

## МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 582.912.3

### МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКА И СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМ. *PYROLOIDEA* FEPS. СЕМЕЙСТВА *ERICACEAE* JUSS.

©Тонкова Н.А.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

e-mail: tonkova-n@rambler.ru

Рассмотрено морфологическое строение цветка и способы опыления представителей подсемейства *Pyroloideae* Feps. (грушанковые) семейства *Ericaceae* Juss. Выявлены механизмы адаптации к произрастанию в хвойно-широколиственных лесах.

**Ключевые слова:** подсемейство *Pyroloideae*, семейство *Ericaceae*, грушанковые, морфология цветка, способы опыления

А.И. Толмачев (1954) показал, что изучение древнейших спутников хвойных лесных сообществ оказывает большую помощь в решении крупнейших эволюционных проблем. Согласно точке зрения П.Н. Крылова (1898), вечнозеленые грушанковые – представители древней флоры, дошедшей до нас из третичного периода. *Pyroleae* – группа растений, представители которой являются примерами крайних форм облигатного паразитического симбиоза с микоризой и характеризуются крайними формами редукции эмбриологических и вегетативных органов (Терехин, 1962, 1965). В настоящее время встречается мало данных о диапазоне варьирования морфологических и анатомических признаков вегетативных и репродуктивных органов представителей данной группы растений (Таршис, 2005). Установление особенностей развития мужских генеративных структур, формы и типа тычинки имеет значение как для целей систематики малоизученных таксонов, так

и экологии цветения и опыления (Кордюм, 1978; Камелина, 1991).

**Цель исследования:** выявить морфологические признаки в строении цветка и способы опыления представителей подсем. *Pyroloideae* Feps. (грушанковые) сем. *Ericaceae* Jus. для выявления механизмов адаптации к произрастанию в хвойно-широколиственных лесах.

**Объекты исследования:** *Orthilia secunda* (L.) House (ортилия однобокая), *Chimaphila japonica* Miq. (зимолобка японская), *Ch. umbellata* (L.) W.Barton (зимолобка зонтичная), *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная), *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* DC (грушанка крававокрасная), *P. minor* L. (грушанка малая), *Pyrola renifolia* Maxim. (грушанка почколистная), *P. japonica* Klenze ex Alef (грушанка японская), *P. japonica* var. *subaphylla* (Maxim.) Andres и *Moneses uniflora* (L.) A. Gray (одноцветка крупноцветковая).

Исследования проводились в 2010–2012 гг. в разных районах Приморского кр. (окрестности г. Владивостока; Партизанский, Лазовский, Кавалеровский, Чугуевский, Ольгинский, Тернейский, Анучинский р-ны). В пределах ценопопуляций вида делалось описание фитоценозов по методике В.Н Сукачева, С.В Зонин (1961).

На каждой пробной площади велся

учет генеративных побегов, отмечалось фаза цветения; с каждого участка одновременно бралось по несколько экземпляров генеративных побегов для дальнейшей камеральной обработки при помощи световых микроскопов.

Было проанализировано более 750 гербарных образцов, хранящихся в гербариях Биолого-почвенного института ДВО РАН, Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета.

### Обсуждение

Грушанковые являются микоризообразующими растениями. Крайняя степень редукции и смены питания от автотрофов к микогетеротрофам привела к образованию безлистных побегов у *Pyrola japonica* var. *subaphylla*. Облиственные побеги грушанок всегда заканчивают свой жизненный цикл развитием генеративных органов, это позволяет предположить, что продукты фотосинтеза необходимы им только для прохождения генеративного цикла, тогда как основная сома вполне удовлетворяется питанием за счет грибного мицелия.

У представителей подсем. грушанковые в Приморском кр. наиболее высокий вегетативный побег формируется в течение 3–4-х лет у полукустарничков *Orthilia secunda* и *Chimaphila japonica*, наименьший – у розеточного побега *Pyrola renifolia*, развивающегося в течение 2–3-х лет (см. табл.). Наибольшая длина генеративного побега, соцветия и количество цветков в соцветии наблюдается у *P. rotundifolia*.

Отличительной чертой растений подсем. *Pyroloideae*, произрастающих в умеренных и северных широтах, является своеобразный годичный цикл развития – способность наземных побегов перезимовывать и сохранять

свою жизнеспособность. Лишь с наступлением весны у них наблюдается постепенное отмирание прошлогодних листьев и появление новых побегов. Все грушанковые интересны тем, что начало весеннего разворачивания почек у них по сравнению со многими другими таежными видами заметно задерживается (Катомина, 1994). Весной, после таяния снега в рост трогаются сначала вегетативные, а потом – вегетативно-генеративные почки. Цветение грушанковых происходит в середине лета, но в лесах оно может задерживаться. Сначала зацветает *Moneses uniflora*, затем *Pyrola rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* (см. табл.). Следует так же отметить, что время цветения, а также места произрастания *P. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* var. *incarnata* отличаются от *P. rotundifolia*, что указывает, по нашему мнению, на видовые отличия. В то время, как *P. japonica* и *P. japonica* var. *subaphylla* произрастают в одних местообитаниях, все фазы их цветений сходны, но окраска венчика варьирует от белой до розовой.

Цветки у большинства грушанок гомогамны, только у *Orthilia secunda* обнаружена незначительная протерогения.

По способу, которым осуществляется перекрестное опыление, все грушанковые можно разделить на две группы: насекомоопыляемые (виды родов *Chimaphila*, *Pyrola*) и ветроопыляемые (представители родов *Orthilia*, *Moneses*). В связи с этим, у ортилии одиночные пыльцевые зерна, а у других они объединены в тетрады. В свою очередь, энтомофильные виды подразделяются на две подгруппы. У представителей 1-ой группы (виды рода *Chimaphila*, *Pyrola media*, *P. minor*, *Moneses uniflora*) возможность самоопыления обеспечивается пространственной ориентацией цветоножки. Ко времени вступления цветка в фазу «полной зрелости» пыльники располагаются выше

Таблица

Характеристика надземных побегов представителей подсемейства *Pyroloideae*

Вид	Длина			Количество		Период цветения
	вегетативного побега, см	генеративного побега, см	соцветия, см	цветков	годовых приростов	
<i>Orthilia secunda</i>	5,6±0,6	10,7±1,0	2,9±0,4	11	3	июль-начало августа
<i>Chimaphila japonica</i>	6,6±1	3,6±0,4	0,3±0,2	1	2	вторая половина июля – начало августа
<i>Pyrola rotundifolia</i>	1,9±0,2	22,0±2,4	5,7±1,5	11	4	вторая половина июля–начало августа
<i>P. rotundifolia</i> subsp. <i>rotundifolia</i> var. <i>incarnata</i>	3,0±0,7	22,0±1,6	7,0±1,1	11	4	июнь
<i>P. minor</i>	1,8±0,6	13,7±1,9	3,3±0,7	10	3	вторая половина июля–начало августа
<i>P. renifolia</i> (розеточный побег)	0,3±0,1	12,6±1,3	2,7±0,8	4	2	конец июня – начало июля
<i>P. renifolia</i> (удлиненный побег)	1,8±0,5	12,7±1,6	3,2±0,8	5	3	
<i>P. japonica</i>	1,6±0,2	16,1±1,7	5,1±0,8	6	3	вторая половина июля–начало августа
<i>P. japonica</i> var. <i>subaphylla</i>	1,9±0,3	14,3±1,4	3,3±0,8	5	3	
<i>Moneses uniflora</i>	2,4±0,5	5,9±0,8	-	1	3	середина июня

завязи таким образом, что отверстия располагаются над рыльцем. Во 2-ой группе (*Pyrola rotundifolia*, *P. chlorantha*, *P. japonica*, *P. renifolia*) самоопыление обеспечивается,

как было описано выше, при помощи выгибания столбика в сторону пыльников, что повышает вероятность попадания пыльцы на рыльце.

Самоопыление происходит лишь в случае, когда перекрестное опыление не произошло. В то же время, в одной из последних работ О. Хагеруп (1954) пришел к выводу, что цветки *Bicornes* не приспособлены специально к энтомогамии, но вся их структура настроена на осуществление автогамии с помощью ветра. На это указывают и редкие случаи перекрестного опыления в первой фазе цветения, связанные со специфическими условиями произрастания (полог хвойного леса, затенение), и малое количество опылителей. Также не все виды грушанок имеют явные признаки энтомофилии, например, ярко окрашенный околоцветник (*Chimaphila umbellata*, *Pyrola rotundifolia* subs. *rotundifolia* var. *incarnata*, *P. minor*) или запах (*Moneses uniflora*). Согласно Г. Мюллеру (1881) и Е. Вармингу (1912) нектарники отсутствуют также и у видов с энтомофильными цветками.

Представители подсем. *Pyroloideae* имеют 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок; в завязи 5 гнезд, но наблюдаются исключения. Цветки актиноморфные. У грушанковых лепестки отдельные, только у ортилии однобокой они срастаются наполовину. Тычинки располагаются двумя кругами: один – против лепестков, другой – против чашелистиков. Тычинки двугнездные и вскрываются порами. Коробочка у всех представителей сухая, вскрывающаяся щелями.

**Род *Chimaphila*.** У видов рода наблюдается вариация в окраске венчика. У *Ch. umbellata* он розово-красный, у *Ch. japonica* – белый. Цветки у зимлюбки зонтичной поникающие, на длинных цветоножках, собраны по 2–8 (12) в зонтиковидную кисть (Багдасарова, 1993). Каждый отдельный цветок по форме напоминающий широкий, почти плоский колокольчик диаметром до 15 мм. Цветоножки длинные 0,5–1,5 (2,5) см, а

при плодах – до 3 см, вместе с цветоносом покрыты мелкими железистыми сосочками. Цветки с двойным околоцветником, пятичленные, обоеполые. Прицветники линейные или линейно-шиловидные, неравнозубчатые, 2–5 мм дл. Чашелистики округлояцевидные, тупые, бахромчато-зубчатые, короче лепестков. Лепестки обратнойцевидные, вогнутые, по краям короткореснитчатые. Андроцей состоит из 8–10 тычинок, их нити резко расширяются у основания, по краям расширенной части короткими волосками. Пыльцевые зёрна соединены по четыре. Гинецей ценокарпный, из 5 плодолистиков. Завязь верхняя, шаровидная. Нектарный (подпестичный) диск окружает завязь, но не выделяет нектар. Столбик прямой, короткий, с округлым сидячем рыльцем в виде конусовидной шапочки на завязи.

У зимлюбки японской одиночные цветки (редко – по 2 на одном цветоносе). Строение цветка сходно с описанным у зимлюбки зонтичной.

Процесс адаптивной эволюции больше отразился на мужских генеративных структурах. У всех видов рода связник и тычинки имеют придатки. У зимлюбки зонтичной связник шлемообразной формы и покрыт мелкими ресничками. Пыльники фиолетовые цвета, они служат для привлечения насекомых-опылителей. У зимлюбки японской связник имеет мешковидный веерообразный прозрачный придаток с мелкими ресничками в ряд. Форма придатков отличается от описанных ранее у других цветковых. Крупные перепончатые придатки связников, плотно смыкаясь друг с другом и сжимая столбик ниже рыльца, образуют полный конус. Привлекаемые желто-коричневыми пыльниками насекомые приземляются на сильные нити тычинок, при этом они надавливают на мешковидные веерообразные придатки связника

тычинок, находящиеся непосредственно под пыльниками. Под тяжестью насекомого или от толчка в момент его отлета приводятся в движение крупные пыльники, и происходит выбрасывание пыльцы на насекомое, в сторону противоположную от рыльца. При этом пыльник сначала подпрыгивает вперед, а затем возвращается в исходное положение. В цветках с широко раскрытым венчиком тычинки выставлены наружу, и поэтому пыльники не имеют никаких придатков.

Опыление у обоих видов зимолюбок происходит с помощью насекомых или ветра. При невозможности перекрестного опыления в местах, защищенных от ветра, оплодотворение не происходит.

Плод – приплюснуто шаровидная коробочка до 5 мм дл. и 6,5 мм шир. (Багдасарова, 1993).

**Род *Orthilia*.** Цветки *O. secunda* невзрачные, с сомкнутым колокольчатым зеленовато-белым венчиком, без запаха и нектарников. Цветки располагаются в густой многоцветковой однобокой кисти, верхние – горизонтально отклоненные, нижние – поникающие. Они правильные, пятичленные, с двойным околоцветником. Цветоножка короче цветка и широколанцетных прицветников. Доли чашечки широкотреугольные, по краям мелкозубчатые, в 4–5 раз короче лепестков. Венчик овальный или почти колокольчатый, состоит из пяти сросшихся лепестков. Лепестки по краям мелкозубчатые. Андроцей состоит из 10 тычинок, прикреплённых к цветоложу. Пыльники без рожковидных придатков. Гинецей синкарпный. Столбик прямой, с довольно широким пятибугорковым рыльцем, длиннее тычинок и значительно выдается из венчика; подпестичный диск пятизубчатый, выделяет нектар; рыльце пятилопастное.

В литературе нет однозначного мнения

относительно способов опыления *O. secunda*. А.Н. Пономарев и В.А. Верещагина (1973) считают ее типичным энтомофилом, Э.С. Терехин (1962) называет ее анемофилом – опыление происходит посредством воздушных потоков. У *O. secunda* лепестки венчика в фазе бутона плотно сомкнуты над рыльцем, в первой фазе цветения рыльце силой своего роста раздвигает лепестки и высовывается из венчика. В это время поверхность венчика увлажняется. Во время второй фазы пыльники высовываются из венчика и поворачиваются отверстиями по одну сторону от столбика. Перекрестное опыление может осуществляться как пыльцой, переносимой с других особей воздушными течениями под пологом леса, так и с более зрелых цветков того же соцветия. А.Н. Пономарев и В.А. Верещагина (1973) считают ветроопыление у ортилии возможным, но отмечают, что оно играет второстепенную роль, а более вероятно наличие у данного вида гейтоногамии, о чем свидетельствует довольно высокий процент (60%) завязывания плодов при изоляции соцветий. Хотя ортилия опыляется ветром, однако, в лесах Англии и Финляндии отмечены случаи опыления ее цветков мухами, жуками, шмелями (Grevillius, Kirchner, 1923).

**Род *Pyrola*.** У всех представителей рода кистевидное разностороннее соцветие. Цветки отклоненные, реже – поникающие. Цветоножки разной длины, кроющие листья перепончатые ланцетные. Чашелистики яйцевидно-треугольные. Венчик шаровидный или колокольчатый, окраска колеблется от белой до красной, состоит из пяти округлояйцевидных лепестков. Венчик и чашечка пятираздельные. Столбик пестика прямой короткий или длинный изогнутый. Тычинки наружного круга грушанок супротивны покровам внутреннего круга

(обдиёпlostемонные). Тычиночная нить изогнута у основания. Оранжевый пыльник прикреплен верхушкой, он раздвоен у верхушки, соединен с тычиночной нитью апикальной частью. Открывается порами - более или менее круглыми отверстиями. Тычинки имеют двурогие придатки, достигающие венчика и служащие плечами рычага. Они способствуют высыпанию пыльцы на насекомых-опылителей, переносящих её на другие цветки. В виде тетрад пыльца попадает на рыльце, где все пыльцевые зерна сразу и прорастают. Стилодий загнут наружу. Завязь с длинным столбиком, при основании отогнутым вниз, столбик по длине равен или несколько больше лепестков. Представители рода – энтомофилы, с большей долей автогамии в опылении (Терехин, 1962).

У видов *P. minor*, *P. chlorantha* и *P. renifolia* можно наблюдать редукцию числа цветков в соцветии, что выражается в довольно часто встречающемся недоразвитии нескольких верхних цветков соцветия. (Терехин, 1962, Тонкова, 2011).

Плод – приплюснуто-шаровидная коробочка.

**Род Moneses.** Одноцветка крупноцветковая имеет на генеративного побега один поникающий, широко раскрытый, правильный цветок с белой окраской венчика. Околоцветник двойной. Чашечка пятираздельная, с 5-ю яйцевидными округлыми, тупыми, по краю мелкогородчатыми долями, которые почти втрое короче лепестков (Багдасарова, Вахромеева, 1990). Лепестки яйцевидные. Тычинки сидят попарно против лепестков. Пыльники оранжевого цвета, так же как и у представителей рода *Pyrola* имеют рожки. Столбик прямой, длиннее завязи; рыльце с 5-ю продолговатыми, заостренными лопастями. У основания 5 железок. Цветки одноцветки без нектара, но с сильным запахом, привлекающим различных

насекомых-опылителей: мух, мелких жуков, клопов, шмелей и некоторых других мелких животных (Grevillius, Kircher, 1923; Терехин, 1962), но нередко наблюдается, как было отмечено выше, и самоопыление. Для осуществления автогамии у одноцветки необходима определенная ориентация цветоножки, тогда пыльца, высыпаясь из пыльников, попадает на рыльце. Ветер содействует гравитационной автогамии, поскольку при раскачивании и сотрясении растений происходит высыпание пыльцы через отверстия (поры).

Плод – прямостоячая, шаровидная коробочка 6–7 мм в диаметре, раскрывается сверху вниз (Скворцов, 1981).

### Выводы

При изучении морфологии цветка представителей подсем. *Pyroloideae* сем. *Ericaceae* выявлено, что в процессе адаптивной эволюции основные преобразования произошли в мужских генеративных структурах. Выявлены вторичные адаптивные признаки в строении цветка, выполняющие следующие функции: усложнение механизма для энтомофильного способа опыления (изменение формы тычиночной нити и пыльника, пространственной ориентацией цветоножки, выгибание столбика в сторону пыльников); визуальное привлечение насекомых (яркие пыльники у видов с невзрачным околоцветником). По способу опыления выделено две группы: энтомофилы (*Chimaphila*, *Pyrola*) и анемофилы (*Orthilia*, *Moneses*).

У колокольчатой формы розово-красных цветков *Chimaphila umbellata* тычинки фиолетового цвета, связник имеет шлемообразную форму; у белых цветков *Ch. japonica* тычинки желто-коричневого цвета, связник мешковидный веерообразный. В обоих случаях пыльники имеют рожковидные придатки. Вариация

окраски венчика и формы связника внутри рода, как результат усложнения формы тычиночной нити привели к более эффективному переносу пыльцы редкими насекомыми. В то время как в цветках с широко раскрытым венчиком тычинки выставлены наружу и пыльники не имеют никаких придатков. Таким образом, придатки связника – вторичный признак, возникший как приспособление к условиям обитания и к энтомофильному способу опылению.

У представителей рода *Pyrola* на пыльниках имеются рожковидные придатки, служащие плечами рычага. Они способствуют высыпанию пыльцы через поры пыльников на насекомых-опылителей. Самоопыление происходит в тех случаях, когда перекрестное опыление по каким-либо причинам не произошло. У *P. media*, *P. minor*, возможность самоопыления обеспечивается пространственной ориентацией цветоножки: пыльники располагаются выше завязи, таким образом, что отверстия располагаются над рыльцем. У *P. rotundifolia*, *P. chlorantha*, *P. japonica* и *P. renifolia* самоопыление обеспечивается выгибанием столбика в сторону пыльников.

Для *Orthilia secunda* выявлен самый широкий спектр видов опыления: энтомофилия, анемофилия, автогамия и гейтоногамия, что объясняет произрастание данного вида в лесных экотопах с высокой сомкнутостью древесного яруса, где особи ортлики часто являются единственными представителями цветковых растений.

*Moneses uniflora* привлекает насекомых-опылителей сильным запахом, но вследствие произрастания под пологом хвойно-широколиственных лесов, где количество опылителей невелико, наблюдается и самоопыление: посредством определенной ориентации цветоножки.

## Л и т е р а т у р а

Багдасарова Т.В. Зимолюбка зонтичная // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1993. – Вып. 9. – Ч. 2. – С. 71–77.

Багдасарова Т.В., Вахрамеева М.Г. Одноцветка крупноцветковая // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1990. – Вып. 8. – С. 181–188.

Камелина О.П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: дис. ... д.б.н. в форме научного доклада / АН Узбекистана. Ин-т ботаники. 1.– Ташкент, 1991. – 80 с.

Катомина А.П. Ритм заложения и рост годичных побегов грушанковых (*Pyrolaceae*) в таежной зоне // Ботан. журн. 1994. – Т. 79. – № 4. – С. 71–80.

Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений. – Киев: Наукова Думка, 1978. – 219 с.

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

Пономарёв А.Н., Верещагина В.А. Антэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. – Л., 1973. – 308 с.

Сукачёв В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 9–75.

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

Терехин Э.С. Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae-Monotropoideae* // Ботан. журн. 1962. – Т. 47. – № 4. – С. 571–577.

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

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

Толмачёв А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 155 с.

Grevillius A., Kirchner O. *Pyrolaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Lief., 1923. – № 25. – P. 185–232.

Hagerup O. Autogamy in some drooping Bicornes flowers // Botanisk Tidsskrift. – Vol. 51. – 1954. – P. 103–116.

Müller H. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insecten. – 1881. – 661 p.

Warming E. Ericineae (*Ericaceae*, *Pirolaceae*). Morphology and Biology. The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants. // Medd. Om. Gronland. 1912. – P. 56–64, 80–88.

Доклад заслушан на конференции молодых ученых «Зри в корень» (29-30 марта 2012 г., Ботанический сад-институт ДВО РАН)

**THE MORPHOLOGY OF FLOWERS AND METHOD OF POLLINATION REPRESENTATIVES OF THE SUBFAMILY PYROLOIDEA FEPS. FAMILY ERICACEAE JUS.**

**Tonkova N.A.**

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation*

**Key words:** subfamily *Pyroloideae*, family *Ericaceae*, flower morphology, pollination method.

The author examined morphological structure of the flower and methods of pollinations

of the subfamily *Pyroloideae* Fep. (family *Ericaceae* Jus.). The mechanisms of adaptation to the growth in coniferous and deciduous forests are identified.

Tabl. 1. Bibl. 18.