



УДК 581.4 : 582.594 : 58:502.75

## БИОМОРФОЛОГИЯ *EPIPACTIS PALUSTRIS* (L.) CRANTZ С ПОЗИЦИИ ОХРАНЫ ВИДА

**Е.И. Чупракова**  
**Н. П. Савиных**

Вятский государственный гу-  
манитарный университет,  
610007, г. Киров, ул. Ленина, 198

e-mail: botany@vshu.kirov.ru

Описаны особенности строения, структурно-функциональные зоны побегово-корневого комплекса (ПКК), модель побегообразования и сезонное развитие *Epipactis palustris*. Выделены универсальный и 8 типов элементарных модулей, слагающих тело растения.

Ключевые слова: биоморфология, структурная организация, структурно-функциональная зона, модель побегообразования, сезонное развитие, побегово-корневой комплекс, *Epipactis palustris*.

### Введение

Сохранение биологического разнообразия от видового до экосистемного – одна из глобальных проблем человечества. Наибольшее значение имеет сохранение видов. Изучение побегообразования, сезонного развития, формирования жизненной формы отдельных, особенно редких и охраняемых растений на границах их ареалов, позволяет по-новому оценить эту проблему применительно к конкретным видам.

Семейство *Orchidaceae* – одно из крупнейших среди однодольных покрытосеменных. Орхидеи отличаются своеобразной морфологией и особенностями жизненного цикла. Эта древняя группа растений включает значительное число редких и исчезающих видов, которые чутко реагируют на антропогенные воздействия и одними из первых выпадают из состава растительных сообществ [1, 24].

В последние годы изучены биоморфология и ценопопуляции отдельных видов в ряде регионов России [1, 2, 4, 7, 12, 25]. Орхидные северо-востока европейской части России в этом плане изучены недостаточно; имеются работы об эколого-фитоценологических особенностях башмачков настоящего – *Cypripedium calceolus* L. и пятнистого – *C. guttatum* Sw. [26], кокушника длиннорогого – *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. [5] и редких видов орхидных Печоро-Ильчского заповедника [14] в Республике Коми.

Многие аспекты популяционной биологии, структурной организации, своеобразия онтогенеза и сезонного развития орхидных региона требуют дальнейшего детального изучения.

Поэтому объектом наших исследований стал *Epipactis palustris* (L.) Crantz (сем. *Orchidaceae*) – дремлик болотный – «редкий вид» с III-ей категорией охраны, внесенный в Красную книгу Кировской области [9], Среднего Урала [10] и других регионов России, а также в Красную книгу Украины [11], в связи с чем необходим контроль за состоянием популяций этого вида.

Целью работы стало изучение особенностей биоморфологии *E. palustris* для оценки состояния вида в природе вблизи северной границы ареала в подзоне южной тайги.

### Объекты и методы исследования

Изучена ценопопуляция *E. palustris*, произрастающая в окрестностях села Низево (Фалёнский район Кировской области) на предполагаемой к охране территории [17]. Она расположена в подзоне южной тайги (пойма реки Чепцы) в пределах болотистого комплекса пушицево-вахтово-сфагнового с пятнами дремлика болотного и змеевика большого – *Bistorta major* S. F. Gray, среди заболоченного редколесья. Ценопопуляция имеет высокую численность и плотность (до 100 и более побегов на 1 м<sup>2</sup>).



Стабильность её поддерживается активным вегетативным возобновлением и длительной жизнью подземных органов. Существование этой ценопопуляции обусловлено, по видимому, особыми условиями экотопа.

Исследования проводили в 2009–2010 годах. Кроме того, проанализированы гербарные образцы ведущих отечественных гербариев: IBW, LE, MOSP и гербарные коллекции Вятского государственного гуманитарного университета.

В ходе работы использовали сравнительно-морфологический метод [18, 19 и др.]. Для детального изучения структуры побегов и сезонного развития анализировали не менее 10 растений каждый месяц в течение вегетационного периода. Поскольку семенных особей найти не удалось, рассматривали особи только вегетативного происхождения. При полевых и камеральных исследованиях учитывали следующие признаки: высота и число метамеров надземного побега, длина соцветия, число цветков, размеры листьев срединной формации, соотношение их длины и ширины, длина влагалища и междоузлий, число жилок у листьев. При изучении подземных органов оценивали число метамеров и длину геофильной части побега, длину междоузлий, число почек возобновления и придаточных корней, длину побега замещения и число центров закрепления особи. Легкий моховой субстрат и влажная почва позволяли рассматривать растения без изъятия их из состава ценопопуляции.

Морфологическое описание дремлика выполняли на основе собственных наблюдений с использованием современной терминологии [8]. Жизненную форму характеризовали по И. Г. Серебрякову [21] с учетом современных представлений [16]. Структурно-функциональные зоны побегов выделяли согласно взглядов Troll [28] с учетом последующих дополнений [3]. Структуру побегов рассматривали с позиции модульной организации растений [15].

### Результаты и их обсуждение

*E. palustris* – поликарпик; многолетнее явнополицентрическое вегетативно-подвижное длиннокорневищное летнезеленое травянистое растение; криптофит (геофит) по Х. Раункиеру [27]. Характеризуется активным вегетативным расселением и размножением, полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией путём перегнивания старых участков корневища.

При характеристике структурной организации *E. palustris* использовали термин «побегово-корневой комплекс» (ПКК), предложенный И. В. Татаренко [25]. Это особая целостная комбинация побега и корня орхидных, повторяющаяся в пространстве и во времени с определенной ритмичностью. ПКК *E. palustris* в основном соответствует монокарпическому побегу трав в понимании И. Г. Серебрякова [20]. В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии он состоит из двух специализированных участков – почвенного (геофильного) вегетативного и надземного (воздушного) вегетативно-генеративного.

*Геофильный (базальный) участок* образуется в предыдущий цветению вегетационный период и является, как у других длиннокорневищных многолетних трав, промежуточной фазой в развитии монокарпического побега. Эта часть хорошо развита: толщиной до 0,7 см в узлах закрепления, образована длинными междоузлиями (2–7 см) с чешуевидными листьями (низовой формации 1 типа), в пазухах которых могут быть спящие почки. Замечено, что растение занимает территорию в основном за счёт второго метамера каждого годового прироста; длина его междоузлия значительно превышает остальные (до 7 см). Третий метамер служит для закрепления и возобновления. Он имеет несколько придаточных корней: 2 коротких (1–3 см) горизонтально расположенных в верхних горизонтах почвы и 3–6 вертикальных значительно более длинных (7–15 см), служащих для закрепления побега; почку регулярного возобновления и катафилл (лист низовой формации 2 типа с редуцированной до 1 см листовой пластинкой). Далее по побегу, в зоне поворота расположен метамер с коротким (0,2 см) междоузлем, узлом, коротким (до 1–2 см) влагалищным листом низовой формации 2 типа. По терминологии И. В. Татаренко [25] это влагалищный лист. В па-

зухе его находится почка, сходная по структуре с почкой регулярного возобновления, которая не всегда трогается в рост и способна перейти в разряд спящих.

*Надземный вегетативно-генеративный участок побега* развивается после периода покоя, во второй вегетационный сезон и состоит из повторяющихся разнотипных метамеров. Метамеры с длинными (до 3–4 см) междоузлиями в основании постепенно сменяются более короткими (до 1–2 см) в средней части, а потом снова удлиняются непосредственно перед соцветием. Большая часть метамеров содержит разнотипные влагалищные листья. Листовая серия в соответствии с терминологией И. Г. Серебрякова [20] и нашими дополнениями выглядит следующим образом. Пластинка влагалищного листа первого метамера редуцирована. Это тоже лист низовой формации 2 типа, но несколько длиннее такого же листа на геофильной части: достигает в длину 3–4 см. Лист у второго метамера имеет листовую пластинку меньшую, чем у типичного листа срединной формации, и с округлой верхушкой; это лист срединной формации 1 типа. Выше по побегу расположено обычно пять метамеров с типичными листьями (листья срединной формации 2 типа) – зелеными по И. В. Татаренко [25]. Это нормально развитые листья с заостренной верхушкой, 8–15 (30) см длиной, 1,5–2,5 (4) см шириной. В верхней части побег содержит 1–2 метамера с листьями срединной формации 3 типа – переходными к листьям верховой формации. Они сидячие, меньших размеров (до 6–9 см длиной и 0,5–1,2 см шириной), с небольшим числом жилок (1–3).

Соцветие дремлика – рыхлая кисть, 6–15 (22) см длиной, из 9–12 (6) поникающих цветков. Прицветники – листья верховой формации – ланцетные, короче цветков, лишь самые нижние равны им. Цветки – довольно крупные, декоративные [6].

В составе ПКК дремлика, как и у монокарпических побегов трав сезонного климата, отчётливо выделяются структурно-функциональные зоны:

*Нижняя зона торможения* представлена геофильной частью ПКК, состоит из 2 метамеров с чешуевидными листьями (рис. 1; 1);

*Зона возобновления* состоит из метамера с катафиллом и придаточными корнями в геофильной части ПКК (рис. 1; 2);

*Средняя зона торможения* образована 2 метамерами с листьями низовой формации 2 типа и 8–9 метамерами с листьями срединной формации разных типов (рис. 1; 3);

*Соцветие* (рис. 1; 4).

С позиции модульной организации растений [15] в структуре ПКК *E. palustris* выделили все три категории модулей: элементарный, универсальный и основной. Элементарный модуль – это элементарная, далее неделимая на однотипные элементы биоморфологическая единица побегового тела, которая закладывается в течение одного пластохрона (соответствует элементарному метамеру). Элементарных модулей в составе ПКК дремлика 8: длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом и почкой в нижней зоне торможения; в зоне возобновления – длинное междоузлие с придаточными корнями, узел с катафиллом и почкой регулярного возобновления; в средней зоне торможения – короткое междоузлие, узел с листом низовой формации 2 типа и почкой, сходной по структуре с почкой регулярного возобновления, из которой изредка образуется дополнительный побег замещения; длинное междоузлие, узел с листом низовой формации 2 типа и почкой; длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и почкой; короткое междоузлие, узел с листом срединной формации и почкой; у главного соцветия – короткое междоузлие, узел с листом верховой формации (брактеей) и цветком. Иногда в средней зоне торможения формируется длинное междоузлие, узел с листом низовой формации 2 типа и побегом  $n+1$  порядка.

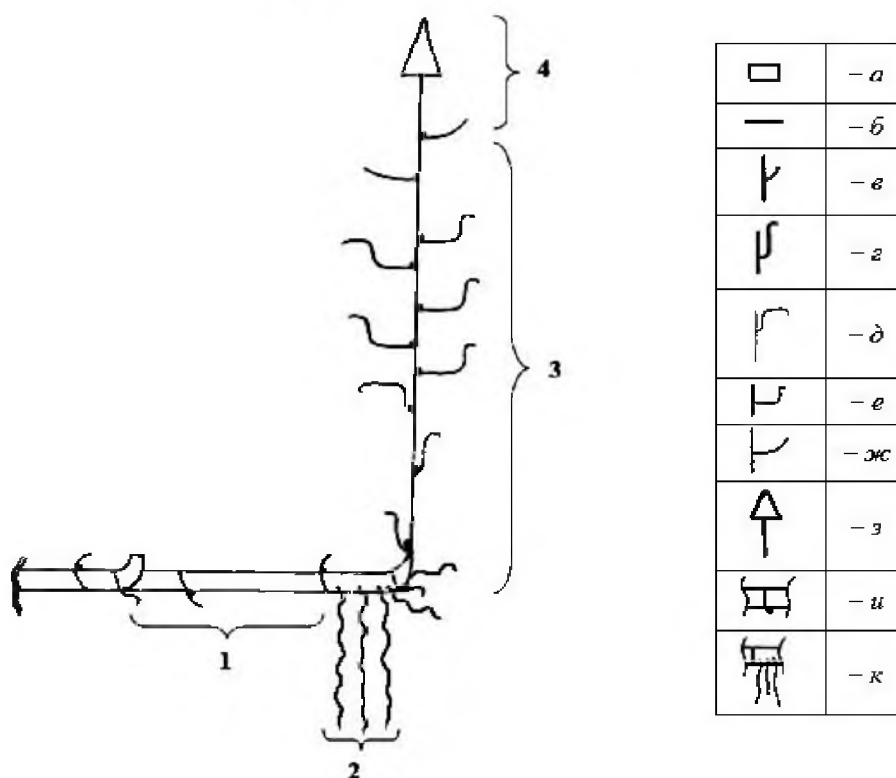


Рис. 1. Структурно-функциональные зоны ПКК *E. palustris*

Пояснения структурно-функциональных зон (1–4) в тексте: а – многолетняя часть ПКК; б – однолетняя часть ПКК; в – лист низовой формации 1 типа; з – лист низовой формации 2 типа; д – лист срединной формации 1 типа; е – лист срединной формации 2 типа; ж – лист срединной формации 3 типа; з – соцветие; и – почка; к – придаточные корни.

Из элементарных модулей строится универсальный – элементарная биоморфологическая единица побеговой системы растения, соответствующая одноосному побегу, которая формируется в результате закономерного развития определенных типов элементарных модулей и определяется длительностью моноподиального нарастания одноосного побега за счет его верхушечной меристемы. У *E. palustris* универсальный модуль представлен ПКК. Надземные части ПКК отмирают в конце вегетационного периода, а геофильный участок, преобразуясь в резид – терм. Е. Л. Нухимовского [13] – входит в состав многолетнего симподиального корневища. Резиды остаются живыми в составе корневища до 9 лет. Из-за статуса охраняемого растения мы не имели возможности значительно подкапывать растения для уточнения сохранности морфологической целостности особей.

Поскольку на смену ПКК образуется обычно один новый ПКК, корневище строится по типу симподия-монохазия. Оно состоит из резидов ПКК прошлых лет и ПКК текущего года и представляет собой основной модуль дремлика болотного – пространственно-временную структуру, формирующуюся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющуюся в онтогенезе у зрелых генеративных особей; это элементарная биоморфологическая единица особи.

Иногда в зоне поворота побега (в нижней части средней зоны торможения) образуется дополнительный побег замещения из почки, сходной по структуре с почкой регулярного возобновления. Таким образом, происходит ветвление корневища, формируется новый основной модуль и расширяется территория, занятая растением.

ПКК дремлика развиваются согласно симподиальной длиннопобеговой, по классификации Т. И. Серебряковой [23], модели побегообразования.

Изучение сезонного развития ПКК *E. palustris* показало следующие особенности его формирования. Внутрпочечная фаза развития продолжается около 12 меся-



цев: с заложения в виде дочерней почки в верхушечной почке геофильного участка к осени до начала развития из неё на следующий год геофильного побега. Внепочечная фаза начинается во время цветения исходного ПКК, в конце июня – начале июля. К сентябрю формируется геофильный побег с собственной верхушечной почкой, в которой заложены все зачаточные структуры надземного вегетативно-генеративного участка побега, включая соцветие, и дочерние почки из нескольких первых вегетативных метамеров будущего ПКК. В это же время на третьем междоузлии геофильного побега образуются придаточные корни. Это промежуточная фаза в развитии ПКК, которая продолжается до следующего вегетационного периода. На третий год начинается фаза вегетативного ассимилирующего побега, которая продолжается до начала бутонизации. После цветения и плодоношения, в конце сентября – начале октября надземная вегетативно-генеративная часть ПКК отмирает, а геофильный участок в составе корневища существует еще около 9 лет. К моменту отмирания надземной части уже сформированы геофильные (один или два) участки следующих ПКК замещения. Таким образом, несмотря на односезонное существование надземной части ПКК, полный онтогенез побега с учётом фазы вторичной деятельности, по терминологии Т. И. Серебряковой [22], продолжается до 12 лет.

### Заключение

Описанные особенности биологии дремлика и уникальность исследуемой ценопопуляции убеждают в необходимости охраны вида. Несмотря на обилие надземных побегов, создающих высокую плотность, ценопопуляция представлена, по-видимому, небольшим числом особей, в расчёте на целостный организм. Вегетативное возобновление, активный захват территории и продолжительное сохранение подземных участков ПКК обеспечиваются уникальными особенностями биоморфологии этого вида и условиями экотопа. В отличие от других длиннокорневищных трав у дремлика развивается не несколько, а почти всегда один побег замещения. Многочисленность рассмотренной ценопопуляции – результат достаточных условий для развития большого числа основных модулей. При снижении влажности – основного лимитирующего развитие этого растения фактора – закономерно снизится и численность ценопопуляции, и успешность существования особей. Поэтому единственным способом сохранения вида и поддержания его стабильности, в отличие от других редких растений (например, степняков в сосновых лесах), является полная сохранность всей природной экосистемы как местообитания вида.

*Авторы выражают благодарность аспиранту кафедры биологии ВятГГУ Дегтерева О. П. и студентам естественно-географического факультета Рублеву Д. и Сивкову А. за помощь в сборе полевых материалов.*

### Список литературы

1. Баталов А.Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1998. – 16 с.
2. Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2010. – 44 с.
3. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал. – 1990. – Т.75, №10. – С.1420-1425.
4. Быченко Т.М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1992. – 20 с.
5. Валуцких О.Е. Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009. – 18 с.
6. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Дремлик болотный // Биол. флора Московской области. – 1997. – Вып.13. – С.51-62.
7. Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1999. – 24 с.
8. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь: учеб. пособие. – Изд. 2-е, испр. и доп. – М., 2005. – 256 с., ил.
9. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский, Н.С. Корьтин. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. – 288 с.: ил.



10. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Екатеринбург, 1996. – 279 с.
11. Красная книга Украинской ССР. – Киев, 1980. – 281 с.
12. Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства *Orchidaceae* на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Пермь, 2008. – 16 с.
13. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. – М.: Недра, 1997. – 630 с.
14. Плотникова И.А. Эколого-биологические особенности и состояние ценопопуляций редких видов орхидных (*Orchidaceae*) в Печоро-Илычском заповеднике: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2006. – 18 с.
15. Савиных Н.П. Модули у растений // Труды II международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб., 2002. – С.95-96.
16. Савиных Н.П. Методы биоморфологических исследований // Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды: Материалы всероссийской научной школы для молодежи (в 3 частях). Ч. 2. Семинары. – Киров: ООО «Лобань», 2009. – С.16-21.
17. Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Киселева Т.М., Рябова Е.В., Шабалкина С.В., Скуматов Д.В., Рябов В.М. Научно-обоснованная перспективная схема развития особо охраняемых природных территорий Кировской области. – Киров, 2009. – 303 с.
18. Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч.1. // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1948. – Т.53, Вып.2. – С.49-66.
19. Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч.2. // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1949. – Т.54, Вып.2. – С.47-62.
20. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М., 1952. – 391 с.
21. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С.146-208.
22. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
23. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М., 1981. – С.161-179.
24. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.; 1996. – 207 с.
25. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии: Дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2007. – 429 с.
26. Тетерюк Л.В., Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю. Биология и экология редких растений республики Коми. – Екатеринбург, 2003. – 180 с.
27. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford, 1934. – 632 p.
28. Troll W. Die Infloreszenzen. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – В.1. – 615 p.

## **BIOMORPHOLOGY OF *EPIPACTIS PALUSTRIS* (L.) CRANTZ FROM THE POINT OF VIEW OF THE PROTECTION OF THE SPECIES**

**E.I. Chuprakova**  
**N.P. Savinykh**

*Vyatka State University  
of Humanities, 198 Lenin St.,  
Kirov, 610007, Russia*

*e-mail: botany@vshu.kirov.ru*

Features of the structure, structural-functional zones of the shoot-root complex (SRC), forthputting model and seasonal development of *Epipactis palustris* are described. A universal module and 8 types of the elementary modules composing the body of a plant are allocated.

Key words: biоморфология, structural organisation, structurally functional zone, forthputting model, seasonal development, shoot-root complex, *Epipactis palustris*.