

## Онтогенез и мониторинг ценопопуляции *Epipactis palustris* (L.) Crantz с позиции охраны вида

© 2014. Е. И. Чупракова, аспирант, Н. П. Савиных, д.б.н., зав. кафедрой,  
Вятский государственный гуманитарный университет,  
e-mail: botany@vshu.kirov.ru

В настоящее время исследование популяционной биологии и особенностей онтогенеза *Epipactis palustris* остаётся актуальным в связи с охраной вида. Целью работы стало изучение онтогенеза *E. palustris* для мониторинга и оценка состояния его ценопопуляции в подзоне южной тайги. В ходе работы изучена ценопопуляция *E. palustris*, произрастающая в пределах особо охраняемой природной территории «Низевский бор». Исследования проводили с использованием общепринятых методик изучения ценопопуляций. Онтогенез изучали на основе собственных наблюдений и анализа литературных источников. В результате исследований выработана собственная методика по выделению онтогенетических состояний у парциальных образований дремлика болотного, основанная на характеристике листьев и междоузлий. Описаны онтогенетические состояния парциальных образований *E. palustris*. В ходе мониторинга ценопопуляции вида выяснили, что пространственная структура не изменялась, в возрастном спектре изменения незначительные. Стабильность её поддерживается активным вегетативным возобновлением и захватом территории, длительным сохранением подземных органов. Существование данной ценопопуляции обусловлено особыми условиями экотопа. Поэтому для сохранения вида и поддержания его стабильности необходима полная сохранность всей природной экосистемы.

Currently population biology and ontogenesis of the species *Epipactis palustris* remains topical in connection with the protection of the species. The aim is to study the ontogenesis of *E. palustris* for monitoring and assessment of its cenopopulation in the southern taiga subzone. We studied the cenopopulation of *E. palustris* which grows within the specially protected area «Nizevsky pinewood». The study was performed using conventional techniques for studying cenopopulations. Ontogenesis was studied on the basis of our own observations, as well as the analysis of literary sources. During the study we have developed our own methodology for the allocation of age states of partial formations of *E. palustris*, based on the characteristics of leaves and internodes. The age state of partial formations of *E. palustris* is described. During monitoring the cenopopulation of the species it was found out that the spatial structure has not changed, as for the age range, the changes are minor. Its stability is maintained by means of active vegetative renewal and capture territory, as well as by means of prolonged retention of underground organs. The cenopopulation's existence is determined by special conditions of the ecotope. Therefore, for the preserving the species and maintaining its stability the full safety of the whole natural ecosystem is required.

Ключевые слова: онтогенез, онтогенетические состояния, ценопопуляция, *Epipactis palustris*.

Keywords: ontogenesis, age state, cenopopulation, *Epipactis palustris*.

### Введение

Семейство *Orchidaceae* – одно из крупнейших среди однодольных покрытосеменных – в последнее время привлекает внимание многих исследователей. 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, 2].

Однако многие аспекты популяционной биологии и своеобразия онтогенеза орхидных северо-востока европейской части России в этом плане изучены недостаточно; имеются лишь работы об эколого-фитоценологических

особенностях *Cypripedium calceolus* L. и *C. guttatum* Sw. [3], *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. [4] и редких видов орхидных Печоро-Илычского заповедника [5] в Республике Коми. Эти вопросы требуют дальнейшего изучения.

Поэтому объектом наших исследований стал *Epipactis palustris* (L.) Crantz (сем. *Orchidaceae*) – дремлик болотный – «редкий вид» с III категорией охраны, внесённый в Красную книгу Кировской области [6], Среднего Урала [7] и других регионов России, а также в Красную книгу Украины [8], в связи с чем особенно необходим контроль за состоянием популяций этого растения.

Целью работы стали изучение онтогенеза *E. palustris* для мониторинга и оценка состояния его ценопопуляции в подзоне южной тайги.

**Объекты и методы исследования**

Изучена ценопопуляция (ЦП) *E. palustris*, произрастающая в окрестностях села Низево (Фалёнский район Кировской области) в пределах особо охраняемой природной территории «Низевский бор» [9]. При изучении ЦП использовали метод постоянных площадей с закладкой учётных площадок размером 1 м<sup>2</sup> по случайному принципу. Счётной единицей в популяционных исследованиях приняли парциальное образование (ПО) в виде одноосного надземного побега, поскольку особь представляет собой сложный индивид с длительно существующими геофильными участками побегов в виде резидов корневища. Определить границы особи практически невозможно, особенно с учётом охранного статуса вида. В качестве основных параметров для характеристики ЦП определяли численность ПО с баллами по оценке численности [10], площадь и среднюю плотность ПО на 1 м<sup>2</sup>, возрастную и пространственную структуры ЦП. Для выявления эколого-фитоценотической приуроченности вида проводили геоботанические описания по общепринятым методикам [11, 12].

Онтогенез *Epipactis palustris* изучали на основе собственных наблюдений в течение 2009–2012 гг. и анализа литературных источников. Кроме того, проанализированы гербарные образцы ведущих отечественных гербариев: IBIW, LE, MOSP и гербарные коллекции Вятского государственного гуманитарного университета.

Жизненную форму *E. palustris* характеризовали по И. Г. Серебрякову [13] с учётом современных представлений [14]. Выделение и морфологическое описание онтогенетических состояний дремлика выполняли на основе собственной методики. Она основана, главным образом, на характеристике листьев и междоузлий, поскольку структура надземных побегов неизменна.

У *E. palustris* отмечено 7 типов листьев, относящихся к трём группам согласно И. Г. Серебрякову [15]:

1) низовые листья:

- I типа – чешуевидные листья корневища;
- II типа – переходный лист (катафилл) в зоне возобновления;
- III типа – влагалищный лист с неразвитой листовой пластинкой;

2) листья срединной формации:

- I типа – переходный влагалищный лист с недостаточно развитой листовой пластинкой с округлой верхушкой;

- II типа – хорошо развитые влагалищные листья с заострённой верхушкой;

- III типа – сидячие небольшие листья, переходные к брактелям;

3) листья верховой формации – брактель соцветия.

В качестве маркерных признаков онтогенетических состояний использовали следующие параметры: относительный размер листа срединной формации I типа; число листьев срединной формации II типа и их форма (ланцетная и широко-ланцетная); число листьев срединной формации III типа; степень выраженности междоузлий (длинные и короткие, формирующие ложную мутовку); длина первого междоузлия соцветия; число цветков в соцветии.

**Результаты и их обсуждение**

*E. palustris* – поликарпик; многолетнее явнополициентрическое вегетативно-подвижное длиннокорневищное летне-зелёное травянистое растение; криптофит (геофит) по Х. Раункиеру [16]. Характеризуется активным вегетативным расселением и размножением, полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией путём переживания старых участков корневища.

**Онтогенез.** Согласно концепции дискретного описания онтогенеза Т. А. Работнова [17], А. А. Уранова [18, 19] и их последователей [20, 21] у *E. palustris* изучить онтогенез практически невозможно из-за особенностей биологии. Особи семенного происхождения в природных условиях удаётся обнаружить крайне редко. Мы не нашли ни семенных особей, ни протокормов данного растения в местах исследования. Кроме того, дремлик активно размножается вегетативно, с глубоким омоложением [22]. Поэтому часто обнаруживали особи с развитым корневищем, нарастающим не менее 5 лет, но с надземными побегами разного биологического возраста. Это многолетнее растение в условиях культуры живёт не менее 20 лет [23], что усложняет качественное изучение его онтогенеза одним исследователем. В силу выше сказанного выделение онтогенетических состояний проводили по ряду признаков наземных побегов.

**Латентный период.** Коробочки содержат значительное количество мелких светло-коричневых летучих семян, напоминающих в общей массе пух. Семена рассеиваются в конце августа – сентябре. По данным Ziegenspeck [24], семена начинают прорастать в первую

же осень при участии грибов-симбионтов, и к весне уже образуется протокорм.

**Прегенеративный период.** В соответствии с описаниями начальных стадий онтогенеза орхидных И. В. Блиновой [25], мы не обнаружили ни протокормов, ни проростков дремлика болотного. Каких-либо чётких сведений об этих этапах онтогенеза в литературе также не нашли.

Особи и ПО в составе ценопопуляции различаются по строению и, видимо, биологическому возрасту. В соответствии с разработанной методикой сочли возможным выделить следующие онтогенетические состояния ПО *E. palustris*.

*Ювенильные ПО* (рис. 1А) имеют побег с переходным листом срединной формации I типа небольшого размера, два–четыре листа срединной формации II типа ланцетной формы. Междоузлия на верхушке побега короткие, формируют ложную мутовку.

*Имматурные ПО* (рис. 1Б) имеют более крупный, чем у ювенильных, переходный лист срединной формации I типа, четыре листа срединной формации II типа ланцетной формы. Междоузлия на верхушке побега также короткие.

*У ранних виргинильных ПО* (рис. 2А) достаточно крупный переходный лист срединной формации I типа и пять листьев срединной формации II типа широко-ланцетной формы. Междоузлия на верхушке побега по-прежнему короткие, формируют ложную мутовку.

*Поздние виргинильные ПО* (рис. 2Б) имеют крупный переходный лист срединной формации I типа и 5–6 листьев срединной формации II типа широко-ланцетной формы. Междоуз-

лия на верхушке побега удлиняются, поэтому листья рассредоточены, ложная мутовка отсутствует.

**Генеративный период.** Выделение онтогенетических состояний в этом периоде достаточно затруднительно, поскольку отсутствуют чёткие отличительные признаки. Мы попытались различать генеративные ПО по форме листа срединной формации II типа, числу листьев срединной формации III типа, длине первого междоузлия соцветия и размерам самого соцветия.

*Раннегенеративные ПО* (рис. 3А) имеют крупный переходный лист срединной формации I типа, обычно пять крупных широко-ланцетных листьев срединной формации II типа и один лист срединной формации III типа. Соцветие образовано малым количеством цветков или цветковые почки не реализовались вообще. Первое междоузлие соцветия недлинное.

*Среднегенеративные ПО* (рис. 3Б) имеют крупный переходный лист срединной формации I типа, 5 крупных широко-ланцетных листьев срединной формации II типа и один–два листа срединной формации III типа. Первое междоузлие соцветия очень длинное. Цветков достаточно много. Соцветие длинное, в виде рыхлой кисти.

*У позднегенеративных ПО* (рис. 3В) небольшой переходный лист срединной формации I типа, три–четыре (реже 5) ланцетных листьев срединной формации II типа и один лист срединной формации III типа. Первое междоузлие соцветия недлинное, цветков в соцветии мало.

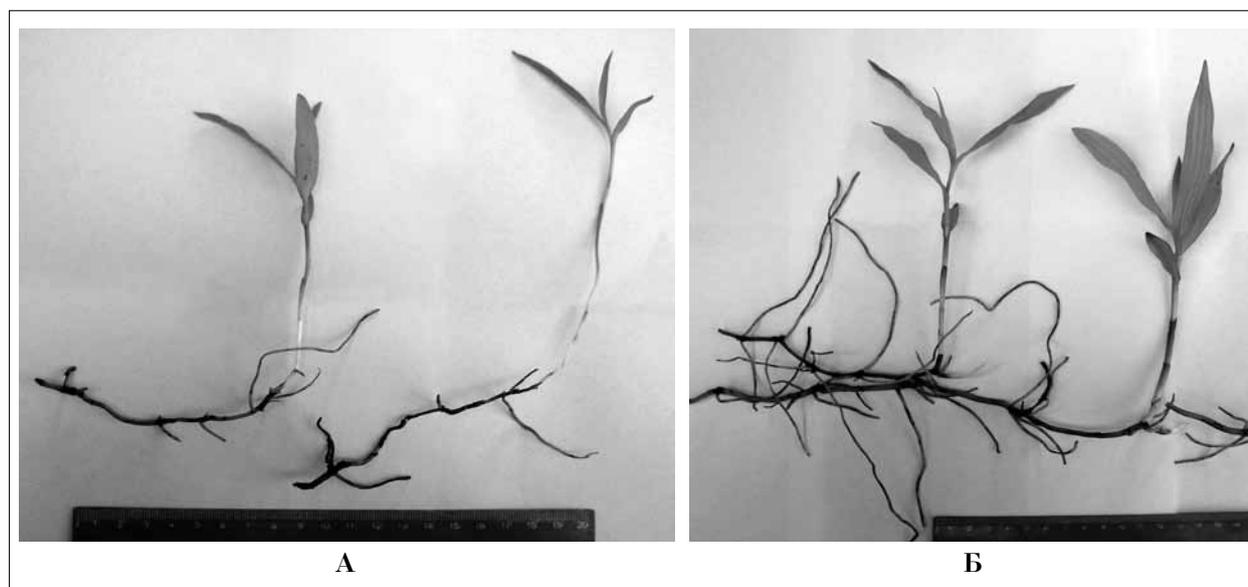


Рис. 1. Ювенильные (А) и имматурные (Б) парциальные образования дремлика.

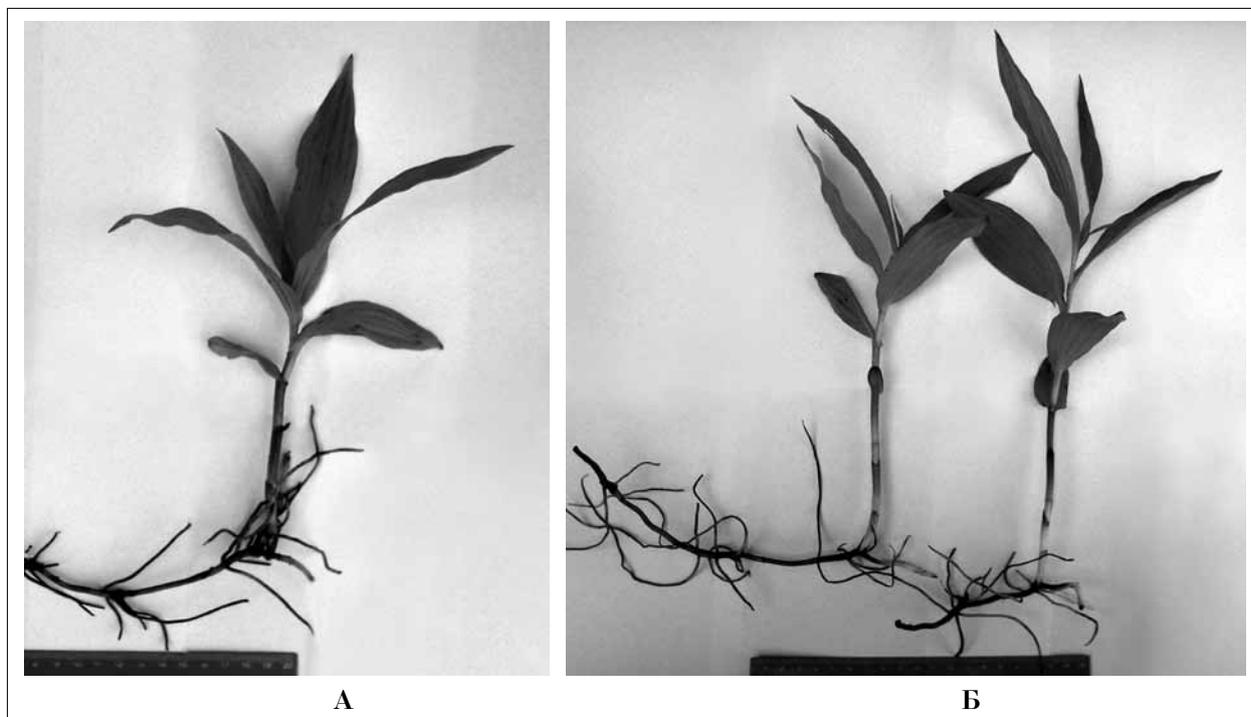


Рис. 2. Раннее (А) и поздние виргинильные (Б) парциальные образования дремлика.



Рис. 3. Ранне- (А), средне- (Б) и позднегенеративные (В) парциальные образования дремлика.

**Постгенеративный период.** ПО в этом периоде имеют небольшой переходный лист срединной формации I типа, 4–5 листьев срединной формации II типа широко-ланцетной формы, тёмно-зелёной окраски и жёстких на ощупь. Междоузлия на верхушке побега становятся очень короткими, образуя плотную ложную мутовку. Соцветие отсутствует (рис. 4).

**Мониторинг ценопопуляции.** Изученная в 2010–2011 гг. ценопопуляция *E. palustris* – единственная крупная ценопопуляция этого растения в Кировской области – расположена в подзоне южной тайги (пойма реки Чепцы). Произрастает в пределах болотистого комплекса – пушицево-вахтово-сфагнового с пятнами *Epipactis palustris* и *Bistorta major* S. F. Gray, среди заболоченного редколесья.



Рис. 4. Субсенильное парциальное образование дремлика.

В верхнем ярусе доминирует *Pinus silvestris* L., возрастом около 60 лет, а также – *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pendula* Roth., *Salix caprea* L. Сомкнутость крон древесного яруса – 0,2. В подросте – *B. pendula*, *P. abies*, *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. Кустарниковый ярус представлен *Salix caprea*. Сомкнутость крон данного яруса – 0,2. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 65–70%. Обилие видов по шкале Браун-Бланке [26] представлено в таблице. Проективное покрытие мхов – 85%. Внеярусная растительность представлена лишайниками: *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Physcia* Fr., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.

В 2010 г. ценопопуляция была образована более чем 673 ПО (5 баллов оценки численности), учёт вел только на учётных площадках (10 м<sup>2</sup>). Общую численность данной ценопопуляции определить практически невозможно, так как она составила бы в пересчёте на общую площадь более 1000–2000 ПО. Средняя плотность составила 66,8 ПО на 1 м<sup>2</sup>. Пространственная структура – равномерная. Возрастной спектр нормальный, двувёршинный, левосторонний. Доля ювенильных ПО (j) составила 15,3%, имматурных (im) – 28,4%, ранних виргинильных (v<sub>1</sub>) – 26,2%, поздних виргинильных (v<sub>2</sub>) – 9,5%, раннегенеративных (g<sub>1</sub>) – 6,8%, среднегенеративных (g<sub>2</sub>) – 10,4%,

позднегенеративных (g<sub>3</sub>) – 3,3%, субсенильных (ss) – 0,1%.

В 2011 г. ценопопуляция содержала более чем 851 ПО (5 баллов оценки численности), учёт по-прежнему велся только на учётных площадках (11 м<sup>2</sup>). Средняя плотность составила 77,4 ПО на 1 м<sup>2</sup>. Пространственная структура – равномерная. Возрастной спектр нормальный, двувёршинный, левосторонний. Доля ювенильных ПО (j) составила 25,4%, имматурных (im) – 26,4%, ранних виргинильных (v<sub>1</sub>) – 19,4%, поздних виргинильных (v<sub>2</sub>) – 5,8%, раннегенеративных (g<sub>1</sub>) – 7,6%, среднегенеративных (g<sub>2</sub>) – 12,7%, позднегенеративных (g<sub>3</sub>) – 2,5%, субсенильных (ss) – 0,2%.

В 2012 г. проведена только визуальная оценка ценопопуляции. Результаты показали, что никаких существенных изменений не произошло ни в пространственной и возрастной структурах, ни в общей численности ценопопуляции.

Таким образом, в период наблюдения пространственная структура не изменялась. В возрастном спектре изменения незначительные (рис. 5). На численность ПО не повлияли даже неблагоприятные погодные условия: 2010 г. был аномально жарким и засушливым. Однако на следующий год численность не только не уменьшилась, а даже возросла. Уменьшились только размерные величины ПО, количество цветков в соцветии и семенная продуктивность, поскольку многие цветковые почки не реализовались. Тем не менее это не повлияло на общую численность ценопопуляции в 2012 г., что объясняется активным вегетативным возобновлением данного вида и адаптацией растения к особому биотопу с переменным увлажнением.

### Заключение

Уникальность исследуемой ценопопуляции подтверждает необходимость охраны вида. Несмотря на обилие надземных побегов, создающих высокую плотность (до 100 и более ПО на 1 м<sup>2</sup>), ценопопуляция представлена, по-видимому, небольшим числом особей, в расчёте на целостный организм. Стабильность её поддерживается активным вегетативным возобновлением и захватом территории, длительным сохранением подземных органов. Существование данной ценопопуляции обусловлено, по-видимому, особыми условиями экотопа, представляющего собой подобие рефугиума. Многочисленность рассмотренной ценопопуляции – результат достаточных усло-

Обилие видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов на площадках учёта

Виды	Обилие видов по годам исследования	
	2010 г.	2011 г.
<b>Травяно-кустарничковый ярус</b>		
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	2	2
<i>Bistorta major</i> S. F. Gray	2	2
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	3	3
<i>Comarum palustre</i> L.	r	r
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	2	2
<i>Carex vesicaria</i> L.	2	2
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	1	1
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	1	1
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+	+
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	r	r
<i>Galium aparine</i> L.	r	r
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	r	r
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	+	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	r	r
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	+
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	r	r
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	r	r
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	r	r
<i>Typha latifolia</i> L.	r	r
<i>Rumex confertus</i> Willd.	r	r
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+	+
<b>Моховой ярус</b>		
<i>Sphagnum palustre</i> L.	4	4
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+	+
<i>Mnium punctatum</i> Hedw.	+	+

Примечание: r – вид чрезвычайно редок, покрытие незначительное; + – вид редок, имеет малое проективное покрытие; 1 – особей много, но покрытие не велико, или особи разряжены, но покрытие большое; 2 – число особей велико, проективное покрытие 5–25%; 3 – число особей любое, проективное покрытие 25–50%; 4 – число особей любое, проективное покрытие 50–75%.

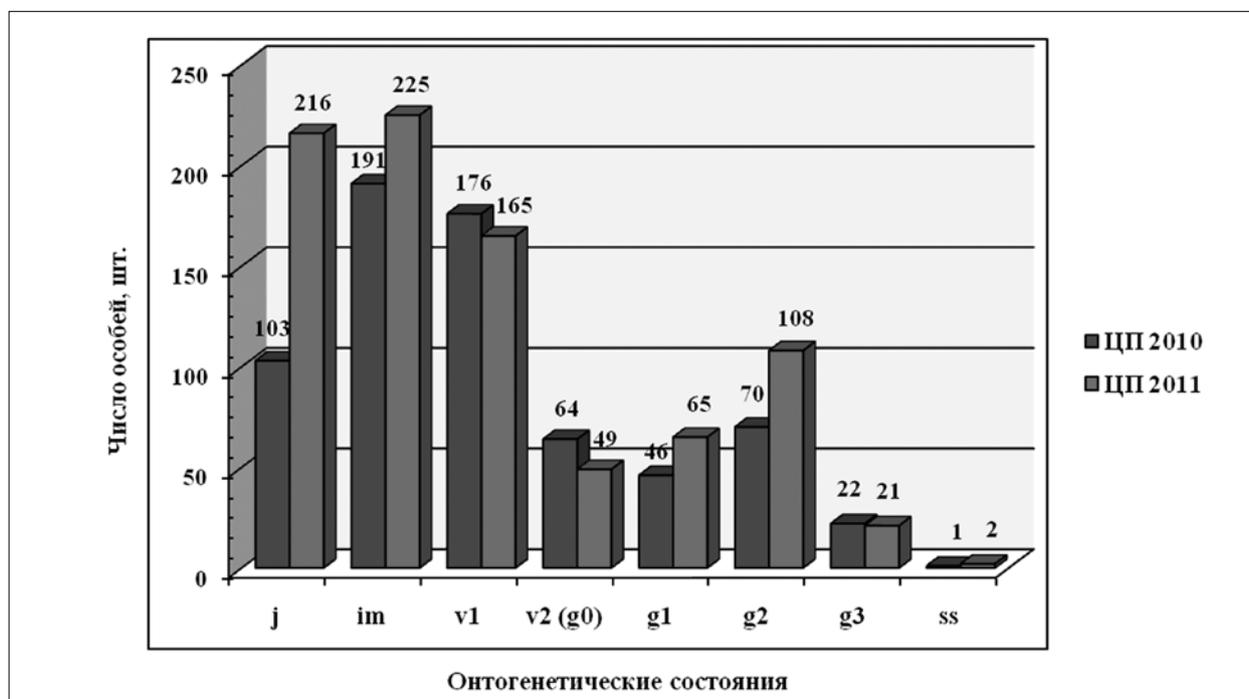


Рис. 5. Возрастной спектр ценопопуляции *E. palustris* в годы исследования.

вий для развития большого числа наземных побегов. При снижении влажности – основного лимитирующего фактора – закономерно снизится и численность ценопопуляции, и успешность существования особей. Поэтому единственным способом сохранения вида и поддержания его стабильности является полная сохранность всей природной экосистемы.

*Исследование проведено при поддержке гранта РФФИ (проект 13-04-01057).*

### Литература

1. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. 1996. 207 с.
2. Баталов А.Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1998. 16 с.
3. Тетерюк Л.В., Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю. Биология и экология редких растений республики Коми. Екатеринбург. 2003. 180 с.
4. Валуйских О.Е. Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 2009. 18 с.
5. 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.
6. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский, Н.С. Корытин. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 288 с.
7. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 279 с.
8. Красная книга Украинской ССР. Киев. 1980. 281 с.
9. О состоянии окружающей среды Кировской области в 2010 году: Региональный доклад / Под общ. ред. А.В. Албеговой. Киров: ООО «Триада плюс», 2011. 188 с.
10. Денисова Л.В., Никитина С.В., Загульнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М. 1986. 35 с.
11. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л. 1964. 285 с.
12. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов: учебное пособие. Л. 1987. 192 с.
13. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–208.
14. 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.
15. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 1952. 391 с.
16. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
17. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Вып. 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 5–204.
18. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.
19. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
20. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.
21. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Отв. ред. Л.Б. Загульнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М.: Наука, 1988. 184 с.
22. Тимченко И.А. Структура ценопопуляций видов трибы *Neottieae* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) флоры Украины и тенденции их изменений в условиях синантропизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1996. 21 с.
23. Работнов Т.А. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии. 1947. Т. 24. Вып. 4. С. 133–149.
24. Ziegenspeck H. *Orchidaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. Bd. 1. 1936. P. 128–140.
25. Блинова И.В. К вопросу о классификации начальных стадий онтогенеза у орхидных // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2007. Вып. 6. С. 123–128.
26. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien. New York, 1964. 865 p.