рис. 21 *д*); такой вариант сложного соцветия встречается и у *P. japonica*.

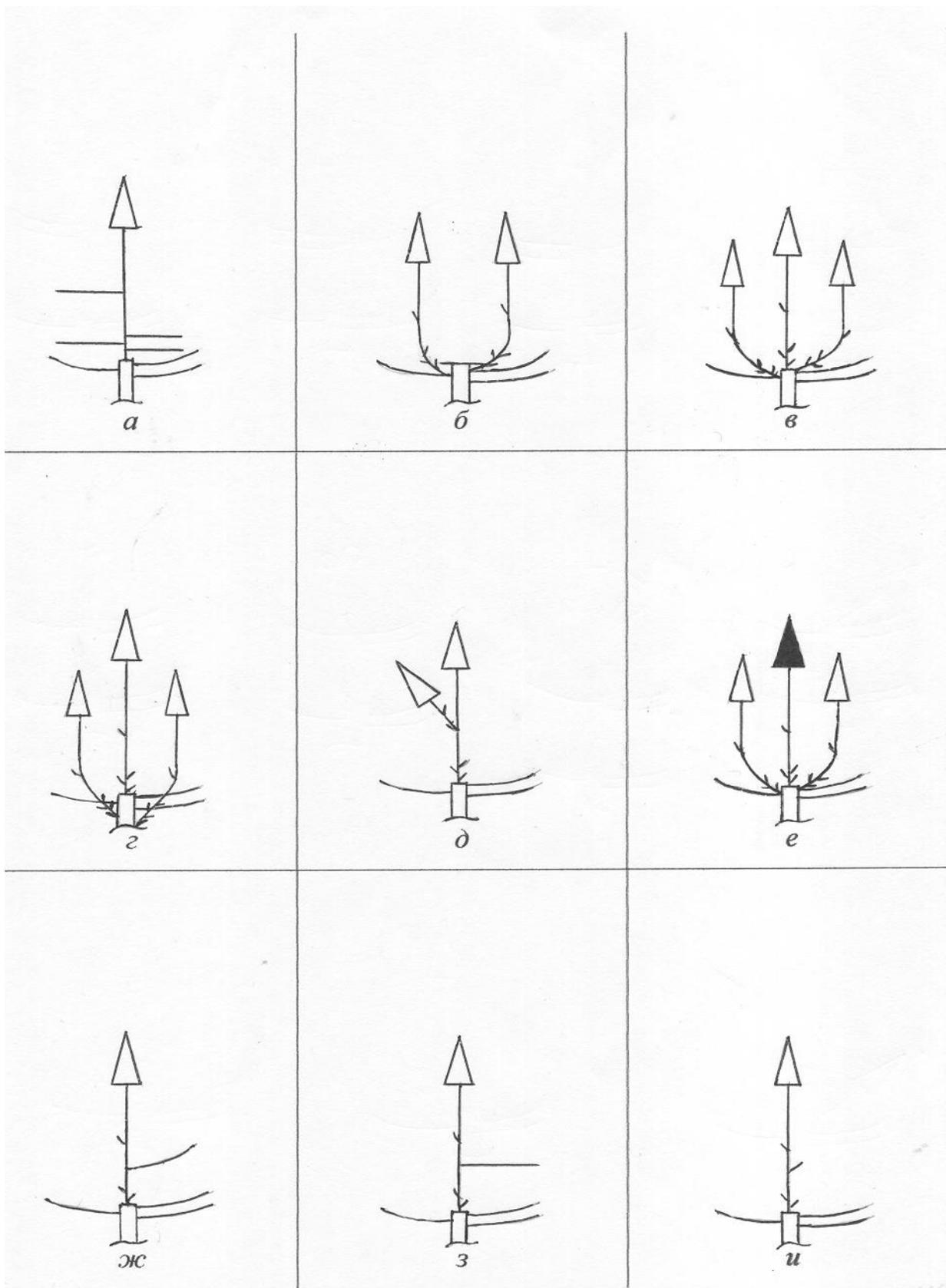


Рис. 21. Строение побеговых систем видов рода *Pyrola*; пояснения в тексте

Практически у всех видов рода *Pyrola* (особенно часто у *P. bracteata* Nooh., *P. dahurica*, *P. incarnata*, *P. grandiflora*, *P. media*, *P. subaphylla*) отмечены побеги с редуцированными вплоть до одного цветка соцветиями. Редукции могут подвергаться цветки в основании, на верхушке или в средней части соцветия; часто одновременно в разных частях соцветия.

Строение побеговых систем *Pyrola renifolia* больше напоминает строение особей *P. chlorantha*: так, на следующий после цветения материнского побега год из пазушных почек листьев последнего вегетативного побега может сразу сформироваться несколько вегетативно-генеративных побегов (см. рис. 21 е).

Некоторое сходство с этими двумя видами имеет и строение особей *Pyrola aphylla*. Здесь также ветвление в надземной части отсутствует, ветвится только подземная часть. Целостное растение – система из надземных частей почвенно-воздушных монокарпических побегов без листьев срединной формации над почвой и корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов в почве. Надземная часть побега развивается за один вегетативный сезон и обычно не ветвится.

Модель побегообразования *Pyrola aphylla* – симподиальная длиннопобеговая, так как побеговая система состоит из удлинённых побегов, ризиды которых образуют симподий.

У *Pyrola media*, представляющей собой гибрид между *P. rotundifolia* и *P. minor*, строение вегетативно-генеративного побега наиболее напоминает строение подобного элементарного побега *P. minor*. Здесь в основании побега находится несколько несущих чешуи метамеров с укороченными междуузлиями, следом за ними – один-два несущих листья срединной формации, завершается вегетативная часть одним метамером с чешуёй (см. рис. 21 ж).

Однако у листьев срединной формации вегетативной части вегетативно-генеративного побега часто редуцирована пластинка, расширен черешок; в целом, их можно охарактеризовать как переходные структуры между листьями срединной формации и чешуями (см. рис. 21 з).

Иногда все метамеры вегетативной части вегетативно-генеративного побега – узел с чешуёй и пазушной почкой и удлинённое междуузлие. При этом все чешуи оказываются расставленными по побегу (см. рис. 21 и).

Таким образом, строение видов семейства, выбранных в качестве модельных, является характерным для представителей каждого рода. Но практически у каждого вида присутствуют отклоняющиеся варианты строения, которые свидетельствуют о связи видов разных родов семейства между собой, морфологической поливариантности особей в пределах вида и морфологических возможностях в пределах семейства *Pyrolaceae* в целом.

ГЛАВА 4. НАПРАВЛЕНИЕ, ПУТИ И ОСНОВНЫЕ МОДУСЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМЕЙСТВЕ *PYROLACEAE*

По результатам сравнительно-морфологического анализа жизненные формы видов семейства *Pyrolaceae* мы определяем следующим образом:

- длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек с верхнерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией (модель – *Chimaphila umbellata*);
- длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек со среднерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией (модель – *Orthilia secunda*);
- длиннокорневищное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение со среднерозеточными побегами и полной нормальной специализированной партикуляцией (модель – *Pyrola rotundifolia*);
- длиннокорневищное явнополицентрическое травянистое растение с удлинёнными побегами, несущими в надземной части только соцветие, с полной нормальной специализированной партикуляцией (модель – *Pyrola aphylla*);
- протосомное вечнозелёное явнополицентрическое травянистое растение со среднерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией (модель – *Moneses uniflora*).

Далее название жизненной формы будет даваться по модельному виду.

Сравнение строения всех изученных биоморф мы проведём на уровне элементарного, универсального и основного модулей, растения в целом, а также хода онтоморфогенеза.

Элементарный модуль. При характеристике структуры растения мы детально исследовали строение элементарного модуля (фитомера, элементарного метамера), что отчасти соответствует направлению исследований М. Вит. Маркова (1990 и др.). Основными показателями для сравнения этого модуля у разных видов мы принимаем следующие: тип листьев, наличие придаточных корней, длительность жизни листьев, длина междоузлий и производные пазушных почек (см. рис. 22).

А. Тип листьев. У большинства видов семейства *Pyrolaceae* на метамере располагаются листья срединной формации и чешуи (см. рис. 22 б, в, г); только у *Pyrola aphylla* во всей побеговой системе, а у многих видов рода *Pyrola* на отдельных побегах все листья видоизменены в чешуи (см. рис. 22 д).

У *Chimaphila umbellata*, *Ch. japonica*, *Pyrola minor*, *P. media* и *P. chlorantha* в побеговой системе часто также присутствуют переходные структуры между листьями срединной и нижней формации, отличающиеся по размерам, форме и окраске; они всегда локализованы на вегетативно-генеративном элементарном побеге. Вообще, в строении этого побега отмечены все варианты строения элементарного модуля (см. рис. 22 е).

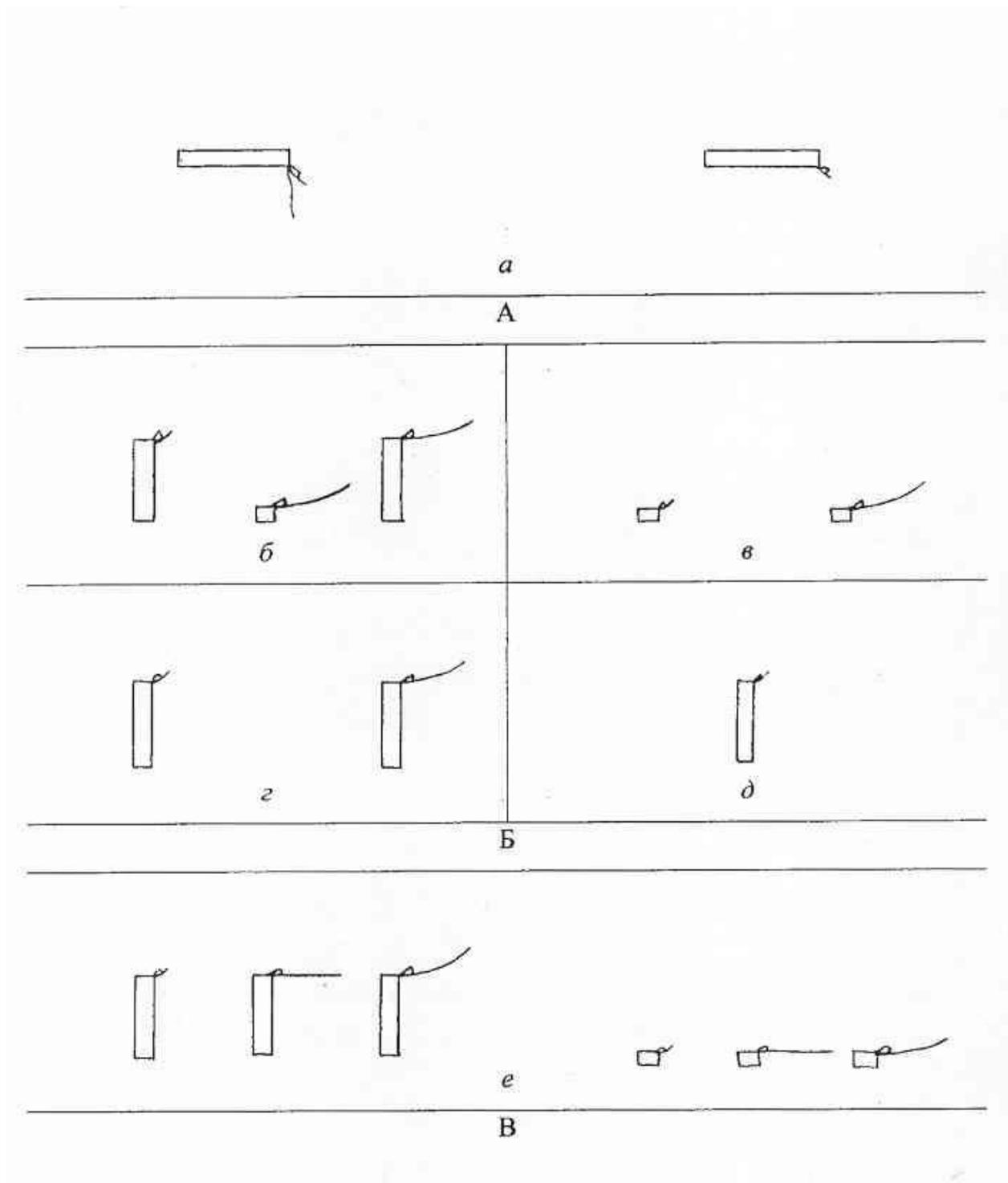


Рис. 22. Строение элементарного модуля видов семейства *Pyrolaceae*. Условные обозначения: А – в подземной части; Б – у надземных вегетативных элементарных побегов; В – у вегетативно-генеративных элементарных побегов; остальные пояснения в тексте

Б. Наличие корней. В узле метамеров подземной части у большинства видов семейства есть придаточные корни; и только у *Moneses uniflora* они никогда не образуются (см. рис. 22 а). Формируются придаточные корни у кустарничков (видов рода *Chimaphila* и у *Orthilia secunda*), а также у *Pyrola chlorantha* на следующий год, а иногда и позже после появления метамера; у трав рода *Pyrola* – в год формирования метамера.

В. Время сохранения листьев на побеге. Как листья срединной, так и низовой формации у большинства видов сохраняются на побеге обычно 3–4 года; только у видов рода *Chimaphila* листья низовой формации в основании каждого элементарного побега отмирают через год.

Г. Длина междоузлий. Междоузлия всех метамеров подземной части обычно удлинённые (см. рис. 22 а), в надземной части они удлинённые в основании элементарного побега и укороченные на его верхушке (см. рис. 22 б, в). У *Orthilia secunda*, *Pyrola chlorantha* и *P. aphylla* вся побеговая система часто образована метамерами с удлинёнными междоузлиями (см. рис. 22 г, д).

У видов рода *Chimaphila*, у *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha* метамеры с удлинёнными междоузлиями обычно несут в узле лист низовой, а с укороченными – лист срединной формации (см. рис. 22 б). У остальных видов междоузлия большинства метамеров надземной части укороченные, в основании побега несут листья низовой, на верхушке – листья срединной формации (см. рис. 22 в).

Д. Производные пазушных почек. У большинства видов семейства пазушные почки способны к образованию новых побегов. Лишь у *Moneses uniflora* во всей побеговой системе и у *Pyrola aphylla* в надземной части они практически никогда не трогаются в рост.

Большинство почек подземной части побеговой системы – спящие; закономерно формируются побеги только из почек клиноапогеотропной части. При активации любой почки подземной части побеговой системы образуется почвенно-воздушный побег.

Почки в пазухах листьев низовой формации вегетативных элементарных побегов надземной части трогаются в рост только у *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha*. У остальных видов они остаются спящими, а побеги формируются из пазушных почек метамеров с листьями срединной формации. В обоих случаях образуются воздушные побеги; только у *P. rotundifolia* описано формирование при этом почвенно-воздушного побега (Таршис, 1993).

Пазушные почки большинства метамеров вегетативной части вегетативно-генеративного элементарного побега у всех изученных видов обычно спящие. Только иногда происходит их активация с образованием силлептических вегетативно-генеративных моноциклических побегов. У *Chimaphila umbellata* почки этой зоны иногда трогаются в рост на следующий год после заложения; при этом формируются воздушные побеги, обычно моноциклические.

Таким образом, строение элементарного модуля значительно отличается только в надземной части побеговой системы. В целом при сравнении кустарничковых и травянистых представителей семейства можно выделить следующие закономерности:

– образование придаточных корней у кустарничков происходит на следующий год после формирования метамера, а у трав рода *Pyrola* (кроме *P. chlorantha*) – в год образования метамера;

– изменение активности пазушных почек в ряду *Orthilia secunda* (побеги образуются из пазушных почек и листьев срединной и нижней формации) → *Pyrola rotundifolia* (побеги образуются из пазушных почек листьев срединной формации) → *P. aphylla*, *Moneses uniflora* (побеги не образуются);

– унификация длины междоузлий метамеров от кустарничков (метамеры с удлинёнными и укороченными междоузлиями) к травам (метамеры почти исключительно или с укороченными междоузлиями, или с удлинёнными).

При этом обращает на себя внимание, что строение элементарного модуля *Pyrola chlorantha* сближает её с кустарничками.

Универсальный модуль у большинства видов представлен пятью вариантами строения побегов: двумя видами монокарпических побегов (почвенно-воздушный и воздушный) и тремя видами побегов с неполным циклом развития (почвенный, почвенно-воздушный и воздушный вегетативные). У *Pyrola aphylla* и *Moneses uniflora* их число обычно меньше: монокарпический побег один – почвенно-воздушный, из побегов с неполным циклом развития у *P. aphylla* присутствуют только почвенные вегетативные, а у *M. uniflora* – почвенные и почвенно-воздушные вегетативные.

Наибольшее значение в сложении побеговых систем у всех видов семейства имеют почвенно-воздушные монокарпические побеги; у кустарничков также важны и воздушные монокарпические. У представителей разных родов эти побеги отличаются по следующим показателям: длительности моноподиального нарастания, числу годичных побегов в подземной части и элементарных в надземной, строению элементарных побегов.

А. Длительность моноподиального нарастания. Почвенно-воздушный побег у зрелых генеративных особей видов рода *Chimaphila* развивается за 9–11 лет, у *Moneses uniflora* и, вероятно, у *Pyrola aphylla* – за 3–4 года. Побеги *Orthilia secunda* и остальных видов рода *Pyrola* занимают промежуточное положение: побег развивается около 7 лет.

Длительность моноподиального нарастания воздушного монокарпического побега зависит в большей мере не от вида растения, а от положения в побеговой системе: чем выше порядок ветвления, тем меньше длительность. Это явление соответствует описанному для древесных растений (Hallé, Oldeman, 1970; Мазуренко, Хохряков, 1977; и др.). Но у видов рода *Chimaphila*, а также у некоторых видов рода *Pyrola* (особенно часто у

P. chlorantha) встречаются моноциклические монокарпические воздушные побеги.

В надземной части побеговой системы элементарный побег развивается за один вегетационный сезон, заканчивает своё развитие до наступления неблагоприятного периода и происходит синхронизация с сезонными колебаниями климата. В подземной части формирование побега прекращается, по-видимому, в силу наступления холодного периода; аperiodичность развития побега можно объяснить погружением таких побегов в почву у предковых форм ещё в условиях бессезонного климата.

Время развития почвенно-воздушного монокарпического побега определено числом годичных побегов в подземной части и элементарных побегов в надземной.

Б. Число годичных побегов в подземной части почвенно-воздушного побега. Оно примерно одинаково у всех видов семейства (2–3) за исключением *Moneses uniflora*, у которой фаза геофильного побега занимает часть вегетационного сезона.

В. Число элементарных побегов. В надземной части наибольшее число элементарных побегов у кустарничков рода *Chimaphila* – 4–5, и наименьшее у *Pyrola aphylla* – один. *Orthilia secunda*, остальные виды рода *Pyrola* и *Moneses uniflora* занимают промежуточное положение по числу побегов – примерно по 2–3. Здесь большее значение имеют не принадлежность растения к тому или иному виду, а условия произрастания: во влажных местах на моховом покрове элементарных побегов больше, в сухих мёртвопокровных лесах – меньше.

Г. Строение элементарных побегов. В надземной части почвенно-воздушный побег (и весь воздушный) состоит из одного или нескольких вегетативных и одного вегетативно-генеративного элементарных побегов.

Все вегетативные побеги у видов рода *Chimaphila*, *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha* – верхнерозеточные (см. рис. 23 а); у двух последних видов встречаются нередко и удлинённые (см. рис. 23 б). У остальных видов семейства элементарные побеги розеточные, иногда с одним метамером с удлинённым междоузлием в середине или в основании (см. рис. 23 в).

Вегетативно-генеративный элементарный побег у *Chimaphila umbellata* и *Ch. japonica* обычно состоит из облиственной вегетативной части и соцветия (см. рис. 23 г); подобный тип побега часто встречается также у *Pyrola minor* и иногда у *P. media* и *P. chlorantha* (см. рис. 23 е). У первых видов иногда, а у последних часто на вегетативной части побега расположены чешуи (см. рис. 23 з) или переходные между листьями срединной формации и чешуями по форме, размерам и окраске структуры (см. рис. 23 д, ж). У всех остальных видов семейства на этом элементарном побеге находятся чешуи (см. рис. 23 з).

По строению вегетативно-генеративные элементарные побеги видов рода *Chimaphila* не имеют аналогов среди остальных видов; они соответствуют скорее вегетативным элементарным побегам, а у других видов все листья вегетативной части собраны в основании побега.

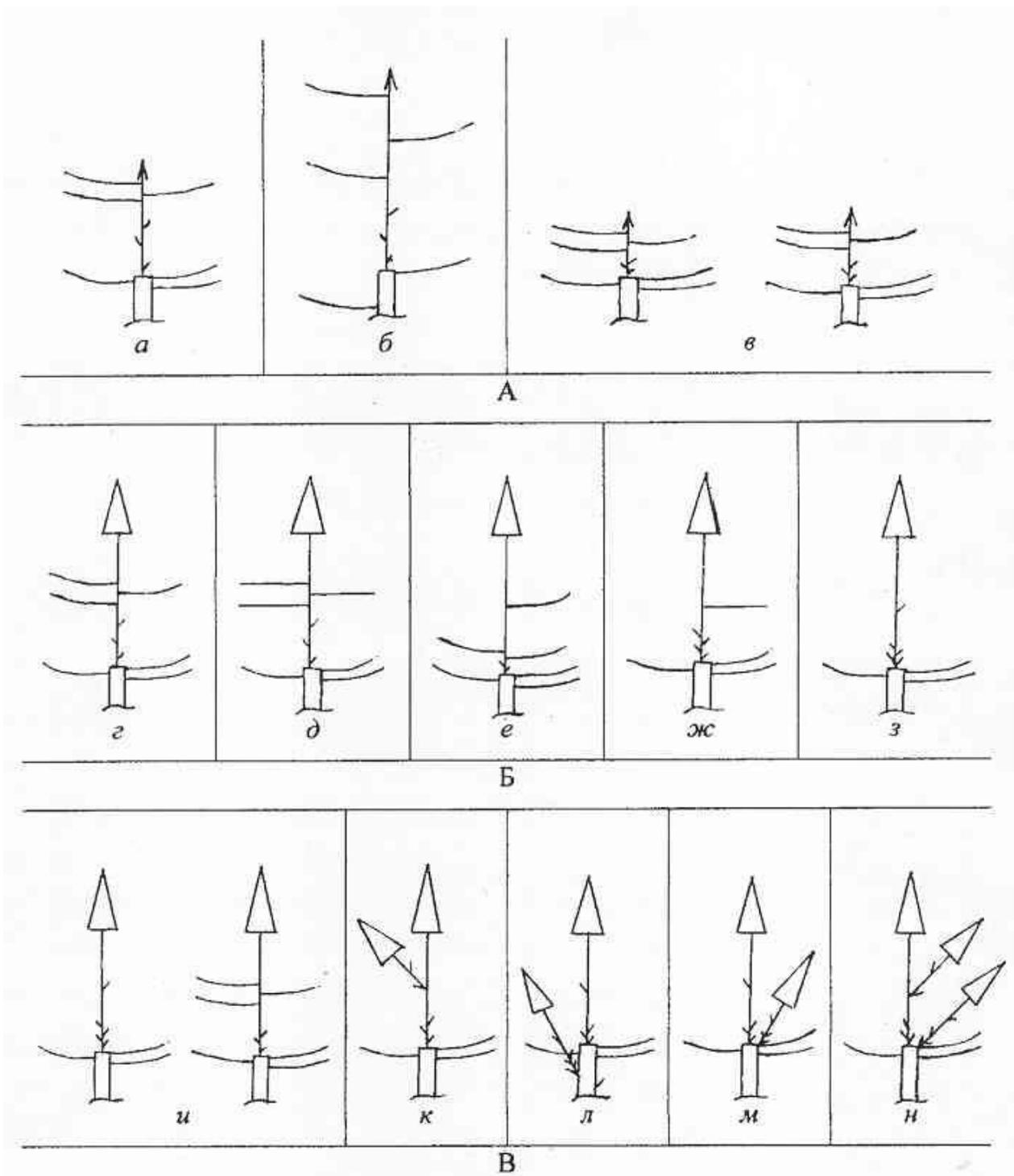


Рис. 23. Строение элементарного побега и соцветия видов семейства *Pyrolaceae*. Условные обозначения: А – вегетативные побеги, Б, В – вегетативно-генеративные побеги; остальные пояснения в тексте

Соцветие большинства видов – открытая брактеозная кисть с различным числом цветков; частными её вариантами являются однобокая кисть (*Orthilia secunda*) и кисть, редуцированная до одного цветка (*Chimaphila japonica* и *Moneses uniflora*). Часто не развиваются цветки и у остальных видов семейства в разных частях соцветия (в основании, в середине, на верхушке, а часто и в двух местах одновременно). В то же время у видов, где типичное соцветие редуцировано до одного цветка, встречаются и кисти из двух цветков.

Междоузлия метамеров соцветия абсолютного большинства видов удлинённые, причём самое первое (основное междоузлие) наиболее длинное; только у *Chimaphila umbellata* и *C. maculata* все (кроме самого первого) междоузлия укороченные. В этом случае соцветие – открытая брактеозная зонтиковидная кисть, часто состоящая из нескольких ярусов.

Обычно соцветие простое (см. рис. 23 и), но у большинства видов семейства наблюдаются иногда и сложные; они не отмечены только у *Chimaphila umbellata* и *Moneses uniflora*. Наиболее обычны открытые двойные брактеозные кисти, развивающиеся на базе одного элементарного побега (см. рис. 23 к). Иногда встречаются побеги, у которых соцветия сформировались одновременно на базе двух элементарных побегов (см. рис. 23 л, м, н).

В целом, учитывая взаимное расположение укороченных и удлинённых частей, весь почвенно-воздушный побег у *Pyrola aphylla* (а также часто и у *Orthilia secunda* и *P. chlorantha*) следует отнести к удлинённым, побеги большинства видов рода *Pyrola*, *Orthilia secunda* и *Moneses uniflora* – к среднерозеточным (учитывая, что часто укороченная часть разделена на несколько сегментов), а побеги видов рода *Chimaphila* – к верхнерозеточным (также учитывая, что обычно укороченная часть разделена на несколько сегментов).

В цикле развития почвенно-воздушного монокарпического побега большинства видов можно выделить четыре фазы: фазу почки, фазу геофильного побега, фазу вегетативного ассимилирующего побега и фазу вегетативно-генеративного побега. У *Pyrola aphylla* отмечены только три – выпадает фаза вегетативного ассимилирующего побега.

В строении почвенно-воздушного побега видов родов *Chimaphila* и *Pyrola*, а также *Orthilia secunda* выделены следующие структурно-функциональные зоны:

– нижняя зона торможения, которая включает почти всю подземную часть побега; её роль – обеспечение вегетативного разрастания особи; почки этой зоны практически никогда не реализуются;

– зона «возобновления», в которую входят последние метамеры подземной части; почки этой зоны у видов рода *Chimaphila* и у *Orthilia secunda* трогаются в рост на следующий год после цветения побега, у видов рода *Pyrola* – в год цветения; почки этой зоны у большинства видов спящие, только у *P. aphylla* и иногда у *P. chlorantha* они реализуются на

следующий после заложения год; из этих почек формируются новые почвенно-воздушные побеги;

- вегетативно-генеративная зона, включающая всю надземную часть побега; функция этой зоны – обеспечение воздушного питания (в том числе и за счёт образования боковых воздушных побегов) и семенного размножения; у *Pyrola aphylla* – только семенного размножения.

У *Pyrola chlorantha* вместо вегетативно-генеративной зоны выделены следующие:

- средняя зона торможения, включающая почти все вегетативные элементарные побеги надземной части; её основная функция – обеспечение воздушного питания; почки этой зоны (в отличие от средней зоны торможения типичных травянистых растений) способны к образованию боковых воздушных побегов;

- зона обогащения – часть метамеров последнего элементарного побега; из почек этой зоны формируются воздушные моноциклические вегетативно-генеративные побеги;

- верхняя зона торможения – метамеры основания вегетативно-генеративного элементарного побега; роль этой зоны – вынос соцветия;

- зона верхушечного соцветия.

В строении почвенно-воздушного побега *Moneses uniflora* нами выделены только две зоны:

- геофильная зона, роль которой – вынос терминальной почки на поверхность субстрата;

- вегетативно-генеративная зона, выполняющая те же функции, что и аналогичная зона остальных видов.

Таким образом, почвенно-воздушные побеги большинства видов – гомологи побегов формирования кустарников, только у *Pyrola aphylla* это побеги возобновления, подобные побегам типичных травянистых растений.

Воздушные монокарпические побеги всех видов – полурозеточные, но часто укороченная часть разделена на несколько сегментов; иногда, как и в случае с почвенно-воздушными побегами, они удлинённые, а у видов рода *Chimaphila* – розеточные.

После цветения каждого побега начинается его отмирание с дистального конца, которое приостанавливается у места отхождения самого верхнего воздушного бокового побега.

Модель побегообразования большинства видов семейства – симподиальная розеточная, представленная среднерозеточным или верхнерозеточным вариантами; в ряде случаев она симподиальная длиннопобеговая, а у *Moneses uniflora* её можно описать как моноподиальную среднерозеточную, в которой побег после нескольких лет развития зацветает, а после цветения полностью отмирает.

Таким образом, анализируя строение универсального модуля видов семейства *Pyrolaceae*, можно выделить следующие основные моменты:

– строение почвенно-воздушного побега и фазы его развития практически не отличаются у разных видов семейства; а в целом их строение (по типу структурно-функциональных зон и их роли) даже у большинства трав рода *Pyrola* значительно отличается от строения типичного монокарпического побега травянистых растений;

– в ряду кустарнички → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* и *Moneses uniflora* число воздушных побегов в побеговой системе уменьшается до их полного отсутствия;

– в этом же ряду уменьшается число годичных и элементарных побегов в строении универсального модуля;

– у большинства видов на вегетативно-генеративном побеге отсутствуют листья срединной формации, а чешуи собраны в его основании;

– типичная модель побегообразования – симподиальная розеточная; иногда встречающуюся длиннопобеговую модель у *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha* можно рассматривать как рекапитуляцию, а модель у *P. aphylla* – как продвинутый признак, так как здесь отсутствуют надземные вегетативные элементарные побеги.

Основной модуль видов семейств *Pyrolaceae* обычно представлен парциальным кустом (виды рода *Chimaphila*, *Orthilia secunda* и большинство видов рода *Pyrola*); в некоторых случаях (обычно у *P. aphylla*, *Moneses uniflora* и некоторых особей других видов) он структурно соответствует универсальному модулю, то есть представляет собой почвенно-воздушный побег.

Парциальный куст разных представителей семейства отличается степенью ветвления: она наибольшая у кустарничков рода *Chimaphila* (ветвится до 5–6-го порядка) и примерно одинакова у остальных видов (у них ветвление достигает 2–3-го порядка).

У кустарничков – видов рода *Chimaphila* и у *Orthilia secunda* – боковые побеги часто развиваются из почек нескольких (обычно двух) элементарных побегов одновременно; наиболее часто при этом реализуются почки самого нижнего и самого верхнего вегетативных элементарных побегов надземной части. У травянистых видов семейства боковые побеги формируются из пазушных почек только одного элементарного побега, наиболее часто самого нижнего. У *Ch. umbellata* и *Ch. japonica* иногда образуются побеги и из пазушных почек листьев срединной формации вегетативной части вегетативно-генеративного побега.

У видов рода *Chimaphila* и у *Pyrola chlorantha* часто трогаются в рост все пазушные почки одного из элементарных побегов. У остальных видов семейства реализации всех почек никогда не происходит; обычно образуется один-два побега.

Воздушные побеги формируются на следующий год после цветения материнского побега у видов рода *Chimaphila* и у *Orthilia secunda*; у большинства видов рода *Pyrola* боковые побеги трогаются в рост осенью и даже весной в год цветения. Одновременно с образованием первых воздушных побегов начинается и формирование нового основного модуля.

Парциальный куст развивается разное число лет: формирование его у видов рода *Chimaphila* длится 25–30 лет, у *Orthilia secunda* – 15–20 лет, у большинства видов рода *Pyrola* – 12–15 лет, у *P. chlorantha* – 5–8 лет, у *Moneses uniflora* – 3–4 года. Отмирает он также постепенно: у видов рода *Chimaphila* – в течение 10–20 лет, у *O. secunda* – 8–10 лет, у большинства видов рода *Pyrola* – 5–7 лет, у *P. chlorantha* и *M. uniflora* – 3–4 года. Таким образом, длительность жизни основного модуля у кустарничков семейства составляет как минимум 30 лет, у большинства видов рода *Pyrola* – около 20 лет, у *P. chlorantha* – примерно 10 лет, у *M. uniflora* – 5–8 лет.

После отмирания парциального куста его подземная часть входит в состав корневища.

Архитектурная модель как способ взаимного расположения основных модулей одинакова у всех видов родов *Chimaphila* и *Pyrola*, а также у *Orthilia secunda* – это модель Leeuwenberg, выделенная для тропических растений (Hallé et al., 1978). Взаимное расположение основных модулей у *Moneses uniflora* не имеет соответствия среди выделенных архитектурных моделей, но наиболее близко оно к модели Holtum.

Таким образом, анализируя строение основного модуля видов семейства *Pyrolaceae*, выделим следующее:

– в ряду *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *Moneses uniflora* → *P. aphylla* происходит уменьшение степени ветвления основного модуля, уменьшение числа одновременно образующихся боковых побегов, смещение времени возникновения боковых побегов на год цветения материнского и уменьшение длительности жизни основного модуля;

– архитектурная модель одинакова для всех видов семейства, кроме *Moneses uniflora*.

Анализ строения **целостного растения** проведём по наличию протосомной части в зрелом генеративном возрастном состоянии, строения побеговой системы и жизненной формы.

Растения большинства видов семейства (представители родов *Chimaphila*, *Pyrola* и *Orthilia secunda*) в зрелом генеративном возрастном состоянии состоят только из побеговой системы; у *Moneses uniflora* в составе растений присутствует также протосомная часть.

В побеговой системе особей рода *Chimaphila* и *Orthilia secunda* преобладают парциальные кусты, а у видов рода *Pyrola* – неветвящиеся почвенно-воздушные монокарпические побеги; у *P. aphylla* в надземной части и у *Moneses uniflora* побеговая система состоит только из неветвящихся побегов.

Таким образом, у наиболее специализированных видов семейства – *Pyrola aphylla* и *Moneses uniflora* в побеговой системе обычно отсутствуют парциальные кусты; кроме того, у *M. uniflora* в составе растения в зрелом генеративном возрастном состоянии присутствует и протосомная часть.

В **онтоморфогенезе** представителей трёх родов семейства – *Chimaphila*, *Orthilia*, *Pyrola* – выделено четыре фазы (см. рис. 24): прото-

сомы; протосомно-побегового растения; протосомно-корневищного растения; корневищного растения; их предваряет фаза семени, не включённая в анализ.

У *Moneses uniflora* выделяются только первые две фазы – протосомы и протосомно-побегового растения.

А. В фазе протосомы растения всех видов семейства состоят только из протосомной части. Эта фаза аналогична фазе проростков у типичных автотрофных растений.

Обращают на себя внимание следующие особенности:

– прорастание семян *Moneses uniflora*, в отличие от семян остальных видов семейства, в асептических условиях не происходит;

– развитие протосомы до формирования первого побега, по литературным данным (Lück, 1941), занимает одинаковое время как у кустарничков, так и у трав семейства – примерно 2 года;

– в асептических условиях длительность первой фазы, по литературным данным (Lihnell, 1942; Harley, 1959), увеличивается (с 2 до 3,5 лет у *Pyrola rotundifolia*);

– для прорастания семян всех видов требуются пониженные температуры в течение трёх месяцев, а затем температура должна находиться в пределах 8–20°C.

Однако, говоря о длительности нахождения растения в первой фазе онтоморфогенеза, следует оговориться, что все найденные нами растения, относящиеся к следующей фазе, произрастали среди примерно 30-летних древесных посадок. Это позволяет нам предположить, что первая (подземная, скрытая от наблюдения) фаза продолжается в естественных условиях гораздо дольше, чем два года.

Б. Фаза протосомно-побегового растения характеризуется наибольшим числом различий между видами. Целостное растение состоит из протосомной части и побеговой системы, однако в строении побеговой системы наблюдаются следующие различия:

– у видов рода *Chimaphila* и у *Orthilia secunda* побеговая система состоит часто из многих систем ветвящихся побегов; при этом самые первые побеги, сформировавшиеся из адвентивных почек протосомной части, у видов рода *Chimaphila* ветвятся только в подземной части, а у *Orthilia secunda* – как в подземной, так и в надземной;

– у видов рода *Pyrola* побеговая система состоит (Терёхин, 1977) только из нескольких почвенных побегов, развившихся из адвентивных почек протосомной части;

– у *Moneses uniflora* побеговая система состоит из многих не ветвящихся побегов, каждый из которых образовался из адвентивной почки протосомной части.

Ветвление первых побегов *Chimaphila umbellata* отличается от ветвления как последующих побегов, так и от ветвления побегов остальных видов – боковые побеги появляются на следующий год после заложения.

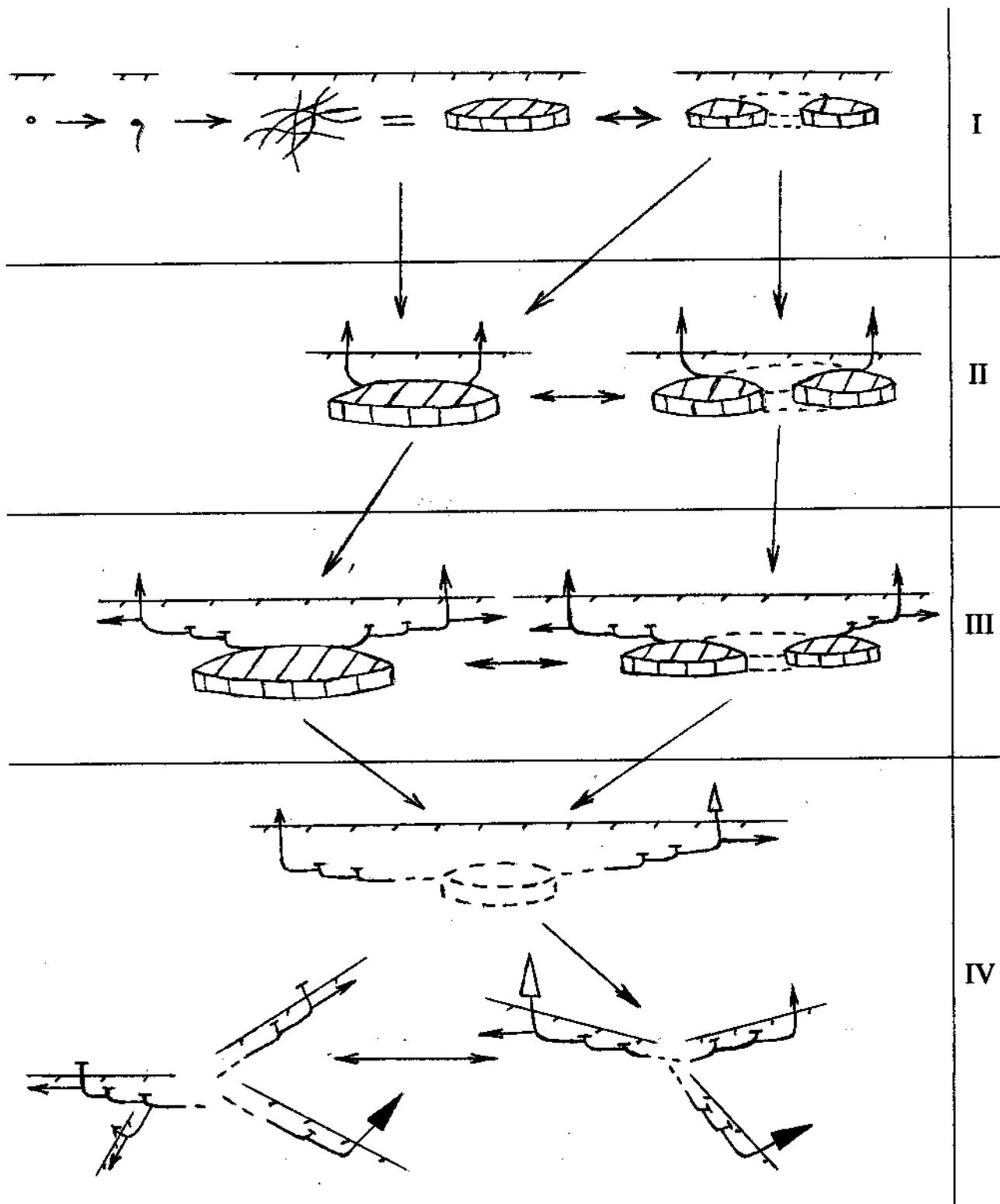


Рис. 24. Общая схема онтоморфогенеза видов семейства *Pyrolaceae*: I – фаза протосомы; II – фаза протосомно-побегового растения; III – фаза протосомно-корневищного растения; IV – фаза корневищного растения; фаза семени не указана; остальные пояснения в тексте

Подземная часть побегов постепенно увеличивается: если у самых первых по времени образования она минимальна, то у каждого последующего она становится всё больше.

Часто у кустарничков семейства и всегда у *Moneses uniflora* в побеговой системе в этой фазе присутствуют цветущие побеги.

Длительность фазы различается в зависимости от вида растения:

– у видов рода *Pyrola* она минимальна (от начала формирования почвенного побега до момента образования на нём бокового побега и вхождения резиды первого побега в состав корневища);

– у кустарничков семейства она длится значительно дольше (до момента формирования корневища из резидов почвенно-воздушных побегов);

– у *Moneses uniflora* продолжается в течение всей жизни растения.

Общее сокращение длительности второй фазы онтоморфогенеза у трав может объяснить совместное произрастание протосомно-побеговых растений *Chimaphila umbellata* или *Orthilia secunda* и протосомно-корневищных *Pyrola rotundifolia*. Однако сокращение длительности фазы, на наш взгляд, происходит не столь кардинально, то есть в составе побеговой системы всё-таки присутствуют почвенно-воздушные побеги, сформировавшиеся из адвентивных почек протосомной части, а не пазушных почек чешуй почвенного побега.

Таким образом, растения кустарничков этой фазы онтоморфогенеза находятся в ювенильном, имматурном, виргинильном, а иногда в молодом генеративном возрастном состоянии, грушанок – в ювенильном, а *Moneses uniflora* – с ювенильного возрастного состояния до отмирания.

В. Остальные фазы онтоморфогенеза характерны только для видов родов *Chimaphila*, *Orthilia*, *Pyrola*; сравнение растений проведено при описании строения особи в зрелом генеративном возрастном состоянии.

Первая партикуляция всех видов, вероятно, происходит ещё в фазе протосомы. Однако по своему характеру она является, по-видимому, травматической. Первая партикуляция, определяемая внутренними причинами, отмечена в фазе протосомно-побегового растения (у кустарничков и *Moneses uniflora*) или протосомно-корневищного растения (у видов рода *Pyrola*).

В последующем для растений характерна частая партикуляция, после которой обычно клонисты находятся в том же возрастном состоянии, что и материнская особь. Однако у кустарничков *Chimaphila* и *Orthilia*, а также у *Pyrola chlorantha* партикуляция отмирающих особей часто приводит к образованию значительно омоложенных клонистов.

Полное отмирание побеговой системы начинается с проксимального конца (в отличие от побегов, отмирающих после цветения с дистального конца); обычно оно происходит одновременно с продолжающимся нарастанием побеговой системы за счёт вновь образующихся почвенно-воздушных побегов.

Общий тип онтогенеза, используя терминологию Л. А. Жуковой (1995), у кустарничков и *Moneses uniflora* мы определяем как Д-тип (онтогенез семенной особи краток – до виргинильного или молодого генеративного, полный онтогенез протекает в ряду особей вегетативного происхождения), у видов рода *Pyrola* – Г-тип: онтогенез семенной особи длится до молодого или зрелого генеративного возрастного состояния, после которого происходит частая партикуляция.

Таким образом, анализируя онтоморфогенез различных видов семейства, можно сделать следующие выводы:

- зависимость от микосимбионта значительна у всех видов семейства: в асептических условиях формирование протосомы занимает больше времени, чем в присутствии гриба, а семена наиболее специализированного вида – *Moneses uniflora* – в отсутствии гриба вообще не прорастают;

- для травянистых видов характерно ускорение перехода в генеративный период, которое совершается двумя способами – зацветанием в фазе протосомно-побегового растения (у *Moneses uniflora*) или значительным сокращением длительности этой фазы (у видов рода *Pyrola*);

- партикуляция происходит в разных фазах онтоморфогенеза; при первой партикуляции разрушается протосомная часть, растение находится в виргинильном или молодом генеративном возрастном состоянии (у кустарничков и *Moneses uniflora*) или в молодом и зрелом генеративном (у видов рода *Pyrola*); однако по абсолютному времени от момента прорастания семени растения часто одновозрастны.

Обобщая строение особей и ход онтоморфогенеза видов семейства *Pyrolaceae*, мы составили таблицу примитивных и продвинутых признаков. При анализе этой таблицы обращают на себя внимание ряд моментов:

1) общая тенденция преобразований в семействе связана с усилением связи с симбионтным грибом, но проявляется она двумя способами:

- упрощением строения побеговой системы преимущественно в надземной части – прекращение ветвления, уменьшение числа элементарных побегов; крайняя форма – *Pyrola aphylla*;

- обрывом онтоморфогенеза, сочетающимся с упрощением побеговой системы, проявляющейся в основном в редукции подземной части (*Moneses uniflora*);

2) в строении особей некоторых видов проявляются следующие черты, очевидно свойственные более ранним формам:

- нередкое развитие у *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha* удлинённых элементарных побегов вместо верхнерозеточных;

- формирование боковых побегов у видов рода *Chimaphila* в надземной части только из пазушных почек листьев срединной формации.

Также следует указать, что для большинства видов семейства характерна гетеробатмия (по: Тахтаджян, 1954 и др.) – различное соотношение примитивных и продвинутых признаков в строении побеговых систем; наиболее яркие примеры её представляют *Pyrola minor* и *P. chlorantha*.

**ПРИМИТИВНЫЕ И ПРОДВИНУТЫЕ ПРИЗНАКИ
В СТРОЕНИИ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *PYROLACEAE***

Признак	Примитивность	Продвинутость
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Время отмирания чешуй	Опадают на следующий год после развёртывания из почки	Отмирают только вместе с отмиранием самого побега
Время образования придаточных корней	Формируются на следующий год (и позже) после образования метамера	Образуются в год формирования метамера
Тип листьев на вегетативных элементарных побегах	Низовой и срединной формации	Только низовой формации
Тип листьев на вегетативно-генеративном элементарном побеге	Все три типа листьев	Только листья низовой и верховой формации
Число годичных побегов в подземной части почвенно-воздушного побега	Один и более	Часть годичного побега
Число элементарных побегов в надземной части почвенно-воздушного побега	Более одного элементарного побега	Элементарный побег один
Длина междоузлия вегетативных элементарных побегов	Междоузлия метамеров, несущих чешуи, удлинённые; а несущих листья срединной формации – укороченные	Междоузлия всех метамеров укороченные
Тип вегетативных элементарных побегов	Побеги верхнерозеточные	Побеги розеточные
Время образования боковых побегов	На следующий год после цветения материнского побега	Одновременно с цветением материнского побега или осенью этого года
Тип почек, из которых формируются почвенно-воздушные побеги	Спящие почки	Почки регулярного возобновления
Наличие воздушных побегов	Есть	Нет
Положение почек, из которых формируются воздушные побеги	Почки в пазухах чешуй или листьев срединной формации	Почки в пазухах листьев срединной формации
Место образования воздушных побегов	Из почек более чем одного элементарного побега	Из почек только одного элементарного побега, обычно самого первого
Число боковых побегов на уровне одного элементарного побега	Реализуются все пазушные почки хотя бы одного элементарного побега	Всегда реализуется только часть пазушных почек элементарного побега
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>

Наличие парциальных кустов	Парциальные кусты присутствуют	Парциальные кусты обычно отсутствуют
Наличие протосомной части в среднегенеративном возрастном состоянии	Протосомной части нет	Протосомная часть есть
Число фаз в онтоморфогенезе	В онтоморфогенезе растения четыре фазы	В онтоморфогенезе только две первые фазы
Проращивание семян в аспетических условиях	Семена в отсутствие гриба проращиваются	Семена без гриба не проращиваются

Учитывая всё указанное ранее, можно построить схему эволюционных преобразований в семействе *Pyrolaceae*.

По морфологическим признакам, затрагивающим в наибольшей степени надземную часть побеговой системы, модельные биоморфы в семействе *Pyrolaceae* можно выстроить в следующий ряд: *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla*. Эти преобразования прослеживаются на всех выделенных нами уровнях организации растения.

На уровне **элементарного модуля** могли выпадать метамеры, несущие чешуи, опадающие на следующий год после формирования («первичные» чешуи). Это можно объяснить тем, что такие чешуи (представленные сейчас только у видов из рода *Chimaphila*), обладая малыми размерами, значительно хуже защищали почку от высыхания. Вместо них могли возникнуть вторичные чешуи в ходе преобразования листьев срединной формации. В пользу этого предположения говорят значительные размеры чешуй (особенно у видов рода *Pyrola*), их зелёная окраска, иногда встречающееся разделение на черешок и листовую пластинку, а также спектр перехода от листьев срединной формации к типичным чешуям в основании вегетативно-генеративного побега, встречающийся у многих видов родов *Chimaphila* и *Pyrola*.

Разной природой чешуй у кустарничков рода *Chimaphila* и трав рода *Pyrola* можно объяснить формальное сходство в способе формирования воздушных побегов: у растений в обоих родах они образуются из пазушных почек метамеров, несущих листья срединной формации, в то время как у кустарничка *Orthilia secunda* – как из почек в пазухах листьев, так и чешуй. В то же время нередко (особенно у *P. chlorantha*, *P. picta*) встречаются рекапитуляции, когда пазушные почки метамеров, несущих чешуи, трогаются в рост. Вероятно, в ряду биоморф *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* происходит специализация «вторичных» чешуй на защите почки от высыхания, с одновременной утратой этими метамерами способности к формированию боковых побегов. Подобное характерно также и для пазушных почек метамеров, несущих листья срединной формации: если у видов рода *Chimaphila* часто все почки одного элементарного побега реализуются, то у видов рода *Pyrola* их число редко превышает 1–2.

Время, когда пазушные почки трогаются в рост, также претерпевает изменение в ряду от кустарничков к травам: если у кустарничков боковые побеги (как в подземной, так и в надземной части) образуются у зрелых генеративных растений на следующий год после цветения, то у травянистых видов это происходит в год цветения (что вообще характерно для трав сезонного климата). Вероятно, подобное ускорение развития связано с переносом освоения пространства из преимущественно воздушной части в приземную, в которой испытывается наибольшая конкуренция с другими растениями.

Одновременно с этим происходит и перенос образования придаточных корней на год появления метамера, в узле которого формируется корень. Это явление в целом аналогично таковому при переходе от древесных жизненных форм к травянистым у наземноползучих растений, отмеченному А. П. Хохряковым (1976). Мы считаем, что в данном случае оно связано с уменьшением площади листовой поверхности (из-за уменьшения числа воздушных побегов), а следовательно, и с уменьшением притока ассимилятов, которое растение восполняет за счёт получения их посредством гриба от других высших растений. Образование придаточных корней у *Pyrola chlorantha*, происходящее по типу кустарничков, вероятно, можно объяснить малыми размерами надземной части, формирование которой растение в состоянии обеспечить с помощью собственных пластических веществ.

Кроме того, в ряду биоморф *Chimaphila* → *Orthilia* → *Pyrola* происходит унификация длины метамеров вегетативных элементарных побегов надземной части: если у первых видов здесь всегда присутствуют метамеры и с удлинёнными, и с укороченными междоузлиями, то у большинства видов рода *Pyrola* – только с укороченными междоузлиями. Это можно объяснить, принимая тезис о выпадении метамеров с «первичными» чешуями, которые, собственно, и обладают у *Chimaphila* удлинёнными междоузлиями. У остальных видов семейства все метамеры – видоизменения метамеров, несущих листья срединной формации; закономерно, что они в своём большинстве с укороченными междоузлиями. Удлинение междоузлия связано, вероятно, с двумя причинами: условиями произрастания (на быстро нарастающих вверх субстратах у всех видов встречаются удлинённые междоузлия) и проявлением облика предковой формы (вероятно, так можно объяснить появление удлинённых побегов у *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha*). Наличие в строении побегов у предковой формы только метамеров с удлинёнными междоузлиями ещё более вероятно, учитывая строение подземной части побегов всех видов семейства *Pyrolaceae*.

Определённая унификация строения метамеров наблюдается и на вегетативно-генеративном элементарном побеге. Это обусловлено выпадением зоны метамеров, несущих «первичные» чешуи, преобразованием листьев срединной формации в типичные чешуи, торможением активности пазушных почек, концентрацией метамеров с укороченными междоузлиями в основании побега (сопровождающееся, вероятно, их специализацией на

защите почки) и образованием 1–2 метамеров с удлинёнными междоузлиями для выноса вверх соцветия. Очень редко, однако, и здесь возможно нахождение только метамеров с удлинёнными междоузлиями, что, вероятно, можно рассматривать как рекапитуляцию.

Метамеры соцветия в ряду биоморф *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* также становятся одинаковыми: если у *Ch. umbellata* и *Ch. maculata* междоузлие первого прицветника удлинённое, а остальных – укороченные, то у всех остальных видов все междоузлия удлинённые, однако самое первое по-прежнему наиболее длинное. Вероятно, удлинение соцветия также можно связать с необходимостью выноса его как можно выше в условиях общего укорочения вегетативной части побега.

В строении **универсального модуля** – почвенно-воздушного монокарпического побега – в ряду от кустарничков к травам происходит уменьшение числа вегетативных элементарных побегов вплоть до их полного отсутствия у *Pyrola aphylla*. Одновременно уменьшается и число листьев срединной формации на вегетативных побегах, даже если последние и присутствуют в составе почвенно-воздушного побега. Очевидно, это связано с усилением зависимости от микосимбионта, в связи с чем необходимость в воздушном питании уменьшается.

Элементарные побеги из верхнерозеточных становятся розеточными, а верхнерозеточным обычно остаётся только самый первый элементарный побег, в состав которого часто входит и небольшая клиноапогеотропная подземная часть.

Вегетативно-генеративный элементарный побег также упрощается; вегетативная часть специализируется на защите почки. Из пазушных почек иногда образуются боковые соцветия; в этом обычно принимает участие почка самого верхнего метамера вегетативной части вегетативно-генеративного побега. Кроме того, боковые соцветия часто формируются и из пазушных почек метамеров, несущих чешуи и/или листья срединной формации, последнего вегетативного элементарного побега. В результате образуется сложное соцветие. Подобные случаи отмечены практически у всех видов семейства, кроме *Chimaphila umbellata* и *Ch. maculata*. В то же время у этих видов нередко на следующий год после цветения материнского побега из пазушных почек несущих листья срединной формации метамеров вегетативной части вегетативно-генеративного побега образуются моноциклические монокарпические воздушные побеги, не несущие, однако, листьев срединной формации. Такие же побеги (но уже с типичной олиственной частью) формируются у них иногда и при отмирании терминальной почки материнского побега до цветения из пазушных почек листьев самого верхнего вегетативного элементарного побега.

Учитывая общую тенденцию к образованию боковых побегов у травянистых видов семейства в год цветения материнского побега, можно считать, что здесь мы имеем дело с аналогичным явлением. В то же время это позволяет предположить, что подобное – «растянутое» – цветение у

видов рода *Chimaphila* сформировалось только в условиях сезонного климата. У предковой же формы цветение не имело промежутка и при этом формировалось сложное соцветие, подобное иногда встречающимся соцветиям видов рода *Pyrola* и *Orthilia secunda*; но при этом время его формирования было более продолжительным.

В своём развитии практически у всех видов этих трёх родов побег проходит одни и те же фазы: почки, геофильного побега, вегетативного ассимилирующего побега и вегетативно-генеративного побега; только у *Pyrola aphylla* выпадает фаза вегетативного ассимилирующего побега. Длительность фаз (кроме самой последней) уменьшается в ряду биоморф *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *P. rotundifolia* → *P. aphylla*.

Строение почвенно-воздушного побега с позиции структурно-функциональных зон также достаточно стабильно: всегда присутствуют нижняя зона торможения, зона «возобновления» и вегетативно-генеративная зона. При этом постепенно побег становится всё более похож на типичный монокарпический побег травянистых растений: у видов рода *Pyrola* реализация почек вегетативно-генеративной зоны прекращается, а у *P. aphylla* побеги в зоне возобновления появляются на следующий год после заложения. Таким образом, у этого вида побег структурно вполне соответствует типичному монокарпическому побегу травянистых растений.

В целом, почвенно-воздушный побег из верхнерозеточного с разделённой на несколько сегментов розеточной частью (виды рода *Chimaphila*) трансформируется в среднерозеточный также с сегментированной розеточной частью (*Orthilia secunda*), а затем в типичный среднерозеточный (большинство видов рода *Pyrola*). Подобный побегу *O. secunda* среднерозеточный побег *P. chlorantha*, очевидно, является проявлением гетеробатмии. Удлиненные побеги этих двух видов следует рассматривать как «отголосок» строения побеговой системы предковых видов, а удлиненный побег *P. aphylla* – как последнее звено в сопряжённой с усилением зависимости от микосимбионта трансформации побегов от кустарничков к травам в семействе *Pyrolaceae*.

В строении **основного модуля** обращает на себя внимание изменение его структуры от парциального куста, ветвящегося до 5–6-го порядка (виды рода *Chimaphila*) до неветвящегося почвенно-воздушного побега (*Pyrola aphylla*). У большинства рассмотренных видов ветвление достигает 2–3-го порядка, но упрощение здесь также присутствует: если у *Orthilia secunda* боковые побеги появляются из почек двух и более элементарных побегов, то у трав рода *Pyrola* – только одного; при этом место образования побегов смещается к поверхности земли. Подобное явление можно объяснить защитой побегов и почек от неблагоприятных условий сезонного климата.

Как уже было указано выше, изменяется в ряду от кустарничков к травам и время активации пазушных почек: у трав они трогаются в рост в год цветения материнского побега. Это приводит к ускорению формирования парциального куста (одновременно с уменьшением числа входящих в

его состав воздушных и элементарных побегов). Ускоряется и отмирание куста: хотя каждый элементарный побег у трав в отдельности отмирает примерно за такое же время, как и у кустарничков, формируется он обычно у поверхности почвы. Также на самом нижнем из элементарных побегов воздушного побега формируется побег следующего порядка. Таким образом, общее время жизни основного модуля уменьшается. Вероятно, это можно рассматривать в русле общего ускорения освоения пространства в приземном слое.

Таким образом, в строении **целостного растения** в среднегенеративном возрастном состоянии в ряду жизненных форм *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* наблюдается уменьшение размеров надземной части при сохранении размеров подземной. При этом надземная часть от выполнения двух основных функций – воздушного питания и семенного размножения – переходит к выполнению только последней (семенного размножения) в случае особо тесного взаимодействия с симбионтным грибом.

Отмирает растение с двух сторон: каждый побег отмирает с дистального конца после цветения или отмирания терминальной почки, резиды корневища – с проксимального конца.

В онтоморфогенезе, очевидно, уменьшается длительность фаз; вероятно, этим можно объяснить, что произрастающие рядом особи *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda* находились в одной и той же фазе, а в местах, где произрастали рядом особи *O. secunda* и *Pyrola rotundifolia*, растения находились в разных фазах (в фазе протосомно-побегового и протосомно-корневищного растения соответственно). В то же время, как уже было отмечено, все растения в ранних фазах онтоморфогенеза найдены на нарушенных несколько десятков лет назад субстратах; можно предположить, что заселяли они их примерно в одно время.

В постгенеративном периоде развития для кустарничков и *Pyrola chlorantha* характерна активация почек базальных частей корневища, в результате чего формируются боковые побеги, развивающиеся по типу побегов более молодых растений. Можно предположить, что эти побеги развиваются так же, как развивались и остальные побеги в том возрастном состоянии растения, когда эта почка была заложена. При этом начинается вторичное освоение той же территории. У травянистых видов подобного явления не отмечено. Вероятно, появление таких побегов можно сопоставить с образованием нового побега формирования в старой части кустарника; наличие подобных почек является резервом вегетативного возобновления.

Таким образом, в линии эволюции жизненных форм *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* происходит изменение побеговой системы растения в силу усиливающейся связи с симбионтным грибом. Побеговая система утрачивает функцию воздушного питания, специализируясь на вегетативном разрастании (подземная часть) и семенном размножении (надземная). Растение «прижимается к

земле»: большая часть побеговой системы у наиболее специализированных видов располагается под поверхностью почвы, над поверхностью – только соцветия. Онторморфогенез ускоряется за счёт более быстрого прохождения фаз, акцент в способах размножения переносится с вегетативного на семенное.

Особняком среди видов семейства располагается *Moneses uniflora*. Строение как её побеговой системы, так и растения в целом в среднегенеративном возрастном состоянии имеют больше сходства со строением остальных видов в фазе протосомно-побегового растения, где они находятся в виргинильном или молодом генеративном возрастном состоянии.

Однако пазушные почки метамеров, несущих как чешуи, так и листья срединной формации, почти никогда не трогаются в рост. Случаи образования боковых побегов следует рассматривать при этом как рекапитуляции.

В отличие от остальных вегетативно подвижных видов семейства постепенное разрастание *Moneses uniflora* при сохранении всех ранее освоенных мест вряд ли можно рассматривать как вегетативную подвижность, сопровождающуюся обычно движением с одного места на другое. Вероятно, здесь происходит активное освоение одного и того же пространства несколько раз.

Связь с грибом у этого вида, очевидно, отличается от связи с микосимбионтом *Pyrola aphylla*: семена одноцветки не прорастают в отсутствие гриба, однако, вероятно, для цветения растению требуются собственные пластические вещества. В пользу этого свидетельствует то, что в отличие от *P. aphylla* побеги *Moneses uniflora* несут листья срединной формации; кроме того, в побеговой системе часто присутствуют вегетативные почвенно-воздушные побеги с неполным циклом развития.

Можно предположить, что в данном случае эволюция, также двигавшаяся в сторону усиления симбиоза с грибом, пошла другим путём: наряду с определённой редукцией побеговой системы (отсутствия боковых побегов) произошло ускорение онторморфогенеза: растение стало вступать в генеративный период в фазе протосомно-побегового растения.

В пользу этого предположения говорит следующее: во-первых, у кустарничков первые, образовавшиеся из адвентивных почек протосомы побеги нередко не ветвятся, а во-вторых, у них наблюдалось зацветание отдельных побегов в этой фазе.

Когда же произошло отклонение *Moneses uniflora* от основной линии развития в семействе *Pyrolaceae*? Вероятно, это случилось достаточно рано, на что указывает строение соцветия: оно больше напоминает таковое у *Chimaphila japonica*; трудно предположить, что такое соцветие образовалось при редукции многоцветковой кисти, характерной для видов рода *Pyrola*. На более близкое родство *Moneses uniflora* с видами рода *Chimaphila* указывают и хромосомные числа, в обоих случаях равные 26. Отличия в вегетативной части не носят основополагающего характера: иногда и у *Chimaphila* отсутствует зона метамеров, несущих «первичные» чешуи.

Таким образом, можно предполагать, что основное направление эволюции в семействе *Pyrolaceae* – усиление связи с микосимбионтом. В рамках этого общего направления преобразования могли идти двумя путями: для пути *Chimaphila umbellata* → *Orthilia secunda* → *Pyrola rotundifolia* → *P. aphylla* характерна редукция побеговой системы и ускорение хода онтоморфогенеза; второй путь, приведший к образованию *Moneses uniflora*, характеризуется обрывом онтоморфогенеза в фазе протосомно-побегового растения с сохранением присущего этой фазе строения побеговой системы.

Учитывая общую линию эволюции жизненных форм семейства, а также встречающиеся рекапитуляции, можно попытаться реконструировать общий облик предковой жизненной формы. По нашему мнению, в среднегенеративном возрастном состоянии она должна была иметь только побеговую систему без протосомной части. Побеговая система состояла из системы корневищ и удлинённых почвенно-воздушных и воздушных побегов (как монокарпических, так и с неполным циклом развития). Ветвление в парциальных кустах достигало, как минимум, 5–6-го порядка. Каждый побег заканчивался терминальным соцветием, представлявшим собой сложную кисть, возможно, развивавшуюся в течение нескольких лет. В онтоморфогенезе растения присутствовала фаза протосомы. Растение партикулировало в первый раз в раннегенеративном возрастном состоянии, а в дальнейшем партикуляция происходила регулярно. Таким образом, в целом жизненную форму можно охарактеризовать как длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек с удлинёнными побегами.

Формирование жизненной формы длиннокорневищного кустарничка с верхнерозеточными побегами (модель – *Chimaphila umbellata*) было обусловлено в развитии каждого побега медиальными и терминальными девиациями (при образовании укороченной части побега, несущей метамеры с листьями срединной формации) и терминальной аббревиацией (при формировании малоцветкового соцветия).

Модусы формирования длиннокорневищного кустарничка со среднерозеточными побегами (модель – *Orthilia secunda*) – медиальная девиация (при образовании укороченной части побега, несущей метамеры с листьями срединной формации) и терминальная аббревиация (при выпадении некоторых воздушных побегов) на уровне побега.

Образование длиннокорневищного травянистого растения со среднерозеточными побегами (модель – *Pyrola rotundifolia*) обусловлено:

- на уровне побега – медиальной девиацией (при формировании укороченной части побега, несущей метамеры с чешуями), медиальной аббревиацией (при выпадении некоторых вегетативных элементарных побегов), уменьшение длительности фазы почки;

- на уровне всего растения – сокращением длительности онтоморфогенеза за счёт сокращения времени прохождения первых его фаз.

Длиннокорневищное травянистое растение с удлинёнными побегами (модель – *Pyrola aphylla*) сформировалось под влиянием медиальной (при

выпадении всех вегетативных элементарных побегов) и терминальной (при выпадении воздушных побегов) аббревиации на уровне побега.

Протосомное травянистое растение (модель – *Moneses uniflora*) сформировалось, видимо, за счёт преобразования предковой жизненной формы. Основные модусы:

– на уровне побега – медиальная девиация (при формировании розеточных элементарных побегов), базальная (при выпадении годичных побегов в подземной части), медиальная (при выпадении некоторых вегетативных элементарных побегов в надземной части) и терминальная (при формировании одиночного цветка и при выпадении воздушных побегов) аббревиации;

– на уровне особи – терминальная аббревиация (при выпадении двух последних фаз онтоморфогенеза) и медиальная пролонгация (при закреплении в качестве основной второй фазы развития растения).

Общая схема эволюции жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* представлена на рис. 25.

Принимая мнение А. И. Толмачёва (1954, 1974) о том, что грушанковые сформировались до вступления в комплекс темнохвойной тайги, можно попытаться охарактеризовать эколого-географические условия их возникновения.

Темнохвойная тайга начала формироваться, вероятно, на рубеже олигоцен – миоцен, когда одновременно с поднятием ряда территорий Старого Света (в том числе Ангариды, Приморья, Приохотья) хвойно-широколиственные леса тургайского типа, распространённые в условиях океанического климата на Тихоокеанском побережье, стали спускаться в нижележащие пояса гор (Камелин, 1973). При этом в верхних поясах гор дифференцировались леса с преобладанием хвойных (темнохвойные и хвойно-широколиственные), а в нижних – леса с преобладанием широколиственных древесных растений. Такой лесной комплекс в плиоцене по горным притихоокеанским территориям распространяется на север и далее через Берингию в Северную Америку.

Одновременно с поднятием горных массивов происходило и изменение климата, скорее всего, вызванное этим процессом: начавшаяся уже в олигоцене аридизация достигает максимума в плиоцене, климат из теплоумеренного становится умеренным (Синицын, 1962, 1965). Ещё более значительно эти процессы должны были быть выражены в горах. Вероятно, вследствие этого в плиоцене происходило окончательное разделение широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, занявших, в основном, долины рек и нижние пояса гор, и темнохвойных сообществ, занявших высокогорья (Малышев, Пешков, 1984).



Рис. 25. Предполагаемая схема эволюции жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* (чем выше на схеме помещена жизненная форма, тем более она специализирована); пояснения в тексте

В этих условиях – климатических (при общей аридизации и похолодании климата) и географических (в поднимающихся притихоокеанских районах Восточной и Северо-восточной Азии) – и происходило, по видимому, становление видов семейства *Pyrolaceae*. Климатические условия отражают общие условия периода формирования темнохвойной тайги, а географические принимаются нами, исходя из нахождения здесь как центров видового разнообразия *Pyrolaceae* и родственных им семейств *Ericaceae*, *Vacciniaceae* и *Diapensiaceae*, так и преимущественным произрастанием здесь видов рода *Chimaphila*, рассматриваемых нами как близких к исходным.

Предки грушанковых, вероятно, входили в комплекс тургайской флоры. После начала орогенеза часть их осталась на поднимающейся территории, где и происходило становление основных жизненных форм. Одновременно с обеднением лесов тургайского типа снижалось почвенного плодородия, связанное с уменьшением числа широколиственных видов. В таких условиях усиливалась конкуренция за элементы минерального питания и у предков грушанковых усиливалась связь с грибным симбионтом.

Одновременно происходила эволюция побеговой системы, которая шла подобно эволюции побеговых систем видов рода *Rhododendron*, описанной М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (Мазуренко, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977). В этих работах продемонстрирована эволюция жизненной формы аэроксильного кустарника (и даже одно- и малоствольного дерева), подобного *R. ponticum* L., в жизненную форму плагиотропного кустарничка с нередко погружающимися в субстрат побегами, или корневищного кустарничка, такого, как *R. kamtschaticum* Pall. Промежуточными звеньями при этом могли быть кустарники меньшего размера, часто с побегами, лежащими основанием, укореняющимися и отделяющимися от материнского растения (примеры – *R. fauriei* Franch., *R. aureum* Georgi.). Кроме того, как промежуточные звенья можно рассматривать и виды, которые при произрастании в различных условиях ведут себя по-разному: как прямостоячие кустарники, простратные кустарники (часто с укореняющимися побегами) или плагиотропные кустарники, побеги которых не только укореняются, но и отделяются от материнского растения (например, *R. parvifolium* Adams., *R. adamsii* Rehd., *R. schlippenbachii* Maxim.).

Грушанковые иллюстрируют дальнейшую эволюцию таких растений. На одном из последних этапов этого пути произошло становление особого образования – протосомы. Её появление произошло вследствие крайнего ослабления при формировании первичного побега и связанной с ним системы первичного побега – архаллакиса (по: Северцов, 1935, 1939) или базальной аббревиации (по: Тахтаджян, 1954 и др.). Эти изменения, как отмечала Т. И. Серебрякова (1983, с. 583), «наблюдаются у растений редко, но связаны с очень крупными качественными скачкообразными изменениями»; в данном случае это изменение привело к появлению как минимум двух семейств (*Pyrolaceae* и *Monotropaceae*). Развитие растения оказалось возможным благодаря получению ассимилятов от гриба, кото-

рый ранее внедрялся в структуры главного корня. Под влиянием биологически активных веществ микосимбионта произошло изменение строения главного корня и формирование протосомы.

Как и формирование рододендронов, первоначально становление грушанковых происходило, вероятно, в открытых горных ландшафтах или в лесах паркового типа. Это предположение подтверждает приуроченность представителей наиболее примитивного рода *Chimaphila* и наиболее архаичного вида из рода *Pyrola* – *P. chlorantha* – к светлым (и особенно светлохвойным) лесам.

Вероятно, уже к моменту возникновения миоцен-плиоценовых лесов с обилием хвойных предковые формы каждого рода *Pyrolaceae* в целом оказались сформированы. В дальнейшем происходила только адаптация видов к условиям тайги: формирование белых цветков, редукция нектарников, увеличение площади листовой поверхности и т. д. Вместе с комплексом таких лесов они расселились через Берингию до атлантического побережья Северной Америки и по горным странам Евразии до Атлантической Европы.

Таким образом, эволюция жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* направлена в сторону усиления взаимодействия с микосимбионтом в условиях аридизации и похолодания климата и связанного с этим снижения почвенного плодородия. В результате произошло формирование травянистых облигатно микосимбионтных видов двумя основными путями.

I. Формирование длиннокорневищного явнополицентрического травянистого растения с удлинёнными побегами, несущими в надземной части только соцветие. Путь начался в светлых горных ценозах, а продолжился в условиях темнохвойной тайги. На первых этапах сформировался длиннокорневищный вечнозелёный явнополицентрический кустарничек со среднерозеточными побегами (модель – *Orthilia secunda*). При вхождении в комплекс тайги произошло формирование длиннокорневищного вечнозелёного явнополицентрического травянистого растения со среднерозеточными побегами (модель – *P. rotundifolia*). В результате редукции надземных вегетативных элементарных побегов возникла жизненная форма типа *P. aphylla*. Очевидно, последний этап произошёл уже в плейстоцене на территории Северной Америки, так как только там эта биоморфа встречается в настоящее время.

II. Формирование протосомного травянистого растения. Оно происходило, вероятно, сразу же в темнохвойном лесу в миоцен-плиоцене. *Moneses uniflora* является единственным представителем этого пути в семействе. При этом у растения сохраняются такие черты предковой жизненной формы, как, например, нектарники, облиственность побегов и т. д.

Образование жизненной формы типа *Chimaphila*, произошедшее в условиях светлых горных ценозов, вероятно, явилось боковой ветвью развития предкового типа. Она, найдя благоприятные для себя условия в светлохвойных лесах современного типа, сохранилась до наших дней, бла-

годаря чему мы можем достаточно точно представить строение предковой жизненной формы.

Дальнейшая эволюция биоморф в данном направлении, по нашему мнению, должна идти в сторону окончательного «отравянения» растений: изменение консистенции побегов, сокращение их длины, выпадения листьев срединной формации. Можно предположить, что в обеих линиях возникнут схожие формы, подземная часть первой из которых будет представлена укороченными корневищами, второй – протосомной частью. Вероятно, такие формы следует искать в семействе *Monotropaceae*.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Азова О. В. Особенности организации побеговых систем *Magnolia kobus* DC., *Celtis caucasica* Willd. и *Ligustrum vulgare* L.: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 158 с.
- Акопов И. Э. Кровоостанавливающие растения. Ташкент, 1981. 296 с.
- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–32.
- Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49–59.
- Багдасарова Т. В. Ортилия однобокая // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. М., 1990. С. 172–180.
- Багдасарова Т. В. Зимолюбка зонтичная // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. II / Под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. М., 1993. С. 71–77.
- Багдасарова Т. В., Вахрамеева М. Г. Одноцветка крупноцветковая // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. М., 1990. С. 181–188.
- Багдасарова Т. В., Вахрамеева М. Г., Никитина С. В., Денисова Л. В. Род Грушанка // Биологическая флора Московской области. Вып. 7 / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1983. С. 153–176.
- Байкова Е. В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996а. 16 с.
- Байкова Е. В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск, 1996б. 118 с.
- Байкова Е. В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* L. (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 28–38.
- Байкова Е. В. Род *Salvia* L. (*Lamiaceae*): сравнительно-морфологический анализ и основные направления эволюции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2003. 32 с.
- Барбич А. И., Гончаров С. В., Катина З. Ф., Соприко А. Е. Дикорастущие дубильные растения Украины. Киев, 1961. 144 с.
- Барыкина Р. П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе Лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.): Науч. докл. (дис-я) ... д-ра биол. наук. М., 1995. 46 с.
- Барыкина Р. П. Сарментация и партикуляция как особые способы естественного вегетативного размножения растений // Труды VI Международной конференции по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 18–20.
- Барыкина Р. П. Сарментация. Партикуляция // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 302–310.

Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 84. Вып. 4. С. 114–124.

Безделева Т. А. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов *Corydalis* Vent.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.

Безделева Т. А. Модели побегообразования у лесных эфемероидов российского Дальнего Востока // Труды VI Международной конференции по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 26–27.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1952. 698 с.

Блинова К. Ф., Куваев В. Б. Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья // Вопросы фармакогнозии. Вып. 1. Л., 1961. С. 163–178.

Бобровская Н. Е. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 19 с.

Бологова В. Л. Некоторые аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 55–70.

Борділовский Е. І. Дикорослі лікарські рослини флорри УССР. Київ, 1935. 172 с.

Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.

Буш Н. А. Сем. СХХІ. Грушанковые – *Pyrolaceae* Lindl. // Флора СССР. В 30 т. Т. XVIII / Гл. ред. В. Л. Комаров; ред. тома Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров. М.; Л., 1952. С. 7–19.

Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-ценотическая характеристика: В 4 т. Т. III. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. М., 1975. 426 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника / Пер. и предисл. А. Г. Еленевского. М., 1982. 264 с.

Варлыгина Т. И. Род Тайник // Биологическая флора Московской области. Вып. 10 / Под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. М., 1995. С. 52–63.

Васильев В. Н. Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л., 1957. 259 с.

Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л., 1959. 348 с.

Воллосович А. Г. Материалы к изучению народной медицины Брянской области // Вопросы фармакогнозии. Вып. 3. Л., 1965. С. 179–184.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока: Конспект с таблицами для определения видов. М., 1966. 478 с.

Вострикова Г. Г., Востриков Л. А. Медицина народов Дерсу. Изд. 2-е. Хабаровск, 1974. 64 с.

Высоцкий Г. Н. Ергеня // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 7. № 2. С. 1113–1443.

Гаммерман А. Ф., Семёнова М. Н. Литературные сведения о противораковых растительных лекарственных средствах // Труды Ленингр. хим.-фармац. ин-та. 1959. Т. 8. С. 3–27.

Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксилярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 21 с.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974а. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.

Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974б. Т. 79. Вып. 3. С. 84–101.

Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 55–131.

Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 18–19.

Гессен В. К. К исследованию химического состава грушанки круглолистной // Лекарственные сырьевые ресурсы Иркутской области. Вып. 3. Иркутск, 1961. С. 34–45.

Гёте И.-В. Избранные сочинения по естествознанию. М., 1957. 553 с.

Голубев В. Н. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам // Бюлл. ГБС. 1960. Вып. 56. С. 71–77.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978.

Дорохина Л. Н. Морфогенез и возможные пути эволюции жизненных форм некоторых полыней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 14 с.

Дьячкова Т. Ю., Бакалин В. А. *Chimaphila umbellata* (Ericaceae) в Карелии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 110–111.

Жукова Л. А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1988. 667 с.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Захарова И. П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых видов *Gentiana* L. секции *Pneumonanthe* Bunge.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 16 с.

Землинский С. Е. Лекарственные растения СССР. Изд. 3-е. М., 1958. 610 с.

Зозулин Г. М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Труды Центр.-черноз. гос. заповедн. им. В. А. Алёхина. Вып. 5. 1959.

Зубарева Л. А. Растительный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области: Сборник статей. Киров, 1996. С. 222–264.

Иванова И. В. Переход от кустарников к травам в одной из эволюционных линий рода ежевика (*Rubus* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 63–77.

Каверзнева Ю. Г. О некоторых особенностях биологии и морфогенеза подмосковных видов грушанковых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 18 с.

Каверзнева Ю. Г. О морфогенезе *Ramischia secunda* Garcke // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 7. С. 1014–1017.

Кагарлицкая Т. Н. Онтогенез и эволюция жизненных форм вероник секции *Pseudo-Lysimachium* Koch.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 16 с.

Кадаев Г. Н. Лекарственные растения Карачаево-Черкессии / Под ред. А. Ф. Гаммерман. Черкесск, 1963. 288 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Каплуновский П. С. О находках зимолюбки *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt. в Крыму // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 2. С. 251–253.

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. О переходных жизненных формах (на примере семейства *Pyrolaceae*) // Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 263–264.

Катомина А. П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства *Pyrolaceae* (к вопросу о переходных формах) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 46–58.

Кожевников Ю. П. Семейство Вересковые (*Ericaceae*) // Жизнь растений / Гл. ред. А. А. Фёдоров: В 6 т. Т. 5. Ч. 2: Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1981. С. 88–95.

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

Корона В. В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск, 1987. 272 с.

Корякина В. П. Растительность // Природа Кировской области. Киров, 1960. С. 120–145.

Крылов Г. В., Степанов Э. В. Зелёная аптека Кузбасса. Кемерово, 1979. 230 с.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 62–72.

Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». М., 1991. Т. 12. С. 51–174.

Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: анализ комплементарных подходов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 43 с.

Кучеров Е. В., Байков Г. К., Гуфранова И. Б. Полезные растения Южного Урала. М., 1976. 264 с.

Лапина Е. И. О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа // Труды Петергоф. ест.-науч. ин-та. Вып. 5. 1928.

Левчук А. П. Кровоостанавливающие и маточные средства // Труды Науч. хим.-фармац. ин-та. М., 1929. Вып. 21. С. 1–25.

Мазная Е. А., Белова Н. В. Сем. 16. *Pyrolaceae* Dumort. – Грушанковые // Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Raeoniaceae-Thymelaesaceae*. Л., 1986. С. 159–163.

Мазуренко М. Т. Основные направления адаптации жизненных форм рода рододендрон к экстремальным условиям // Материалы пятого московского совещания по филогении растений. М., 1976. С. 104–107.

Мазуренко М. Т. Основные структурные единицы дерева // Тезисы докладов II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 67.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421.

Мальшев Л. И., Пешков Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 263 с.

Мамкаев Ю. В. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб., 2001. С. 39–50.

Марков М. Вит. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 186 с.

Мартыненко В. А. Растительность и флора // Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова и А. И. Таскаева; Г. М. Козубов, А. И. Таскаев, С. В. Дёгтева, В. А. Мартыненко, И. В. Забоева, К. С. Бобкова, Э. П. Галенко. М., 1999. С. 54–61.

Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование / Отв. ред. М. Н. Запрометов. Новосибирск, 1978. 255 с.

Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123–132.

Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекарневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.

Недолужко В. А. Древесные растения: Проблема эволюции жизненных форм. Владивосток, 1997. 120 с.

Нечаев А. П. Зимолюбка японская в долине нижнего Амура // Растительный мир Дальнего Востока / Отв. ред. А. П. Нечаев. Хабаровск, 1976. С. 3–12.

Нечаев А. П. *Chimaphila japonica* Miq. (*Pyrolaceae*) в Приамурской части ареала // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1172–1175.

Нотов А. А. Структура побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae* – *Rosoideae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.

Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс». 2. Современное состояние вопроса // Вестн. МГУ. Сер. биол.-почвовед. 1969а. № 1. С. 55–62.

Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс». 3. Многообразие каудексов и отличия их от других структурных образований // Вестн. МГУ. Сер. биол.-почвовед. 1969б. № 1. С. 71–77.

Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюлл. МОИП. Отд. природы. 1973. Т. 78. Вып. 5. С. 107–120.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: В 2 т. Т. 1. М., 1997. 630 с.

Определитель растений Кировской области: В 2 ч. Ч. 2. Киров, 1975. 303 с.

Основина-Ломовицкая А. Д. К испытанию мочегонного действия хвоща полевого – *Equisetum arvense* и зимолюбки – *Chimaphila umbellata* // Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты. Вып. 2. Томск, 1946. С. 118–120.

Панарин И. И. Типы лиственных лесов Читинской области. М., 1965. 102 с.

Певухин Ф. С. Дубильные растения и введение их в культуру. Новосибирск, 1963. 191 с.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 169 с.

Петухова Л. В., Нотов А. А. Модели побегообразования в роде *Trifolium* L. // Успехи экологической морфологии растений и её влияние на

смежные науки: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 37–38.

Пономарёв А. Н., Верещагина В. А. Антэкологический очерк тёмно-хвойного леса // Проблемы биоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 77–204.

Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л., 1960. С. 276–262.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149.

Растительный покров СССР / Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. М.; Л., 1956. 971 с.

Ростовцев С. И. Пособие к определению паразитных грибов по растениям-хозяевам. 2-е изд. М., 1908. 252 с.

Руденко Х. Ю. Макроспорогенез у *Pirola rotundifolia* L. // Науч. зап. Ужгород. ун-та. 1946. № 1. С. 30–40.

Савиных Н. П. Сравнительное морфогенетическое исследование жизненных форм вероник секции *Veronica*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1979а. 202 с.

Савиных Н. П. Сравнительное морфогенетическое исследование жизненных форм вероник секции *Veronica*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979б. 16 с.

Савиных Н. П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 3. С. 34–41.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000а. 450 с.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000б. 32 с.

Савиных Н. П. Модули у растений // Тезисы докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 95–96.

Савиных Н. П. и др. Экспедиционные исследования по изучению флоры и растительности особо охраняемой природной территории «Медведский бор» // Депонированный отчет. Киров, 2002. 453 с. Гос. рег. № 02.200.200898.

Савиных Н. П., Киселёва Т. М., Пересторонина О. Н. Интразональные элементы на ООПТ «Медведский бор» (Кировская область) // Исследования в области биологии и методики её преподавания: Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 3 (1). Самара, 2003. С. 94–104.

Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза // Зоол. журн. 1935. Т. 14. № 1. С. 1–16.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.

Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1947а. Вып. 6. С. 75–108.

Серебряков И. Г. Фенологические наблюдения в лесах Подмоскovie // Труды ГБС АН СССР. М., 1947б. Вып. 6. С. 75–108.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 1 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 2. С. 49–66.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 2 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54. Вып. 2. С. 47–62.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Докл. совещ. по стационарным геобот. исслед. Л., 1954. С. 145–159.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959. Т. 100. (каф. ботаники). Вып. 5. С. 3–37.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 148–208.

Серебряков И. Г. Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных // Реф. докл. Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М., 1968. С. 14–16.

Серебряков И. Г., Даманская Н. П., Родман Л. С. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 2. С. 57–70.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники / Ботаника. Т. 1. М., 1972. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 3. С. 76–89.

Серебрякова Т. И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков // Науч. докл. высш. шк. «Биол. науки». 1976. № 2. С. 61–73.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97–109.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 161–179.

Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритмы развития высших растений: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1987. С. 3–19.

Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729–742.

Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых розоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 51–66.

Синицын В. М. Палеогеография Азии. М., 1962. 267 с.

Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген. Л., 1965. 167 с.

Скворцов А. К. О видах рода рамишия // Вестн. МГУ. Сер. IV. Биол.-почвовед. 1960. № 1. С. 61–67.

Скворцов А. К. Сем. 73. *Pyrolaceae* Dum. – Грушанковые // Флора европейской части СССР. Т. V / Отв. ред. Ан. А. Фёдоров; ред. тома Р. В. Камелин. Л., 1981. С. 52–57.

Сладков А. Н. Морфологическое описание пыльцы грушанковых, вертляницевых, вересковых, брусничных и ворониковых европейской части Союза ССР // Труды ин-та географии АН СССР. 1954. Вып. 61. С. 119–156.

Смелов С. П. Вегетативное возобновление злаков // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 3. С. 296–325.

Соловьёв А. Н. Территориальная охрана природы // Природа, хозяйство, экология Кировской области: Сборник статей. Киров, 1996. С. 516–559.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. М., 1949. 100 с.

Таршис Л. Г. Внутривидовая изменчивость представителей семейства *Pyrolaceae* на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 19 с.

Таршис Л. Г. Эколого-географическая изменчивость ряда грушанковых на Урале // Жизненные формы: онтогенез и эволюция: Межвузовский сборник научных трудов / Под общ. ред. Т. Г. Соколовой и В. П. Викторова. М., 1993. С. 76–78.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

- Тахтаджян А. Л.* Происхождение покрытосеменных растений. М., 1954. 96 с.
- Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
- Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.
- Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
- Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Тевс В. Г.* Материалы по биологии и географическому распространению грушанки круглолистной // Труды Ленингр. хим.-фарм. ин-та. 1964. Вып. 17. С. 232–245.
- Телятьев В. В.* Целебные клады Восточной Сибири. Иркутск, 1976. 447 с.
- Теофраст.* Исследования о растениях. М.; Л., 1951.
- Терёхин Э. С.* Развитие эндосперма и характер роста зиготы у европейских грушанок // Бот. журн. 1962а. Т. 47. № 2. С. 254–258.
- Терёхин Э. С.* Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae-Monotropeae* // Бот. журн. 1962б. Т. 47. № 4. С. 571–577.
- Терёхин Э. С.* О развитии зародышей у некоторых *Pyroleae-Monotropeidae* // Бот. журн. 1962в. Т. 47. № 12. С. 1811–1816.
- Терёхин Э. С.* Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1962г. 32 с.
- Терёхин Э. С.* Развитие семязпочки и женского гаметофита у *Pyroleae* и *Monotropeidae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 3. С. 406–414.
- 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.
- Терёхин Э. С.* К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений // Морфология высших растений. М., 1968. С. 37–48.
- Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 220 с.
- Терёхин Э. С., Никитичева З. И.* Постепенное развитие паразитных *Angiospermae*. 1. Метаморфоз // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 39–57.
- Тимонин А. К.* Роль морфологии в ботанике // Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб., 2001. С. 10–17.
- Толмачёв А. И.* К истории возникновения и развития тёмнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.
- Толмачёв А. И.* О флоре острова Сахалин. М.; Л., 1959. 101 с.
- Толмачёв А. И.* Введение в географию растений: Лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958–1971 гг. Л., 1974. 244 с.

Трубачёв А. А. К фитохимическому изучению зимолюбки зонтичной – *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt. // Труды Ленингр. хим.-фарм. ин-та. 1967. Т. 21. С. 176–182.

Трубачёв А. А., Батюк Б. С. Фитохимическое изучение зимолюбки зонтичной *Chimaphila umbellata* // Фармацевт. 1969. Т. 18. Вып. 3. С. 48–51.

Трубе Л. Л., Шубин А. Ф. Горьковская область: природа и население. Горький, 1968. 124 с.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–35.

Фруентов Н. К. Лекарственные растения Дальнего Востока. Изд. 2-е. Хабаровск, 1974. 398 с.

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

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975. 199 с.

Хохряков А. П. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 141–155.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 214 с.

Цвелев Н. Н. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 76–77.

Цвелев Н. Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 79–88.

Цвелёв Н. Н. Концепция фитомера и эволюция высших растений // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000а. С. 350–354.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000б. 781 с.

Черёмушкина В. А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 32 с.

Чернов Е. Г. *Pyrolaceae* // Флора Мурманской области. Т. 4. М.; Л., 1959.

Чукавина А. П. Сем. 93. Грушанковые – *Pyrolaceae* Dumort. // Флора Таджикской ССР: В 14 т. Т. VII / Гл. ред. акад. П. Н. Овчинникова; ред. тома А. П. Чукавина. Л., 1984. С. 218–222.

Шафранова Л. М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L. s. l.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1970. 30 с.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437–447.

Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 179–213.

Шафранова Л. М., Гатиук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 6–7.

Шилова Н. В. Характеристика жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl. // Рост растений. Львов, 1959. С. 164–166.

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

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.;Л., 1939. 231 с.

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

Штина Э. А. Растения – индикаторы состояния почв // Экология родного края / Под ред. Т. Я. Ашихминой. Киров, 1996. 720 с.

Щербаков И. П. Типы леса Южной Якутии // Леса Южной Якутии. М., 1964. С. 5–109.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Andres H. Studien zur speziellen Systematik der *Pirolaceae* // Allgem. Bot. Zietschr. 1913. 19.

Andres H. Piroleen-Studien // Verh. Bot. vereins. Prov. Brandenburg. 1914. 56. S. 1–76.

Andres H. Handel-Mazzetti: Symbolae Sinicae. Wien, 1936.

Barnett A. R., Thompson R. H. Naturally occurring quinones: The quine-
noid constituents of *Pyrola media* Sw. (*Pyrolaceae*) // J. Chem. Soc. 1968. № 7.
P. 857–860.

Bews I. W. Studies in the ecological evolution of the angiosperms // New
Phytologist. 1927. Vol. 16.

Bobbitt J. M., Rao K. V., Kiely D. E. Structure of monotropein, a modifi-
cation // Chem. and Ind. 1964. № 22. P. 931.

Bobbitt J. M., Rao K. V., Kiely D. E. Constituents of *Moneses uniflora* //
Lloydia. 1966. Vol. 29. № 2. P. 90–93.

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

Christoph H. Untersuchungen über die mycotrophen Verhältnisse der *Eri-
cales* und die eimung von Pirolaceen // Beih. z. Bot. Zbl. 1921. Vol. 38. № 1.
S. 115–157.

- Copeland H. F. Observations on the structure and classification of the *Pyroleae* // 1947. Madrono. № 9. P. 65–102.
- Drahtschmidt K., Lechner L. The arbutin content of some native *Pyrola* species // Scientia Pharm. 1938. Vol. 9. P. 137–138.
- Drude O. *Pyrolaceae* // Die natürliche Pflanzenfamilien.
- Du Rietz G. E. Life forms of terrestrial flowering plants. Uppsala, 1931. 95 p.
- Furuya T. Gas-liquid chromatography of plant glycosides // J. Chrom. 1965. Vol. 18. № 1. P. 152–156.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklarung und Methodik der Biocenologie // Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Ges. in Zurich. 1918. 63.
- Gatzuk L. E. Hierarchic system of shoot body units in seed plants // XII Международный ботанический конгресс: Тезисы докладов. 1975. С. 214.
- Grevillius A., Kirchner O. *Pyrolaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. 1923. Bd. 4. Abt. I.
- Guzikowa M. Występowanie gruszczyki pośredniej (*Pyrola media* Sw.) w Polsce i jej rozmieszczenie ogólne // Fragm. florist. et geobot. 1971. Vol. 17. № 4. P. 505–512.
- Haber E., Cruise J. E. Generic limits in the *Pyroloideae* // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52. № 4. P. 877–883.
- Haber E., Takahashi H. A comparative study of the North American *Pyrola asarifolia* and its Asian vicariad, *P. incarnata* (*Ericaceae*) // Bot. Mag. Tokyo. 1988. Vol. 101. № 1064. P. 483–495.
- Hallé F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1986. B. 313. P. 77–87.
- Hallé F., Martin L. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Mull.-Arg. *Euphorbiaceae-Crotonoides*) // Adansonia. 1968. Vol. 8. Fasc. 4. P. 475–503.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin; N.-Y., 1978. 442 p.
- Harborne J. B., William C. A. A chemotaxonomic survey of flavonoids and simple phenol in leaves of the *Ericaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. № 1. P. 37–54.
- Harley J. L. Biology of Mycorrhiza. London, 1959. 234 p.
- Harper J. L. Population biology of plants. New-York; London, 1977. 892 p.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Munchen, 1927. Bd. 6. Abt. 1.
- Holub J., Křisa B. *Pyrola carpatica* Holub et Křisa, a new species among European wintergreens; with remarks on the name "*Pyrola intermedia*" // Folia geobot. et phytotaxon. 1971. Vol. 6. № 1. P. 81–92.

Hultén E. Atlas of the distribution of vascular plants in North-West Europe. Stockholm, 1950.

Inouye H. Constituents of *Pyrola japonica* // Pharm. Bull. Tokyo, 1954. Vol. 2. P. 359–367.

Inouye H. Constituents of *Pyrola* plants: Constituents of *Pyrola incarnate* // Pharm. Bull. Tokyo, 1956. Vol. 4. P. 281–283.

Inouye H. Ein Naphthochinon Farbstoff aus *Pyrola incarnata* Fisch // Yakugaku zasshi. 1956. Vol. 76. № 8. P. 976–977.

Inouye H. Studies on the constituents of pirolaceous plants: Constituents of *Pyrola japonica* Sieb. // Yakugaku zasshi. 1958. Vol. 78. № 3. P. 298–300.

Inouye H., Arai T. Studies on the constituents of pyrolaceous plants: The constituents of pyrolaceous saprophytes // Yakugaku zasshi. 1964. Vol. 84. № 5. P. 444–447.

Inouye H., Miura J. Über die Bestandteile von *Pyrola japonica* Sieb. // Yakugaku zasshi. 1952. Vol. 72. № 2. P. 228–235.

Inouye H., Arai T., Miyoshi Y. Components of *Pyrolaceae* // Chem. Pharm. Bull. Tokyo, 1964. Vol. 12. № 8. P. 888–901.

Inouye H., Arai T., Yaoi Y. Studies on the constituents of *Pyrolaceae*: The constituents of *Chimaphyla japonica* Miq. // Yakugaku zasshi. 1964. Vol. 84. № 4. P. 337–340.

Inouye H., Arai T., Yaoi Y., Ogawa M. Occurrence of hydroquinonetype glucosides chimaphilin and monotropein in *Pyrolaceae* // Chem. and Pharm. Bull. 1964. Vol. 12. № 2. P. 255–256.

Kleiner P. Les *Pyroles* plantes de jardin? // Revue horticole. Nov.ser. 1946. T. 30. № 5. P. 86–87.

Knaben G., Engelskjøn T. Studies in *Pyrolaceae*, especially in the *Pyrola rotundifolia* complex // Acta Univ. Bergen. Ser. math. natur. 1968. № 4. P. 68–71.

Křisa B. *Pyrolaceae* // Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge, 1972. P. 3–4.

Kull U. Neuere Aspekte der Pflanzenmorphologie // Jahresh. Ges. Naturk. Werttemberg. 1987. 142. S. 5–45.

Lichnell D. Keimungsversuche mit Pirolasamen // Symb. Bot. Upsal. 1942. Vol. VI. № 3. S. 1–37.

Lück R. Zur Biologie der heimischen *Pirola*-Arten // Schrift. der Physiko-konom. 1940. Vol. 71. № 2. S. 300–334.

Lück R. Zur Keimung der heimischen *Pirola*-Arten // Flora. 1941. Vol. 35. № 1. S. 1–5.

Meusel H. Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterraner und mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen // Flora. 1952. Bd. 139. Hf. 3. S. 331–393.

Nordal I., Wischmann F. Bittergronn, *Chimaphila umbellata*, i Norge // Blyttia. 1989. Bd. 47. H. 4. P. 1983–1988.

Prévost M. F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 114. P. 24–36.

Prévost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 223–321.

Proner M. Investigation of the melanogenesis in *Pyrola secunda* L. // Wiadomosci Farm. 1937. Vol. 64. S. 623–628.

Racz G., Furi I. Tajekoztato adatok leukoanthocianinok gyogynovenyekben valo clofordulasohoz // Acta pharm. hung. 1959. Vol. 29. № 2. P. 64–70.

Rauh W. Die Bildung von Hypocotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung fur die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1937. Vol. 4. № 24. S. 1–553.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Salisbury E. J. The reproductive capacity of plants. London, 1942. 244 p.

Sinnot E. W. Evolution of herbs // Science. 1916. Vol. 44. № 1131. S. 291–298.

Schaede R. Die pflanzlichen Symbiosen. Jena, 1948. 187 s.

Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953. 546 s.

Spath H. Der Johannistrieb. Berlin, 1912. 91 s.

Stevanovic V. Ekolosko-cenoloska analiza stanista zelene kruscice (*Pirola chlorantha* Sw.) u Deliblatskoj pescari // Glasnik Inst. Bot. 1972. T. 7. № 1–4. C. 97–102.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants *Magnoliophyta* // The bot. rev. ew. 1980. Vol. 46. № 3. P. 225–359.

Thieme H. Phytochemische Untersuchungen mongolischer Arzneipflanzen: Die Phenolglucoside von *Pyrola* // Pharmazie. 1970. Jg. 25. H. 2. S. 129.

Tomita M., Inouye H., Muira Y., Moriguchi S., Inaba N., Nakegawa K., Tomita Y. Über die Bestandteile von *Pyrola japonica* Sieb. // Yakugaku zasshi. 1952. Vol. 72. № 2. P. 223–227.

Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964. 615 s.

Veitch F. P., Welton P. A. β -Amirin from *Chimaphila umbellata* // J. Amer. Chem. Soc. 1951. Vol. 73. P. 3530.

Velenovsky J. Über die Biologie und Morphologie der Gattung *Moneses* // Rozpravy Trida. 1892. Vol. 11. № 39. S. 147–159.

Velenovsky J. Über die keimpflanzen der Pirolaceen // Bull. Internat. Acad. Sci. Boheme. 1905. № 7. S. 17–21.

Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Vol. 2. Praga, 1907. S. 279–731.

Walewska E. Phenol glucosides in the *Pyrolaceae* family // Herba pol. 1971. T. 17. № 3. S. 242–247.

Walewska E., Thieme H. Isolierung von Isohomoarbutin aus *Chimaphila umbellata* (L.) Barton. // Pharmazie. 1969. Jg. 24. H. 7. S. 423.

Warming E. Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd. 18. № 19. S. 16–22.

Warming E., Graebner P. Lehrbruch der ökologische Pflanzengeographie. 1918. 3. Aufl. Berlin., Berntraeger. 64 s.

White I. The plant as a metapopulation // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979. № 10. P. 109–145.

White I. Plant metamerism // *Perspectives on plant population ecology.* Sunderland; Massachusetts, 1984. P. 5–47.

Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8thed. Cambridge, 1973. 1245 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Глава 1. Общая характеристика семейства *Pyrolaceae*

- 1.1. Систематическое положение
- 1.2. Географическое распределение
- 1.3. Эколого-фитоценотическая характеристика
- 1.4. Морфологическое описание
- 1.5. Характеристика жизненной формы
- 1.6. Практическое значение

Глава 2. Материал, методика и терминология, используемая при характеристике объектов

- 2.1. Места сбора материала
- 2.2. Методы и методики исследования
- 2.3. Используемые термины и понятия

Глава 3. Биоморфология модельных видов семейства *Pyrolaceae*

- 3.1. Побегообразование и онтоморфогенез *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton
- 3.2. Побегообразование и онтоморфогенез *Orthilia secunda* (L.) House
- 3.3. Побегообразование и онтоморфогенез *Pyrola rotundifolia* L.
- 3.4. Побегообразование и онтоморфогенез *Pyrola minor* L.
- 3.5. Побегообразование и онтоморфогенез *Pyrola chlorantha* Sw.
- 3.6. Побегообразование и онтоморфогенез *Moneses uniflora* (L.) A. Gray
- 3.7. Особенности биоморфологии других видов семейства

Глава 4. Направление, пути и основные модусы морфологической эволюции в семействе *Pyrolaceae*

Библиографический список

Научное издание
Бобров Юрий Александрович
Грушанковые России
Редактор О. Коробкова

Подписано в печать 22.12.2008 г.
Формат 60x84/16
Бумага офсетная
Усл. печ. л.
Тираж 100 экз.
Заказ №

Издательство Вятского государственного гуманитарного университета,
610002, г. Киров, ул. Красноармейская, 26

Издательский центр Вятского государственного гуманитарного универси-
тета,
610002, г. Киров, ул. Ленина, 111, т. (8332) 673674