

В.Ю. БАРКАЛОВ, Б.С. ПЕТРОПАВЛОВСКИЙ

Эти удивительные растения вертляницевые

Рассматриваются наиболее характерные особенности растений подсемейства вертляницевые (Monotropoideae: Ericaceae): морфология, систематика, распространение, образ жизни. Из 10 родов мировой флоры на территории России оно представлено только двумя родами с тремя видами.

Ключевые слова: вертляница, вертляницевые, подъяльник, монотропаструм, Ericaceae, Monotropoideae, Monotropa, Monotropastrum.

These amazing plants of the Indian pipe family. V.Yu. BARKALOV (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok), B.S. PETROPAVLOVSKY (Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Vladivostok).

The most characteristic features of the Indian-pipe subfamily (Monotropoideae: Ericaceae): morphology, systematics, distribution, lifestyle are considered. It is represented from the 10 genera of world flora in Russia by only two genera with three species.

Key words: Indian pipe, Indian pipe family, pinesap, Ericaceae, Monotropoideae, Monotropa, Monotropastrum.

«Неоднократно встречал их в лесу, наконец захотел узнать, что это такое, даже не знал – растение это или гриб».

«Случайно в одном блоге наткнулась на такие фото. Кто может ответить: это какой-то приколотый или действительно есть такое прозрачное растение и как его зовут?»

«Во второй половине лета в лесу открывается “музей восковых фигур”¹: под деревьями появляются странные бледно-желтые мясистые загнутые крючком побеги. Потом побеги распрямляются, и становится ясно, что это цветы».

Из Интернета

Действительно, в тенистом влажном лесу нельзя не заметить эти необычные, чаще белые или желтоватые ростки, как бы вылепленные из воска, пробивающиеся сквозь толщу подстилки из опавших листьев и других растительных остатков или влажную моховую «подушку», преимущественно под хвойными деревьями. На первый взгляд, у них мало общего с «нормальными» растениями: необычный облик, отсутствие привычных для нас стебля и листьев, так что некоторые люди даже принимают их за грибы! Однако, приглядевшись, можно заметить, что они имеют совершенно обычные цветки и плоды, а вот чего им действительно природа не отпустила, так это зеленого пигмента – хлорофилла. Так что же это за удивительные растения и каков их образ жизни?

*БАРКАЛОВ Вячеслав Юрьевич – доктор биологических наук, главный научный сотрудник (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток), ПЕТРОПАВЛОВСКИЙ Борис Сергеевич – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник (Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток). *E-mail: Barkalov@biosoil.ru

Систематическое положение

В научном мире эта небольшая группа цветковых растений известна под названием вертляницевые, или поддельниковые. До недавнего времени вертляницевые большинством ботаников рассматривались как отдельное семейство *Monotropaceae* [3, 10, 12, 18, 31] или подсемейство в составе семейства *Rufoideae* [17, 38]. А.Л. Тахтаджян [13] в своей системе цветковых растений семейство *Monotropaceae*, как и близкое к нему семейство *Rufoideae*, вслед за английским ботаником P.F. Stevens [34] отнес к семейству вересковые (*Ericaceae*), приняв их в ранге подсемейств *Monotropeoideae*¹ и *Rufoleioideae* соответственно. Как установлено С.С. Харкевичем [15], впервые подсемейства грушанковых и вертляницевых в составе вересковых выделил W.L. Jepson в 1925 г. Сравнительно недавний ранг подсемейства для вертляницевых и грушанковых подтвержден генетическими исследованиями на основе секвенирования ДНК [20].

Маленькое семейство или, по современной классификации, подсемейство вертляницевых включает всего 10 родов (*Allotropa* Torr. et Gray, *Cheilothea* Hook. f., *Hemitomes* Gray, *Monotropa* L., *Monotropastrum* Andres, *Monotropopsis* Schwein., *Pityopus* Small, *Pleuricospora* Gray, *Pterospora* Nutt., *Sarcodes* Torr.) и 12 видов [9, 39]. Свое название оно получило по типовому роду *Monotropa*. В свою очередь, название рода происходит от греческих слов *monos* – один и *tropos* – направление; цветки (или соцветия) поникшие и повернуты в одну сторону². Этот род был описан Карлом Линнеем в 1753 г. (*Sp. Pl.* 1: 387), и в нем он распознавал два вида – *M. uniflora* L. и *M. hypopitys* L.

Общая характеристика и распространение

Вертляницевые – многолетние сочные травы от 3 (*Hemitomes*) до 50 см, реже до 1 м (*Pterospora*) в высоту, полностью лишённые хлорофилла и настоящих листьев, с возрастом буреющие или чернеющие (также при сушке). Окраска растений варьирует от белой до желтоватой, буроватой или красной, однотонная или весьма пестрая. Корневище густо разветвленное, белое, хрупкое, в виде гнездообразного комочка. «Стебли» (цветоносы) простые, одиночные или пучками отходящие от корневища, толстоватые, покрытые очередными листовидными чешуями. Чашечка состоит из 1–5 чашелистиков, но иногда, видимо, представлена внешне сходными с ней прицветными чешуями, т.е. кажущаяся. Цветки трубчато-колокольчатой формы, поникшие, иногда прямые (у *Cheilothea*), одиночные или чаще собраны в конечные обычно поникающие, реже прямостоячие (у *Allotropa*) кистевидные соцветия. Лепестки свободные или менее чем наполовину сросшиеся между собой основаниями, в числе 4–5 (3–8). Тычинок обычно вдвое больше, чем лепестков. Пестик с коротким столбиком и окрашенным воронковидным рыльцем. У большинства вертляницевых в основании завязи имеется нектарный диск, чаще разделенный на лопасти. Плод – коробочка с 4–5 перепончатыми створками или ягодообразный (у *Cheilothea* и *Monotropastrum*), с многочисленными очень мелкими («пылевидными») семенами.

Опыление происходит с помощью насекомых, привлекаемых нектаром. У вертляницы поддельниковой цветки опыляются перекрестно, в основном шмелями [26]. Для их привлечения растение распространяет аромат, похожий на запах лимона. У некоторых видов

¹ В ботанике научное название подсемейства образуется от названия типового рода (в данном случае *Monotropa*), к основе которого добавляется стандартное окончание *-oideae*.

² Во «Флоре СССР» дается другое объяснение этимологии названия рода. Е.Г. Бобров [3] считает, что это название происходит от греческих слов *monos* – один, единственный и *tropos* – образ, способ (жизни) и означает то, что растение является иногда единственным представителем цветковых в густой тени леса. Это, видимо, не совсем корректно, и, скорее, трактовать нужно иначе: единственный в своем роде, принимая во внимание необычный облик растения и способ питания.

вертляницевых в поникших цветках тычинки и пестик расположены так, чтобы облегчить самоопыление, подобно грушанковым. Семена разносятся потоками воздуха, а поскольку они очень малы (у вертляницы поддельниковой их масса составляет 0,000003 г), то для этого в густом лесу достаточно лишь малого его дуновения. При малых размерах количество семян в каждом плоде большое, и нередко они снабжены специальными приспособлениями, облегчающими их перенос на большие расстояния ветром. Мелкие семена американской птероспоры – с крылышком, значительно превосходящим само семя. У семян вертляниц поддельниковой и одноцветковой на обоих концах есть придатки («хвостики»). Но, помимо ветра, семена вертляницевых могут переноситься атмосферными осадками и животными. У монотрописа пахучего (*Monotropis odorata*), растущего в Северной Америке, весь цикл развития растения проходит под листовой подстилкой, растение не появляется на поверхности даже во время цветения, тем не менее опыляется насекомыми, поскольку имеет сильно пахнущие и окрашенные цветки, его семена растаскиваются муравьями [9]. Сухие коробочки вертляницы поддельниковой, как и в. одноцветковой, перезимовывают и часто сохраняются на «стебельке», продолжая рассеивать мелкие семена до следующего сезона.

У монотропаструма низкого в период плодоношения «стебли» под тяжестью крупных ягодообразных плодов лежат на почву, чернеют и постепенно разлагаются, а плоды еще некоторое время остаются лежащими на поверхности почвы. Расселению его семян, вероятно, способствуют животные – от муравьев, грызунов до медведей. Благодаря липкой мякоти плода семена прилипают к лапам животных и разносятся на большие расстояния, нередко приходилось наблюдать это растение вблизи звериных троп.

Представители вертляницевых распространены в умеренных областях Северного полушария, а также в горах тропиков. Больше всего их (6 родов из 10!) в притихоокеанской части Северной Америки – от Аляски до Калифорнии [24, 38]. В Евразии эта группа растений представлена всего тремя родами (*Cheilothea*, *Monotropa* и *Monotropastrum*) и 6 видами, с разнообразием в Восточной и Юго-Восточной Азии [39, 40]. В России было известно всего два вида: вертляница поддельниковая, или обыкновенная, *Monotropa hypopitys* L. и монотропаструм низкий *Monotropastrum humile* (D. Don) Nara [2], но недавно на курильском о-ве Кунашир обнаружена также вертляница одноцветковая *Monotropa uniflora* L. [1]. При этом два последних вида распространены на территории России только в южной половине Дальнего Востока; относительно редкие растения, но в теплый и влажный летний сезон местами могут встречаться большими группами.

Видовой состав

Из трех видов вертляницевых, произрастающих в России, прежде всего следует отметить распространенную почти на всей ее территории вертляницу поддельниковую (*Monotropa hypopitys*), знакомую как европейским жителям, так и дальневосточникам (рис. 1). Растение сочное, беловатой или желтоватой, иногда слегка лиловой окраски, в верхней части голое или опушенное, с погруженным в почву гнездообразным густо разветвленным корневищем. «Стебли» одиночные или сученные по несколько, 5–25 см выс. «Листья» очередные, чешуевидные, яйцевидно-продолговатые, до 1,5 см дл. и 1 см шир. Цветки в числе 3–12, обычно 4–5-членные, в густом кистевидном соцветии, во время цветения поникшем, реже одиночные, с опушенным или голым раздельнолепестным трубчатого-колокольчатого венчиком до 1,5 см дл. Прицветные чешуи собраны по 3–5 под цветком и образуют подобие чашечки; истинная же чашечка отсутствует. Нектарный диск отсутствует, однако у основания завязи между тычинками сохраняются редуцированные сосочки. Столбик примерно такой же длины, как и завязь, – 2–10 мм, опушенный или голый, с воронковидным, по краю слегка лопастным рыльцем, окрашенным в желтоватый цвет. Плод – 4–5-гнездная обратнойцевидная или почти округлая коробочка до 1 см дл.

Семена очень мелкие, многочисленные, покрытые мелкосетчатым чехликом. Растет под деревьями на растительном опаде или моховых «подушках» в тенистых сырых лесах разного состава, преимущественно хвойных (еловых, пихтовых, сосновых и лиственничных), но встречается также в смешанных и лиственных лесах (например, в дубравах и березняках). Цветет в июле–августе.

В России вертляница подбельниковая распространена в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке: в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине и южных Курильских островах. Общий ареал вида охватывает Европу, Центральную Азию, Гималаи, Восточную (Китай, Корея, Япония) и Юго-Восточную Азию, а также Северную Америку и Центральную Америку (Мексика) [16, 38]. В европейской части России вид чаще встречается в нечерноземной полосе.

Вертляница подбельниковая отличается от в. одноцветковой многоцветковым соцветием и 4–5-гнездной завязью, поэтому нередко ее выделяют в особый род подбельник (*Hypopitys* Hill) с единственным видом п. обыкновенный (*H. monotropa* Crantz). Под этим названием растение можно найти в целом ряде ботанических работ, включая различные Флоры и Определители [3, 5, 12, 17, 18, 24].

С.К. Черепанов [18] и Н.Н. Цвелев [17] не только признают самостоятельность рода *Hypopitys*, но дополнительно приводят для Восточной Европы еще один вид подбельника (вертляницы) – п. подбуковый (*H. hypophegea* G. Don = *Monotropa hypophegea* Wallr.). Это по сути голая форма в. подбельниковой, у которой цветки голые и в меньшем числе, более мелкие, собраны в рыхлые соцветия. Этот вид указывался также и для Дальнего Востока в «Определителе растений Дальневосточного края» [10]. Е.Г. Бобров [3] во «Флоре СССР» высказался критически по поводу выделения голой (под буком) и опушенной (под хвойными) форм в качестве самостоятельных видов. Он полагал, что формы эти есть выражение физиологических различий растений, определяемых различиями субстратов, на которых эти растения развиваются, т.е. лесных подстилок в темнохвойном и широколиственном лесах. Здесь нужно отметить, что автор относил вертляницу к сапрофитам. По нашему мнению, эти различия определяются связями с микоризными грибами. Как правило, в растительных сообществах встречаются лишь определенные грибы-микоризообразователи – симбионты эдификаторных видов растений, и соответственно в хвойных лесах они одни, а в лиственных – другие. В Сибири и на Дальнем Востоке более широко распространена форма вертляницы подбельниковой с голыми цветоножками, лепестками, завязями и тычиночными нитями [2, 12]. У этой формы размеры цветков и их количество, а также характер соцветий варьируют. Опушенная же форма встречается здесь редко.

Научное название рода *Hypopitys* дано по местообитанию растения (от греческих слов *hypo* – под и *pitys* – сосна). Русское название – подбельник – род получил также по местообитанию. Однако следует заметить, что это растение встречается не только под елью, сосной и вообще хвойными породами деревьев, но и лиственными – под дубом и березой. Английское название подбельника – *Pinesap* (*pine* – сосна и *sap* – сок (растений), живица). Плотное («шишкообразное») соцветие вертляницы подбельниковой в начале цветения напоминает застывшую смолу соснового дерева [32]. Финское название рода *Mäntykukat* в дословном переводе значит «сосновые цветы», а эстонское *seen-lill* – «гриб-цветок», по сходству с лесными шляпочными грибами.

Другой вид вертляницевых, встречающийся в России, монотропаструм низкий (*Monotropastrum humile*) представляет собой сочное растение беловатой, реже розоватой окраски с погруженным в почву гнездообразным густо разветвленным корневищем (рис. 2). «Стебли» (цветоносы) одиночные или чаще скучены по несколько, 10–20 см выс. «Листья» очередные, чешуевидные, продолговатые или продолговато-яйцевидные, на верхушке острые или тупые, до 2 см дл. и 1 см шир. Цветки одиночные, с раздельнолепестным трубчатого-колокольчатого венчиком до 2 см дл., поникшие, выпрямляющиеся при созревании плодов. Чашечка из 1–5 чашелистиков, но, видимо, только кажущаяся, нередко слабо

отграниченная от венчика. Лепестки в числе 3–5, лопатчато-продолговатые, в основании мешковидно расширенные, изнутри волосисто-опушенные. Тычинок 6–10, с опушенными, попарно сросшимися у основания нитями. Столбик утолщенный, 2–5 мм дл., с воронковидным, цельнокрайним рыльцем, нечетко обособленным от завязи и окрашенным в ярко-голубой цвет. Плод – округло-яйцевидная ягода, на верхушке внезапно суженная, 1,2–2,5 см в поперечнике. Семена очень мелкие, многочисленные, с сетчатой оболочкой. Растет под деревьями чаще в сырых хвойных (еловых, пихтовых) и хвойно-широколиственных лесах на подстилке из растительного опада или влажной моховой «подушке». На Дальнем Востоке зацветает во второй половине августа. В Японии и Китае период его цветения проходит с апреля по август [22, 36], т.е. цветет там раньше вертляницы одноцветковой.

В России монотропаструм низкий встречается только на юге Камчатки (окрестности г. Елизово), в южной части Хабаровского края (Большехецирский заповедник), в Приморском крае, на юге Сахалина и южных Курильских островах Итуруп и Кунашир [1, 2], а за рубежом распространен в Гималаях и странах Восточной Азии – в Китае, Корее и Японии [22, 36, 39].

В роде монотропаструм насчитывается всего два вида. Второй вид – м. тенелюбивый *Monotropastrum sciaphilum* (Andres) G.D. Wallace, с соцветием из двух и более цветков, – эндемик провинции Юньнань на юге Китая, где встречается в дубовом лесу на высоте примерно 2200 м над ур. м. [22, 40]. К этому роду близок другой южноазиатский род – хейлотека (*Cheilothecca*) с двумя видами: *C. khasiana* J.D. Hooker и *C. malayana* Scortechini ex J.D. Hooker, у которого также завязь одногнездная и плод ягодообразный, но цветки не поникшие во время цветения, продолговатые лепестки на верхушке с капюшоном и утолщенные, а тычинки в двух отчетливых рядах.

Растение, описанное из Непала как *Monotropa humilis* D. Don, Н. Нара [23] отнес к роду *Monotropastrum*, предложив новую комбинацию – *M. humile* (D. Don) Nara. На первый, поверхностный взгляд оно очень сходно с *Monotropa uniflora* (белая окраска, одиночный поникший цветок, волосистое опушение на внутренней поверхности лепестков и тычиночных нитях), и зачастую их путали. Именно так произошло с растением, которое встречается на юге Дальнего Востока России. Впервые для этой территории *M. uniflora* была приведена в работе Ф. Шмидта [33] с Сахалина. Затем В.Л. Комаров в «Определителе растений Дальневосточного края» [10] указал этот вид для Посъетского района и ст. Океанской (юг Приморского края). В этой работе, кроме того, помещен рисунок растения, выполненный с гербарных образцов, который при внимательном рассмотрении отличается от типичной вертляницы одноцветковой. После обработки вертляницевого Е.Г. Бобровым [3] в томе 18 «Флоры СССР» вертляница одноцветковая указывается во многих российских ботанических источниках, касающихся флоры Дальнего Востока [5, 6, 7, 16, 18, 19]. Однако Бобров ошибочно приводит для в. одноцветковой шаровидную форму коробочки и ее крупные размеры (2–2,5 см в диам.). Кроме того, им отмечены ранние сроки цветения (июнь–июль), что нехарактерно для этого вида.

В обработке семейства вересковых А.П. Хохряковым и М.Т. Мазуренко [16] для флоры Дальнего Востока России, вслед за В.Н. Ворошиловым [6, 7], помимо вертляницы одноцветковой приводится и монотропаструм («вертляницевидка») шаровидный (*Monotropastrum globosum* Andres ex Nara = *M. humile*), но только на основании литературных данных. В примечании к виду отмечено следующее: «Для советского Дальнего Востока указывается японскими авторами (Sugawara, 1940; Kitagawa, 1979), однако достоверных сборов этого растения в наших гербариях пока не имеется, ибо отличить его по гербарному материалу от предыдущего вида [*Monotropa uniflora*. – Прим. авт.] не представляется возможным» [16, с. 166]. По плодам эти растения хорошо различаются между собой, но гербарные сборы с Дальнего Востока были представлены почти исключительно цветущими образцами, и, как уже говорилось выше, их легко спутать. Растения из семейства вертляницевые при сушке сильно чернеют, и такой существенный признак, как

Рис. 1. Вертляница поддельниковая: А – цветущее растение, Б – верхняя часть растения с незрелыми коробочками. Фото В.Ю. Баркалова

цвет рыльца, исчезает (у вертляницы одноцветковой оно с желтовато-бурым ободком, у монотропаструма низкого – с ярко-голубым). В таком состоянии отличить растения можно только по завязи и форме рыльца. Завязь у вертляницы одноцветковой с продольными желобками на месте швов створок коробочки, а рыльце по краю слегка городчато-лопастное, в то время как у монотропаструма низкого бороздки на завязи отсутствуют, поскольку плод ягодообразный, а рыльце цельнокрайное. Кроме того, после плодоношения растения монотропаструма низкого полегают на почву, чернеют и постепенно разлагаются в тот же год, в то время как у вертляницы одноцветковой (как и у в. поддельниковой) засохшие буроватые стебли с коробочками сохраняются до следующего года.

В результате критической проработки литературных источников, собственных гербарных сборов и изучения гербарных коллекций, а также наблюдений в природе В.Ю. Баркалов и Х. Такахаша [2] пришли к мнению об ошибочности включения вида *Monotropa uniflora* в состав флоры России. Вместо него приведен *Monotropastrum humile*, что вполне согласовывалось с данными других авторов [22, 25, 35, 37, 39], которые не указывали вертляницу одноцветковую для территории России. Сообщение о находке вертляницы одноцветковой в каменноберезняке вблизи г. Елизово на юге Камчатки [4] ошибочное и, как показал наш просмотр фотографий Р.В. Бухаловой, на самом деле относится к монотропаструму низкому.

Недавно энтомологом Ю.Н. Сундуковым *Monotropa uniflora* была обнаружена на о-ве Кунашир (мыс Ивановский на юго-западном побережье): собраны гербарные образцы цветущих растений и прошлогодние стебли с коробочками [1]. Это пока единственная достоверная находка вида в России на территории заповедника «Курильский». Ниже приводится описание в. одноцветковой и распространение.

Рис. 3. Вертляница одноцветковая: А – цветущее растение, Б – верхняя часть растения с прошлогодней коробочкой. Фото Ю.Н. Сундукова



Рис. 2. Монотропаструм низкий: А – цветущее растение (фото Н.А. Еременко), Б – ягодообразный плод (фото Ю.Н. Сундукова)



Вертляница одноцветковая (*Monotropa uniflora*) – сочное голое растение с беловатой или розоватой окраской (рис. 3). «Стебли» 10–30 см выс., простые, одиночные или пучками отходят от гнездообразного густоветвистого корневища. «Листья» очередные, чешуевидные, овальные или продолговатые, приостренные, как и стебли, голые, до 2 см дл. и 0,8 см шир. Цветки одиночные, до 2 см дл., трубчато-колокольчатые, раздельнолепестные, поникшие, при плодах прямостоячие. Настоящая чашечка, видимо, отсутствует; ее замещают 3–5 ланцетных или продолговатых прицветных листьев. Лепестки в числе 3–6, обратнойцевидно-продолговатые, в основании слегка мешковидно расширенные, изнутри рассеянно-волосистые. Тычинок 10, с негусто опушенными нитями и оранжево-желтыми пыльниками. Столбик утолщенный, 2–3 мм дл., отчетливо обособлен от завязи и корочке ее, с воронковидным, по краю слегка городчато-лопастным желтовато-буроватым рыльцем. Плод – эллипсоидально-округлая коробочка, 1–1,5 см шир. Семена очень мелкие, веретеновидные, с тонкими мелкосетчатými покровами, на концах с придатками («хвостиками»). Растет в сырых листопадных и смешанных лесах. Цветет в сентябре [1]. От одноцветковой разновидности вертляницы подзельниковой, которая иногда встречается на Дальнем Востоке, в. одноцветковая отличается более крупной (свыше 1 см шир.) коробочкой иной формы.

Ареал вертляницы одноцветковой очень большой. Он состоит из трех изолированных частей. Одна часть находится в Восточной Азии и охватывает Японию, Корею, Китай, Бангладеш, Бутан, северную Индию, Непал [22, 39]. Другая, не менее обширная часть ареала – в Северной Америке: на западе – от северной Калифорнии до Британской Колумбии, на севере – вся южная часть Канады, на востоке – территория всех восточных штатов США [38, 39]. В Центральной Америке находится еще одна часть гигантского ареала, изолированная от североамериканской пустынями и сухими прериями, она простирается от южной Мексики до северо-западной Колумбии. В то время как в Восточной Азии и Северной Америке вид приурочен к мезофильным лесам, в Центральной Америке он встречается исключительно в высокогорных влажных местообитаниях [39]. Между популяциями в. одноцветковой с разных континентов были недавно обнаружены существенные различия на генетическом уровне [30], что, впрочем, неудивительно, принимая во внимание столь обширный ареал вида.

Популяция *Monotropa uniflora* на о-ве Кунашир в некоторой степени изолированная, поскольку ближайшее местонахождение вида – в Японии, на юге Хоккайдо [36]. Произрастание в. одноцветковой в Приморье маловероятно, так как в Китае она распространена только в центральных и южных провинциях [22] и, похоже, отсутствует в Северной Корее.

В Новой Англии, на атлантическом побережье Северной Америки, в. одноцветковая является весьма обычным лесным видом [38, 39]. Ее появление и массовое цветение приходится примерно на середину и конец июля. Затем спорадическое цветение продолжается всю оставшуюся часть лета и раннюю осень. Отдельные цветущие особи встречаются до самого октября. Цветение в Японии и Китае приходится на сентябрь и октябрь, реже – август и ноябрь [22, 36].

Английское название – Indian-pipe – род вертляница получил из-за сходства в. одноцветковой с курительными трубками североамериканских индейцев. Второе название – Ghost Plant (растение-призрак, растение-привидение), вероятно, дано из-за белой окраски с землистым оттенком полупрозрачного растения с черными крапинками, что ассоциируется с привидением в темном лесу [32].

Образ жизни

Все без исключения представители семейства вересковые, куда относятся виды вертляницевых и некоторых грушанковых, имеют интересную особенность – более или менее выраженную приверженность к формированию взаимовыгодных связей с нитями

грибного мицелия³, микоризы. Микориза (*mycorrhiza*, от греческого *mikēs* – гриб, *rhiza* – корень) – термин, предложенный А.Б. Франком для обозначения корней высшего растения, тесно сросшихся с грибом в один орган – грибокорень. Различают микоризу эктотрофную, при которой гриб плотно оплетает корень и по межклетникам проникает в него на глубину одного или несколько слоев коры, и эндотрофную, когда гриб проникает внутрь корня, т.е. непосредственно в клетки. Микоризе посвящен целый ряд работ [8, 11, 28].

Эктотрофная микориза характерна для многих деревьев (дуб, ель, сосна, береза, осина, граб), кустарников (лещина, ива), некоторых кустарничков и травянистых растений. От поверхности микоризы обыкновенно отходят в разные стороны отроги, состоящие из пучков гиф, и отдельные ниточки – гифы; те и другие простираются далеко в окружающую почву. От обыкновенных корней микориза отличается уже на вид: эти корни короче, толще и сильнее ветвятся, но самое замечательное, что у них не бывает корневых волосков. Поглощение из почвы воды и растворенных в ней питательных веществ совершается исключительно посредством гриба микоризы. В образовании микоризы на корнях одного растения может участвовать не один, а несколько видов грибов. Однако, как правило, в растительных сообществах встречаются лишь определенные грибы-микоризообразователи – симбионты данных видов растений. Относительно природы микоризного гриба установлено, что мицелии различных лесных грибов, главным образом агариковых и болетовых (сыроежка, мухомор, болет, паутинник, млечник, чесночный гриб и многие другие), могут соединиться с корнями высших растений в микоризе. Большинство видов цветковых растений может образовывать микоризы с несколькими видами грибов.

Эндотрофная микориза встречается у некоторых бесхлорофилльных растений из семейств грушанковые, вертляницевые и орхидные [14]. Уникальная микоризная ассоциация *Monotropaceae* обычно классифицируется как микориза монотропоидного типа. В клетках корня этих растений живут и постепенно перевариваются ими также некоторые простейшие грибы.

Микориза оказывает на растение благоприятное воздействие: за счет развитого мицелия увеличиваются поглощающая поверхность корня и поступление в растение воды и питательных веществ. При посредстве микориз происходит усвоение растением минеральных веществ (фосфатов, соединений азота) из почвы, богатой перегноем. Кроме того, грибы вырабатывают активаторы роста, обеспечивают защиту от патогенных организмов, а взамен из корня фотосинтезирующего растения извлекают вещества, возможно углеводы. Микориза является неотъемлемой частью жизни очень многих (возможно, большинства) лесных растений умеренного пояса, в том числе вертляницевых. За последние годы стало известно много новых подробностей о роли микориз в природе. Таким образом, наряду с классическими партнерами грибов – крупными деревьями, например дубами, березами, тополями, представители семейства вересковые (в широком смысле) являются вовсе не исключением, а скорее, хорошим примером, демонстрирующим необходимость и важность микориз в природе.

По тому, как бесхлорофилльные (нефотосинтезирующие) гетеротрофные цветковые растения получают свое питание, они делятся на паразитные и микотрофные. Растения второй группы – вертляницевые, некоторые грушанки и орхидеи, которые по традиции неверно относят к сапрофитным растениям, т.е. питающимся за счет разложения органических веществ – как отмечено Э.С. Терехиным [14], обладают многими чертами, сходными с особенностями паразитных растений. Те и другие имеют редуцированные листья и корни, редуцированные зародыши семян и т.п. Однако если растения-паразиты питаются только за счет живых организмов, получая всю пищу или большую ее часть и воду от зеленых растений, то микотрофные цветковые растения, лишённые корневых волосков, получают свою пищу из почвы от их микоризного гриба и через его посредство – от других

³ Мицелий, или грибница, – вегетативное тело гриба, состоящее из тонких ветвящихся нитей – гиф. На мицелии образуются репродуктивные органы – плодовые тела грибов, часто в народе именуемые просто «грибы».

хлорофиллоносных (зеленых) высших растений. В последнее время все виды вертляницевых и некоторых представителей грушанковых и орхидных относят к микогетеротрофным растениям [27, 29]. В роли организма-хозяина выступает микоризный гриб, а микотрофное бесхлорофильное растение является своего рода «нахлебником».

Э.С. Терехин [14] пришел к выводу, что в конечном счете взаимовыгодное сообщество микоризного гриба и бесхлорофильного цветкового растения есть результат развития отношений, построенных на принципах фагобиоза, поэтому покрытосеменные растения с развитыми эндотрофными и эктотрофными микоризами, по-видимому, мы можем включить в группу паразитных растений; это в настоящее время стало почти бесспорным. Переваривание и усвоение содержимого гиф микоризного гриба (фагоцитоз) является, вероятно, единственным способом питания микотрофных растений. Существует мнение о том, что в эндотрофных симбиотических микоризах гриб паразитирует на высшем растении, поэтому налицо взаимный паразитизм, основанный на фагобиотном характере взаимоотношений. Паразитных растений, включая микотрофные бесхлорофильные, в мире насчитывается примерно 33 тыс. видов из 24 семейств и 1000 родов [14].

Вертляницевые обитают в различных лесах с мощной подстилкой из растительного опада, богатой органическими веществами, и большую часть своей жизни проводят под землей, появляясь только в период цветения и плодоношения. Они полностью перешли на потребление готовых продуктов из грибных гиф, получая все необходимые для роста и формирования семян питательные вещества, в связи с чем утратили зеленую окраску. Весьма вероятно, что утрата хлорофилла у них объясняется во многих случаях тройным паразитизмом, иначе называемом эпипаразитизмом [14]. В этом случае цветковое растение, например вертляница подельниковая, паразитирует на другом высшем растении (на сосне) через посредство общего для обоих растений микоризного гриба. Гриб получает углеводы от фотосинтезирующих деревьев, а уж вертлянице только остается перехватить эти вещества. Таким образом, вертляница в действительности является растением-паразитом, опосредованно получающим питание от других, фотосинтезирующих, растений, причем грибные гифы она использует как трубопровод! Вот уж действительно «чужеядное» растение! В современной литературе такой тип питания получил более точное название *mycorrhizal cheating* – «микоризное жульничество» [21]. Микотрофные растения с подобным типом питания еще называют эпипаразитами.

По характеру взаимоотношений компонентов тройственный симбиотический союз микотрофное растение – микоризный гриб – зеленое растение, построенный на взаимовыгодной пользе, находится в некотором равновесном состоянии. Однако из литературы известны случаи нарушения этого равновесия. При благоприятных для гриба условиях он может прийти к победе над корнем растения и вызвать его отмирание, иногда тем самым – гибель всего растения.

Перейдя полностью на питание за счет микоризных грибов, представители вертляницевых утратили не только хлорофилл, но и настоящий корень, стебель и листья. Над поверхностью почвы появляются только соцветия с одним или несколькими цветками, ось которого, внешне напоминающая стебель, покрыта листовидными чешуями. Остались неизменными только цветки и плоды.

Микотрофные растения, полностью перешедшие к «чужеядному» образу жизни, настолько связаны с грибами, что не могут развиваться без заражения микоризным грибом [14]. У вертляницевых (*Monotropa*, *Allotropa*) зародыш в зрелом семени состоит всего из 2–5 клеток, но, видимо, этого ему достаточно, чтобы тронуться в рост. Зародыши семени вертляницы начинают прорастать в отсутствие их микоризного гриба, но затем приостанавливаются в своем развитии, ожидая его. Если в этот период, который может длиться иногда в течение всего вегетационного сезона, гифа микоризного гриба рядом не окажется, то проросток погибает [14]. Но может оказаться и так, что гриб, атакующий семя, вместо нормального и специфического для него роста, как это выявлено на примере орхидеи, интенсивно пронизывает все клетки зародыша, и зародыш погибает. Но иногда

происходит наоборот: защита зародыша столь сильна, что гифы гриба не могут проникнуть в его ткани, и это также приводит к гибели зародыша. В качестве особого механизма, компенсирующего снижение вероятности встречи микотрофного растения и микоризного гриба и других обстоятельств, связанных с нарушением равновесного состояния между этими организмами, служит увеличение количества семян.

Теперь, зная «всю правду» о вертляницевых, давайте взглянем на их жизнь с точки зрения отношений паразит / хозяин. Хозяином нашего паразита по очевидным причинам следует считать гриб. Обычно симбиотические отношения между высшими растениями и грибами не отличаются специфичностью: одно и то же дерево может образовывать микоризу одновременно с несколькими совсем не родственными грибами; точно так же один вид гриба вполне может «обслуживать» сразу несколько деревьев, которые могут относиться к разным семействам. Но, как оказалось, на эпипаразитические растения, в том числе на род *Monotropa*, это правило не распространяется! Все вертляницы чрезвычайно привередливы в выборе грибного партнера. В Северной Америке они паразитируют исключительно на грибах одного семейства, а именно на сыроежках и их ближайших родственниках из семейства Russulaceae [41]. В этом отношении эпипаразиты поразительно отличаются от всех остальных растений [21]. Оказалось, что видоспецифичность при формировании микоризы проявляют не только вересковые, но и орхидные эпипаразиты, такие как *Corallorhiza* Chatel. и *Cephalanthera* Rich. [21].

Приведенные материалы свидетельствуют о необычности растений подсемейства Monotropeoideae и о том, как много существует еще не решенных вопросов, связанных с их биологией, экологией, систематикой, образом жизни (например, следует ли считать вертляницевые растениями-паразитами) и распространением.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баркалов В.Ю., Сундуков Ю.Н. Находка *Monotropa uniflora* (Ericaceae) на российском Дальнем Востоке // Ботан. журн. 2015. Т. 100, № 3. С. 298–302.
2. Баркалов В.Ю., Такахаси Х. Подсемейство Monotropeoideae (Ericaceae) на российском Дальнем Востоке: таксономия и распространение // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 6. С. 877–884.
3. Бобров Е.Г. Сем. Вертляницевые – Monotropaceae (Nutt.) Lindl. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 19–22.
4. Бухалова Р.В. Находка вертляницы одноцветковой (*Monotropa uniflora* Nutt.) на Камчатке // Материалы I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге. 21–26 мая 2006 г., Санкт-Петербург. СПб., 2006. С. 47–48.
5. Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с.
6. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
7. Ворошилов В.Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139–200.
8. Катенин А.Е. Микориза растений Северо-Востока Европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. 140 с.
9. Кожеников Ю.П. Семейство вересковые (Ericaceae) // Жизнь растений: в 6 т. / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. Цветковые растения. С. 88–95.
10. Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Т. 2. 1175 с.
11. Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
12. Малышев Л.И. Семейство Monotropaceae – Вертляницевые // Флора Сибири. Т. 11. Ruicolaceae – Lamiaceae (Labiatae). Новосибирск: Наука, 1997. С. 14.
13. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
14. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с.
15. Харкевич С.С. Примечание ответственного редактора к семейству вересковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб: Наука, 1991. Т. 5. С. 119.
16. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Семейство Вересковые – Ericaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 119–166.
17. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.

18. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
19. Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск: ДВО РАН, 2005. 195 с.
20. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
21. Bruns T.D., Bidartondo M.I., Taylor D.L. Host specificity in ectomycorrhizal communities: What do the exceptions tell us? // Integ. Comp. Biol. 2002. Vol. 42. P. 352–359.
22. Haining Q., Wallace G.D. *Monotropa* L. and *Monotropastrum* Andres // Flora of China / eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Vol. 14. Apiaceae through Ericaceae. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2005. P. 255–257.
23. Hara H. New or noteworthy flowering plants from Eastern Himalaya (1) // J. Jap. Bot. 1961. Vol. 36. P. 75–80.
24. Hitchcock C.L., Cronquist A. Flora of the Pacific Northwest. An illustrated manual. 9th printing. Seattle; London: University of Washington Press, 1994. 730 p.
25. Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: J. Cramer, 1979. 715 p.
26. Klooster M.R., Culley T.M. Comparative analysis of the reproductive ecology of *Monotropa* and *Monotropopsis*: Two mycoheterotrophic genera in the Monotropeoideae (Ericaceae) // Am. J. Bot. 2009. Vol. 96. P. 1337–1347.
27. Leake J.R. The biology of myco-geterotrophic (“saprophytic”) plants // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 171–216.
28. Matsuda Y., Yamada A. Mycorrhizal morphology of *Monotropastrum humile* collected from six different forests in central Japan // Mycologia. 2003. Vol. 95, N 6. P. 993–997.
29. Merckx V., Bidartondo M.I., Hynson N.A. Myco-heterotrophy: when fungi host plants // Ann. Bot. 2009. Vol. 104, N 7. P. 1255–1261.
30. Neyland R., Hennigan M.K. A cladistic analysis of *Monotropa uniflora* (Ericaceae) inferred from large ribosomal subunit (26S) *rRNA* gene sequences // Castanea. 2004. Vol. 69, N 4. P. 265–271.
31. Nowicke J.W. Pollen morphology and classification of the Pyrolaceae and Monotropaceae // Ann. Missouri Bot. Garden. 1966. Vol. 53, N 2. P. 213–219.
32. Pojar J., MacKinnon A. Plants of the Pacific Northwest Coast. Vancouver: Lone Pine Publ., 1994. 528 p.
33. Schmidt F. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersb. 1868. Ser. 7. T. 12, N 2. P. 1–227.
34. Stevens P.F. A classification of Ericaceae: subfamilies and tribes // Bot. J. Linn. Soc. 1971. Vol. 64. P. 1–53.
35. Sugawara S. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 4. Diapensiaceae – Asteraceae. Tokyo, 1940. P. 1439–1957. (In Japanese).
36. Takahashi H. Subfam. II. Monotropeoideae // Flora of Japan / eds K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D.E. Boufford, H. Ohba. Vol. 3 a. Angiospermae. Dicotyledone. Sympetalae (a). Tokyo: Kodansha, 1993. P. 69–70.
37. Tatewaki M. Geobotanical study on the Kurile Islands // Acta Horti Gotoburg. 1957. Vol. 21, N 2. P. 43–123.
38. Wallace G.D. Monotropeoideae // Flora of North America / Flora of North America Editorial Committee (eds). Vol. 8. Oxford: Oxford Univ. Press, 2009. P. 391–396.
39. Wallace G.D. Studies of the Monotropeoideae (Ericaceae): Taxonomy and distribution // Wasmann J. Biol. 1975. Vol. 33. P. 1–88.
40. Wallace G.D. Transfer of *Eremotropa sciaphila* to *Monotropastrum* (Ericaceae: Monotropeoideae) // Taxon. 1987. Vol. 36. P. 128–130.
41. Yang S., Pfister D.H. *Monotropa uniflora* plants of eastern Massachusetts form mycorrhizae with a diversity of russulacean fungi // Mycologia. 2006. Vol. 98, N 4. P. 535–540.