

БИОЛОГИЯ

УДК 581.4:582.594

Е. И. Чупракова, Н. П. Савиных

Структура особей *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Epipactis palustris* (L.) Crantz с позиции модульной организации

С помощью модульного подхода проанализирована структура особей *C. bulbosa* и *E. palustris*. Определены структуры всех трех категорий модулей: элементарного (ЭМ), универсального (УМ) и основного (ОМ). В структуре побегов калипсо описано 4 ЭМ, дремлика – 7 ЭМ. УМ и ОМ у растений представлены единственной структурой. Проведено сравнение растений различных жизненных форм на разных уровнях структурной организации, показаны разные тактики растений в реализации единой стратегии – длительного сохранения на занятой территории.

Ключевые слова: структурная организация, элементарный, универсальный и основной модули, побегово-корневой комплекс, *Calypso bulbosa*, *Epipactis palustris*.

E. I. Chuprakova, N. P. Savinykh

Structure of Individuals *Calypso Bulbosa* (L.) Oakes and *Epipactis Palustris* (L.) Crantz from Position of Modular Organization

Using a modular approach, the structure of individuals *C. bulbosa* and *E. palustris* was analyzed. All three categories modules structures: elementary (EM), universal (UM) and basic (BM) were defined. In the shoot structure of *C. bulbosa* 4 EM were described, in the shoot structure of *E. palustris* – 7 EM were described. UM and BM of the plants were presented by a unique structure. Comparison of various vital forms of plants at different levels of the structural organization was held, different tactics of plants in realization of the only strategy – long-term preservation on the occupied territory were shown.

Keywords: structural organization, elementary, universal and basic modules, a shoot-root complex, *Calypso bulbosa*, *Epipactis palustris*.

Введение

Одним из важных достижений биоморфологии последних десятилетий XX века стало осознание растения как модульного организма. Его тело оценивается с позиций закономерного и последовательного накопления однотипных структурных элементов – модулей [7]. Они представляют собой в определенном смысле инструмент морфологического анализа [3]. С помощью модульного подхода выявляют структурно-функциональные элементы тела растения, определяют спектр модулей, сравнивают их у разных жизненных форм. Это позволяет оценить позицию вида в биоценозе, что особенно необходимо для редких и охраняемых видов.

Объектами нашего исследования стали два охраняемых в Кировской области и других регионах России вида из сем. *Orchidaceae*: калипсо луковичная – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и дрем-

лик болотный – *Epipactis palustris* (L.) Crantz. Несмотря на видимое различие жизненных форм, структурная организация, стратегии сохранения и поддержания ценопопуляций в природе у этих видов, вероятно, сходны. Поэтому цель работы заключалась в изучении структуры биоморф *C. bulbosa* и *E. palustris* с использованием модульного подхода для оценки и сравнения позиций видов в ценозе.

Материалы и методы

В 2006–2011 гг. исследована биоморфология *C. bulbosa* и *E. palustris* в подзоне южной тайги на территории Кировской области: *C. bulbosa* – в окр. д. Сапожнята (Слободской р-н), близ д. Ключи и Быстри (Шабалинский р-н), в окр. с. Пашино (Афанасьевский р-н); *E. palustris* – в окр. с. Низево (Фаленский р-н). Проанализированы гербарные образцы IBIW, LE, MOSP и кол-

лекции Вятского государственного гуманитарно-го университета.

При изучении структурной организации дремлика анализировали не менее 10 побегов каждый месяц в течение вегетационного периода, у калипсо из-за малочисленности ценопопуляций исследовали каждую особь в начале и конце вегетационного периода. Легкий слой лесной подстилки и моховой субстрат с влажной почвой позволяли рассматривать растения без нарушения целостности структур и изъятия их из природной среды.

Морфологическое описание выполняли на основе собственных наблюдений. Жизненную форму характеризовали по И. Г. Серебрякову [9] с учетом современных представлений [8]. При характеристике структуры особей использовали понятие «побегово-корневой комплекс» (ПКК) в понимании И. В. Татаренко [10]. Структурно-функциональные зоны ПКК выделяли по аналогии с представлениями W. Troll [14] и последующими дополнениями [1] о структурно-функциональной зональности монокарпических трав сезонного климата. При характеристике модульной организации растений использовали три категории модулей [7]¹: элементарный (ЭМ), универсальный (УМ) и основной (ОМ).

Результаты и обсуждение

C. bulbosa – поликарпик; замещающий малолетник; моноцентрическое клубнелуковичное зимнезеленое травянистое растение; гемикриптофит [13].

E. palustris – поликарпик; многолетнее явнополицентрическое вегетативно-подвижное длиннокорневищное летнезеленое травянистое растение; геофит [13].

В структуре ПКК калипсо выделили 4 ЭМ, дремлика – 7 ЭМ (табл. 1). Полученные данные де-

монстрируют ограниченность и постоянство ЭМ, особенно в геофильной части ПКК обоих видов. Функциональную роль определенного участка ПКК обеспечивает минимальное число ЭМ. Особенно отчетливо это проявляется у калипсо, где каждой структурно-функциональной зоне соответствует один ЭМ (рис. 1, А). В связи с этим оба вида почти не способны к поливариантности развития, что подтверждено изучением гербарных образцов и наблюдениями в природе. Изменение строения особей калипсо возможно лишь при появлении дополнительного зачаточного ПКК из почки средней зоны торможения, что могло бы обеспечить не только возобновление, но и вегетативное размножение растения. Хотя мы наблюдали заложение дополнительного ПКК, но одновременное развитие двух полноценных ПКК замещения на основе одного исходного нам не встретилось. Вероятно, второй служил местом отложения питательных веществ. Подобное явление, но с развитием обоих ПКК как редкое отмечено О. Е. Валуйских [2] у *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.

Таким образом, *C. bulbosa* структурно имеет возможности для вегетативного размножения. Однако в условиях сезонного климата она все же оказывается не способной их использовать. Поэтому ЭМ со спящими почками можно считать резервом для еще большей минимизации структуры ПКК калипсо. Описанная поливариантность иллюстрирует определенный эволюционный вектор в структурной организации калипсо: формирование двух почек возобновления с развитием из обеих ПКК замещения → переход одной из почек возобновления в ряд спящих → редукция спящей почки → редукция ЭМ в целом. В результате возможна абсолютная минимизация ЭМ в ПКК, что, без сомнения, является адаптацией к условиям среды.

В строении ПКК дремлика наблюдается та же тенденция к минимизации числа ЭМ, особенно геофильного участка. Два первых ЭМ обеспечивают расселение, 1(2) следующих – закрепление и возобновление. Структурная поливариантность дремлика возможна за счет развития так же, как у калипсо, боковых побегов в средней зоне торможения, но не зачаточных ПКК, а удлинённых вегетативных побегов, отчего усложняется надземная часть побеговой системы и повышается снабжение особей ассимилятами. Мы обнаружили две таких особи в гербариях LE и MOSP. Подобные структуры, но вегетативно-генеративные в области соцветия описаны Лукс [4, 5].

¹ ЭМ – элементарная, далее не делимая на однотипные элементы биоморфологическая единица побегового тела; закладывается в течение одного пластохрона; соответствует элементарному метамеру.

УМ – элементарная биоморфологическая единица побеговой системы растения; соответствует одноосному побегу; формируется в ходе моноподиального нарастания побега за счет верхушечной меристемы в результате закономерного развития определенных типов ЭМ.

ОМ – элементарная биоморфологическая единица особи; пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого УМ или его части; закономерно повторяется в онтогенезе у зрелых генеративных особей; определяет тип биоморфы.

Таблица 1

Строение элементарных модулей² *C. bulbosa* и *E. palustris*

№ п/п	Характеристика элементарного модуля	Рисунок
<i>Calypso bulbosa</i>		
1	Короткое тонкое междоузлие с придаточным корнем, узел с чешуевидным листом и спящей почкой	
2	Короткое утолщенное междоузлие (КУМ), узел с чешуевидным листом и почкой регулярного возобновления	
3	КУМ, узел с чешуевидным листом и редуцированной почкой (может формироваться спящая или почка регулярного возобновления)	
4	КУМ, узел с листом срединной формации и боковым вегетативно-генеративным побегом	
<i>Epipactis palustris</i>		
1	Длинное междоузлие (ДМ), узел с чешуевидным листом (низовой формации 1 типа) и спящей почкой	
2	ДМ с придаточными корнями, узел с катафиллом и почкой регулярного возобновления	
3	Короткое междоузлие (КМ), узел с листом низовой формации 2 типа и почкой, сходной по структуре с почкой регулярного возобновления	
4	ДМ, узел с листом низовой формации 2 типа и почкой обогащения или (редко) боковым вегетативным побегом	
5	ДМ, узел с листом срединной формации и почкой обогащения	
6	КМ, узел с листом срединной формации и почкой обогащения	
7	КМ, узел с листом верховой формации (брактеей) и цветком	

² Стрелкой указано горизонтальное расположение ЭМ в пространстве, остальные ЭМ – в вертикальной проекции. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Универсальный модуль *C. bulbosa* (рис. 1, А) представлен ПКК из двух специализированных побегов: осевой части – метамера с коротким тонким междоузлием и следующим далее вегетативным розеточным утолщенным участком (клубнелуковицей); бокового однолетнего вегетативно-генеративного удлиненного побега в пазухе единственного листа срединной формации [12].

Универсальный модуль *E. palustris* (рис. 1, Б) представлен ПКК, который по строению и ритму развития в основном соответствует монокарпическому побегу трав в понимании И. Г. Серебрякова [11].

Различия УМ этих видов определяются типом жизненных форм, и они существенны. У калипсо корни малочисленны и, по-видимому, служат в основном местом локализации гриба-симбионта. У дремлика два типа корней: два горизонтальных, располагающихся параллельно поверхности почвы, и несколько вертикальных, уходящих на 15 см в глубь почвы. Такая дифференциация обеспечивает не только микоризообразование, но и почвенное питание и ортотропное положение («заякоривание») надземной части побега. Значительное число метамеров с листом срединной формации в надземной части – воздушное питание и семенную репродукцию.

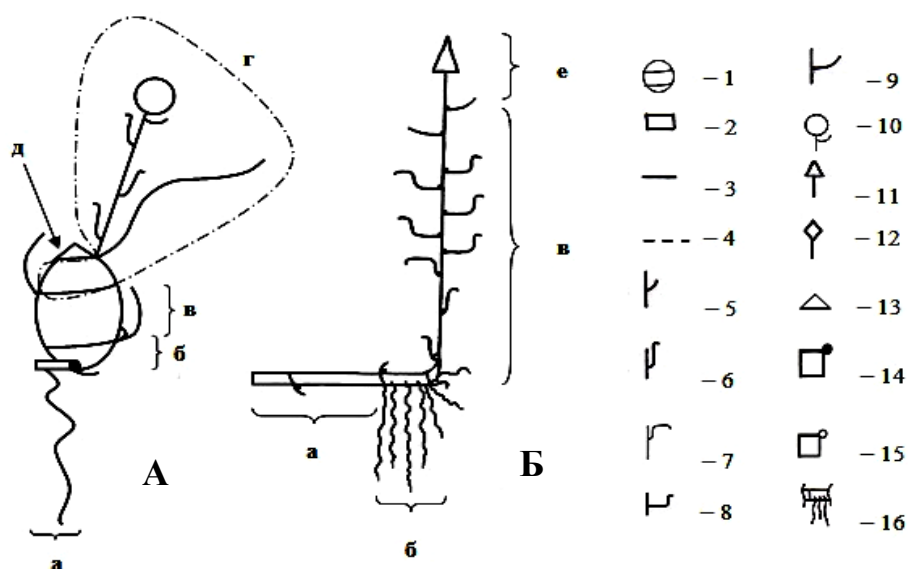


Рис. 1. Универсальные модули *C. bulbosa* (А) и *E. palustris* (Б)

Структурно-функциональные зоны ПКК: а – нижняя зона торможения; б – зона возобновления; в – средняя зона торможения; г – вегетативно-генеративная зона; д – верхушка побега; е – соцветие.

1 – клубнелуковица текущего года с утолщенными междоузлиями; 2 – многолетняя часть ПКК; 3 – однолетняя часть ПКК; 4 – отмершая часть ПКК (к рис. 2); 5 – чешуевидный лист (низовой формации 1 типа); 6 – влагалищный лист (низовой формации 2 типа); 7 – переходный лист (срединной формации 1 типа); 8 – нормальный зеленый лист (срединной формации 2 типа, типичный); 9 – сидячий лист (срединной формации 3 типа); 10 – одиночный цветок с прицветником; 11 – соцветие; 12 – зачаточный вегетативно-генеративный побег (к рис. 2); 13 – апикальная меристема; 14 – спящая почка; 15 – почка регулярного возобновления; 16 – придаточные корни.

Сходства УМ этих видов не столько количественные, сколько качественные и функциональные: невозможность значительных изменений, возобновление без увеличения числа функционально единых осей (единственный ПКК сменяется также одним). Однако существует и отличие, заключающееся в способе распределения и использования территории. У дремлика есть резерв спящих почек на корневище, за счет чего на определенной стадии развития особи и симподиальной оси (ОМ) возможно вторичное освоение уже занятой территории. Поэтому на одном мес-

те дремлик может существовать, как и калипсо, в течение длительного времени. Это общее свойство двух видов обусловлено, видимо, зависимостью от гриба-симбионта.

Основной модуль *C. bulbosa* (рис. 2, А) представлен симподием из 2-х ПКК: исходного – в виде клубнелуковицы с запасом веществ и отмершими надземными частями и зачаточного – с новым вегетирующим листом срединной формации и зачаточным вегетативно-генеративным побегом в его пазухе. Он формируется к концу текущего вегета-

ционного сезона (август-сентябрь) и зимует. В мае его облик отличается только тем, что зачаточный ПКК переходит к цветению. В течение лета исходный ПКК отмирает, и ОМ перестает существовать. Но к августу формируется новый ОМ. Таким образом, в составе особи он всегда один, существует год, поэтому калипсо типичный, замещающий малолетник.

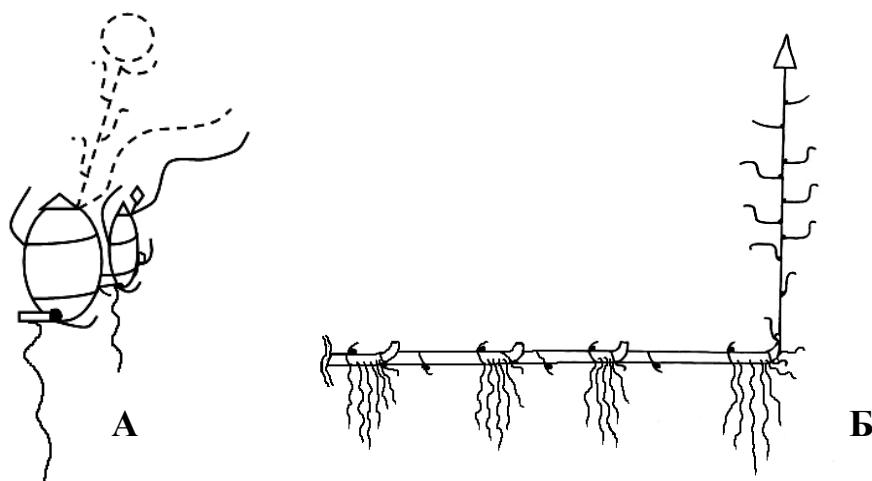


Рис. 2. Основные модули *C. bulbosa* (А) и *E. palustris* (Б)

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Несмотря на очевидное различие биоморф *C. bulbosa* и *E. palustris*, их ОМ формируются по сходной модели побегообразования – симподиальной. Но у калипсо модель побегообразования розеточная, у дремлика – длиннопобеговая. Также отличаются виды по длительности существования ОМ. У калипсо жизнь ОМ очень коротка: полный онтогенез ПКК продолжается около трех лет. ОМ дремлика с учетом внутривидовой фазы формирования ПКК существует около 12 лет. Отличаются виды и по сезонному развитию. У *C. bulbosa* сохранился тропический ритм развития в виде зимнезелености. У *E. palustris*, как у всех сезонных трав, ежегодно отмирает надземная часть и длительно сохраняется подземная в виде резидов корневища. По воздействию на среду обитания и способности к расселению растения различны: калипсо – моноцентрическое, дремлик – явнополицентрическое. Но по приуроченности к определенной территории сходны из-за неоднократного заселения ее дремликом.

В целом данные, полученные об этих растениях, демонстрируют разрешение двух важных для этой группы организмов противоречий: максимально длительное поддержание растения в генеративном онтогенетическом состоянии и минимум структур для обеспечения успешной жизнедеятельности. У калипсо невозможны структур-

Основной модуль *E. palustris* (рис. 2, Б) представлен корневищем, построенным по типу симподия-монохазия, из резидов геофильных участков ПКК прошлых лет, существующих в составе побеговой системы до 9–10 лет, и ПКК текущего года.

ные изменения, так как строение модулей всех категорий жестко детерминировано и нет повторяющихся частей. По этому критерию – наличие закономерно повторяющихся элементов по продольной оси – калипсо фактически соответствует унитарному организму: не меняется ни в пространстве, ни во времени. Она жестко адаптирована к условиям среды, и при нарушении ее выпадает из состава фитоценоза.

У дремлика эта тенденция очевидна, но реализуется по-другому: консервативна только многолетняя часть, а надземная вариабельна, хотя структурная поливариантность очень редка, в основном – морфометрическая. Это, на первый взгляд, позволяет оценивать вид как менее уязвимый. Однако из-за стенобионтности по отношению к увлажнению почв успешное существование его лимитируется влажностью. Видимо, поэтому его ценопопуляция «выпала» из состава сообщества на территории ООПТ «Медведский бор», где за последние годы значительно снизился уровень грунтовых вод и многие увлажненные территории на месте карстовых провалов стали почти сухими.

Заключение

На основе анализа структурной организации *C. bulbosa* и *E. palustris* установили различия их

жизненных форм, УМ и ОМ, отсутствие поливариантности структур на этих уровнях. Жизненная форма, УМ и ОМ у обоих видов в единственном числе. У растений также нет одинаковых по строению ЭМ, за исключением первого в составе ПКК: короткое междоузлие, узел, чешуевидный лист и спящая почка; у калипсо эта почка никогда не реализуется в побег. Но строение ЭМ и калипсо, и дремлика структурно соответствует функциональному назначению определенных зон ПКК. В геофильной части у обоих видов минимальное число ЭМ. У ПКК калипсо оно в целом минимально: в каждой зоне по одному ЭМ. Как замещающий малолетник это растение в течение длительного времени способно

существовать на занятой территории без смены условий в ее пределах.

У дремлика есть спящие почки, поэтому та же позиция – длительное удержание занятой территории – обеспечивается им путем «возврата»: образования ПКК из них. Это две разные тактики растений в реализации единой стратегии. Считаем возможным отнести эти тактики к сходным рефренам [6] – закономерностям изменчивости признаков, в данном случае – поведения растений. В результате высокой приспособленности к условиям среды для длительного успешного существования обоим видам необходимо сохранение ее в стабильном состоянии. Именно на это должны быть ориентированы мероприятия по охране *C. bulbosa* и *E. Palustris*.

Библиографический список

1. Борисова, И. В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав [Текст] / И. В. Борисова, Т. А. Попова // Бот. журн. – 1990. – Т. 75, № 10. – С. 1420–1425.
2. Валуйских, О. Е. О вегетативном размножении *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) [Текст] / О. Е. Валуйских // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – Вып. 6 (22). – 2007. – С. 129–134.
3. Кузнецова, Т. В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем [Текст] / Т. В. Кузнецова // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 7. – С. 1–11.
4. Лукс, Ю. А. Случай бокового ветвления соцветия *Eripactis rubiginosa* Crantz [Текст] / Ю. А. Лукс // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 11. – С. 1698–1699.
5. Лукс, Ю. А. Случай трехлучевого ветвления соцветия *Eripactis rubiginosa* Crantz [Текст] / Ю. А. Лукс // Бот. журн. – 1970. – Т. 55, № 10. – С. 1495–1497.
6. Мейен, С. В. Основные аспекты типологии организмов [Текст] / С. В. Мейен // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–508.
7. Савиных, Н. П. Модульная организация растений [Текст] / Н. П. Савиных // Онт. атлас растений ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Т. 5. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 15–34.
8. Савиных, Н. П. Методы биоморфологических исследований [Текст] / Н. П. Савиных // Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды : мат-лы Всеросс. науч. школы для молодежи (в 3 ч.). Ч. 2. Семинары. – Киров : ООО «Лобань», 2009. – С. 16–21.
9. Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение [Текст] / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – Л. : Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–208.
10. Татаренко, И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии [Текст] : дисс. ... д. биол. наук / И. В. Татаренко. – М., 2007. – 429 с.
11. Чупракова, Е. И., Савиных, Н. П. Биоморфология *Eripactis palustris* (L.) Crantz с позиции охраны вида [Текст] / Е. И. Чупракова, Н. П. Савиных // Науч. вед. БелГУ. Серия «Естеств. науки». – № 9 (104). Вып. 15/1. – Белгород, 2011. – С. 23–28.
12. Чупракова, Е. И., Савиных, Н. П. Таксономия, география, экология и биоморфология *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (сем. Orchidaceae) [Текст] / Е. И. Чупракова, Н. П. Савиных // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника : мат-лы Всеросс. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров : Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 276–283.
13. Raunkier, C. The life forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkier. – Oxford, 1934. – 632 p.
14. Troll, W. Die Infloreszenzen / W. Troll. – Jena, 1964. – В. 1. – 615 p.