

УДК 581.4 : 582.594 : 58:502.75

**БИОМОРФОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
*CALYPSO BULBOSA* (ORCHIDACEAE)  
В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ**

**Е.И. Чупракова, Н.П. Савиных**

Вятский государственный гуманитарный университет, Киров

В строении побегово-корневого комплекса (ПКК) *Calypso bulbosa* выделено 2 типа специализированных побегов, которые в совокупности формируют универсальный модуль данного растения, 4 типа элементарных модулей. Описаны структурно-функциональные зоны ПКК, побегообразование и сезонное развитие растения. Определены особенности возрастной и пространственной структуры, численности и плотности ценопопуляций вида вблизи северных границ ареала.

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

Семейство *Orchidaceae* – одно из крупнейших в классе однодольных покрытосеменных. Его представители отличаются своеобразной морфологией и особенностями жизненного цикла, многие являются редкими и исчезающими и охраняются. В силу эколого-биологических и ценотических особенностей они чутко реагируют на антропогенные воздействия и одними из первых выпадают из состава растительных сообществ [2; 31]. Особенно плохо сказывается на северных орхидеях многоукосность, мероприятия «улучшение» лугов, осушение болот.

Лимитируют распространение орхидных наличие грибов-симбионтов, необходимых опылителей в связи с высокой специализацией опыления и конкуренция со стороны других растений. Орхидные наиболее чувствительны к изменениям среды обитания, особенно к воздействию техногенных факторов. Абиотические факторы наиболее значимы лишь для видов с узкой экологической амплитудой [31]. Кроме того, численность популяций орхидных уменьшаются из-за высокой декоративности и лекарственных свойств отдельных видов [21].

За последние годы проведены биоморфологические и популяционные исследования орхидей<sup>1</sup> в ряде регионов России [1–4; 7; 11; 18; 31; 32]. Северо-восток европейской части России в этом плане изучен слабо.

<sup>1</sup> В связи с тем, что исследованием орхидей занимались многие ученые, в данном сообщении ссылаемся лишь на работы, посвященные непосредственно *C. bulbosa*

В то же время многие аспекты биологии, структурной организации, своеобразия онтогенеза, сезонного развития, особенностей строения ценопопуляций орхидных требуют дальнейшего изучения. В связи с этим актуально изучение орхидей на органном, организменном и популяционном уровнях. Это необходимо прежде всего для разработки рекомендаций по охране этих редких видов и сохранению биоразнообразия растительного покрова в целом.

Объект нашего исследования – калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) – «редкий вид», внесенный в Красные книги РСФСР [16], Среднего Урала [17] и Кировской обл. [15].

Целью работы стало изучение структуры побегово-корневого комплекса, ритма сезонного развития, структуры ценопопуляций *C. bulbosa* и их мониторинг в подзоне южной тайги Кировской обл.

**Материал и методика.** Изучены ценопопуляции (ЦП) *C. bulbosa*, расположенные в окрестностях дер. Сапожнята (Слободской р-н), близ деревень Ключи и Быстри (Шабалинский р-н), около с. Пашино (Афанасьевский р-н). ЦП находятся в подзоне южной тайги, примерно на одной широте (58° с. ш.), охватывающей центральную полосу Кировской обл. Исследования проводили с 2006 по 2011 гг. Кроме того, проанализированы гербарные образцы ведущих отечественных гербариев: ИВИУ, LE, MOSP и гербарная коллекция Вятского государственного гуманитарного университета.

Из-за малочисленности ЦП для изучения структуры растения мы ограничивались лишь подкапыванием особей без нарушения их целостности и изъятия из природного местообитания.

При полевых и камеральных исследованиях учитывали высоту цветоносного побега, размеры листа, соотношение длины и ширины листовой пластинки, длину черешка и листовой пластинки. При изучении подземных органов – число клубнелуковиц в составе особи и их диаметр, почек возобновления. Структурную организацию *C. bulbosa* анализировали с использованием термина «побегово-корневой комплекс» (ПКК) в понимании И.В. Татаренко [32]. Данное понятие акцентирует внимание на то, что комбинация побега и корня у орхидных повторяется в пространстве и во времени с определенной ритмичностью и образует единое целое. Структурно-функциональные зоны ПКК выделяли согласно представлениям W. Troll [44] с учетом последующих дополнений [6; 20; 26]. Структуру ПКК *C. bulbosa* характеризуем по строению его у основной онтобиоморфы – структуре особи в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии.

При изучении ЦП использовали метод постоянных площадей с закладкой учетных площадок размером 1 м<sup>2</sup> по случайному принципу. В качестве основных параметров для характеристики ЦП определяли численность особей с баллами по оценке численности [12], площадь и среднюю плотность растений на 1 м<sup>2</sup>, возрастную и пространственную

структуры ЦП. Для выявления эколого-фитоценотической приуроченности вида проводили геоботанические описания по общепринятым методикам [22; 42]. При изучении пространственной структуры ЦП в пределах учетной площадки фиксировали каждую особь. Онтогенетические состояния выделяли не только по совокупности биометрических, как это проводилось ранее [5; 8; 10; 19], но и качественных (форма, окраска, край листа, наличие граней) признаков. Под «гранью» мы понимаем складки листовой пластинки между главной и боковыми жилками, благодаря чему она становится гофрированной, что приводит к увеличению ассимилирующей поверхности листа в целом [41]. За счетную единицу в популяционных исследованиях принят надземный побег, в нашем случае – ПКК.

Строение типичных особей *C. bulbosa* и ее сезонное развитие изображали в виде схем, возрастную структуру ЦП представляли в виде диаграмм, статистические данные – в табличной форме.

### **Результаты и обсуждение**

**Биоморфология.** *Calypso bulbosa* – поликарпик; моноцентрическое клубнелуковичное зимнезеленое травянистое растение; гемикриптофит по Х. Раункиеру [43]. И. Г. Серебряков [27] характеризовал калипсо как поликарпический травянистый многолетник с однотипными годичными побегами. ПКК калипсо образован 2 типами побегов.

*Вегетативный укороченный и утолщенный побег n-го порядка.* Состоит из 4 метамеров. Первый метамер с коротким неутолщенным междоузлем имеет узел с чешуевидным листом и спящей почкой и 1(3) слабоутолщенных корня 0,2 см в диаметре и 5–7 см длиной (рис. 1, а). В северных частях ареала в междоузлии формируется обычно один придаточный корень [5], что подтверждено и нашими данными. Выше по побегу расположена клубнелуковица из трех метамеров с короткими утолщенными междоузлиями 0,3–1,0 см в диаметре и 2,0–2,8 см длиной. Два нижних метамера имеют покрывающие ее чешуевидные листья. В пазухе листа нижнего метамера располагается почка регулярного возобновления. У вышерасположенного метамера почка обычно не формируется. Верхний чешуевидный лист, как правило, достигает поверхности, защищая верхушку клубнелуковицы с апикальной меристемой.

Особое место в развитии и структуре ПКК калипсо занимают 2 верхних метамера (рис. 1, г). Стеблевая часть их в составе клубнелуковицы расположена близ поверхности почвы. Лист первого метамера этой зоны – единственный лист срединной формации ПКК: широкояйцевидный заостренный, 4,8–8,2 см длиной и 1,7–2,9 см шириной, с черешком до 7 см длиной, сверху темно-зеленый, складчатый и волнистый по краю, снизу бледнее, с фиолетовым

отливом. Самый верхний метамер редуцирован и представлен лишь осевой частью – апикальной меристемой.

*Вегетативно-генеративный удлинненный однолетний боковой побег.* Расположен в пазухе листа срединной формации длиной 9–16 см, состоит из трех вегетативных метамеров с 2–3 редуцированными листьями с замкнутыми влагалищами и 1 чешуевидным прицветником 2,5 см длиной. Цветок одиночный, крупный, до 3 см в диаметре, душистый, расположен на поникающей верхушке побега.

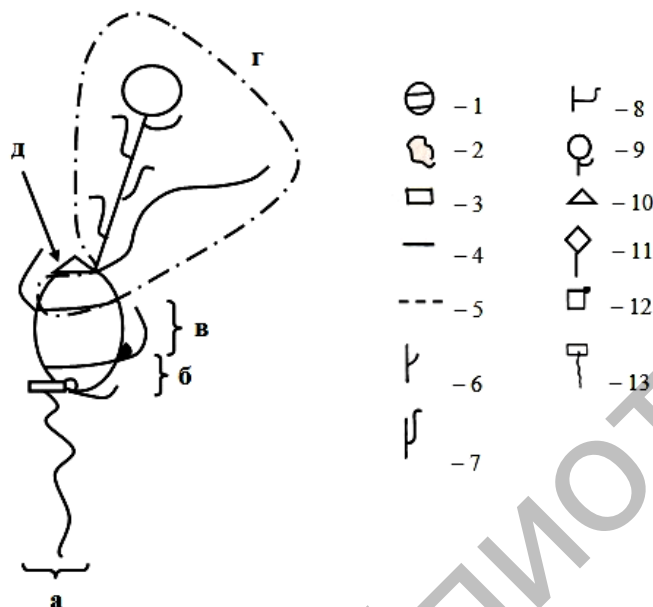


Рис. 1. Структурно-функциональные зоны ПКК *C. bulbosa*:  
пояснения структурно-функциональных зон (а–д) в тексте.

- 1 – клубнелуковица текущего года с утолщенными междоузлиями;  
2 – клубнелуковица прошлого года, исчерпавшая запас питательных веществ (к рис. 2);  
3 – многолетняя часть побеговой системы; 4 – однолетняя часть побеговой системы;  
5 – отмершая часть побеговой системы (к рис. 2); 6 – чешуевидный; 7 – влагалищный лист;  
8 – лист срединной формации; 9 – одиночный цветок с прицветником;  
10 – апикальная меристема; 11 – зачаточный вегетативно-генеративный побег (к рис. 2);  
12 – почка; 13 – придаточные корни

В соответствии с представлениями W. Troll [44] и последующими дополнениями [6; 20; 26], в структуре ПКК *C. bulbosa* выделили следующие структурно-функциональные зоны (по аналогии с таковыми у монокарпических побегов трав сезонного климата):

1) *нижняя зона торможения* представлена одним метамером с неутолщенным междоузлем, узлом, чешуевидным листом, спящей почкой, 1 придаточным корнем (рис. 1, а);

2) *зона возобновления* включает первый метамер клубнелуковицы с утолщенным междоузлем, узлом, чешуевидным листом и почкой регулярного возобновления (рис. 1, б);

3) *средняя зона торможения* образована вышерасположенным метамером клубнелуковицы с утолщенным междоузлием, узлом и чешуевидным листом (рис. 1, в);

4) *вегетативно-генеративная зона* состоит из одного метамера клубнелуковицы с утолщенным междоузлием, узлом, листом срединной формации и вегетативно-генеративным побегом (рис. 1, г);

5) *верхушка побега*, представленная апикальной меристемой, которая не реализуется в цветок, но и не образует новых метамеров. Она отмирает одновременно с отмиранием побега (рис. 1, д).

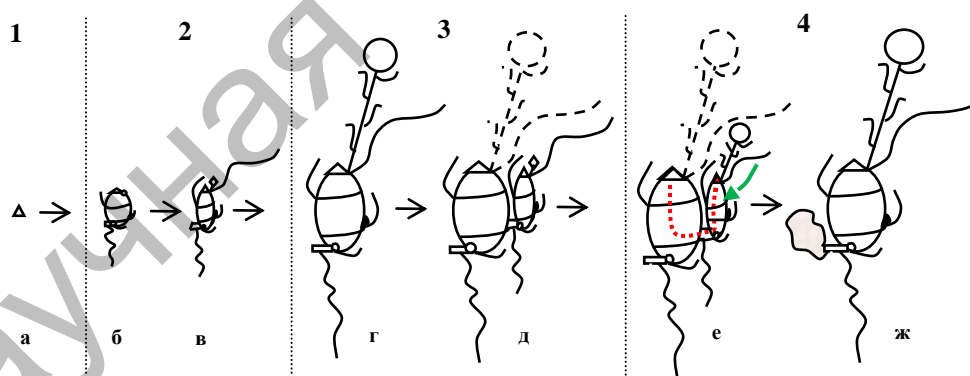
Все зоны, за исключением нижней зоны торможения, выполняют кроме основных, типичных для них, дополнительную функцию – запаса питательных веществ. Иногда средняя зона торможения отсутствует из-за включения в зону возобновления выше расположенного метамера. В результате образуются два побега замещения, и обеспечивается формирование компактного клона [терм.: 30]. Это подтверждается гербарными материалами и, по-видимому, отчасти наличием в составе популяции компактных группировок из 2–3 растений. Наши последние наблюдения показали, что в условиях Кировской обл. достаточно часто образуются две почки возобновления и, следовательно, отсутствует средняя зона торможения. Однако одновременно двух полноценных ПКК замещения не наблюдали из-за отмирания уже осенью одного из дочерних.

Модель побегообразования *C. bulbosa* сочетает признаки моноподиальной розеточной и симподиальной полурозеточной моделей, описанных Т.И. Серебряковой [29] для травянистых многолетников. Наличие двух специализированных типов побегов объединяет побегообразование этого растения с развитием по моноподиальному розеточному типу. Но ежегодное образование одного или двух побегов замещения характеризует модель как симподиальную. В связи с этим модель побегообразования *C. bulbosa* мы считаем особым вариантом симподиальной розеточной, описанной ранее для некоторых высокогорных вероник [26].

Сезонное развитие ПКК *C. bulbosa* характеризуем параллельно его полному онтогенезу [терм.: 28]. Осенью предшествующего вегетационного сезона (рис. 2, а) почка регулярного возобновления уже существует в составе зачаточного ПКК [терм.: 9]. В начале нового вегетационного сезона во время цветения растения (с конца мая до начала июня), почка возобновления существует в составе зрелого ПКК и к концу цветения трогается в рост, значительно увеличиваясь в размерах. Это согласуется с наблюдениями И.В. Татаренко [31] в других регионах России. В течение лета (рис. 2, б) из этой почки развивается ПКК, состоящий из нескольких неутолщенных метамеров, с вегетативным апексом на верхушке. В августе (рис. 2, в) за счёт деятельности этого апекса на поверхности появляется зеленый лист, в

пазухе которого располагается вегетативно-генеративный побег длиной 1,5–2,1 см с полностью сформированным цветком. В таком состоянии зачаточного ПКК растение зимует. В мае следующего года (рис. 2, г) формируется зрелый ПКК, растение цветет. После цветения лист срединной формации отмирает. Плоды созревают к августу. Клубнелуковица сохраняется и служит местом запаса питательных веществ. К осени (рис. 2, д) из пазушной почки чешуевидного листа клубнелуковицы развивается новый зачаточный ПКК, а исходный переходит в фазу вторичной деятельности. Растение в этот период представлено симподиальной системой из двух клубнелуковиц: исходной с уже отмершим листом и пазушным вегетативно-генеративным побегом и дочерней с новым листом срединной формации и зачаточным пазушным вегетативно-генеративным побегом. В начале следующего вегетационного периода (рис. 2, е) осевая часть дочернего ПКК еще окончательно не сформирована: она состоит пока ещё из слабоутолщенных метамеров. Цветоносный побег развивается за счет запасных веществ клубнелуковицы исходного ПКК. Это фаза его вторичной деятельности. Накопление питательных веществ и утолщение метамеров осевой части дочернего ПКК обеспечивается за счет ассимиляции его единственного листа срединной формации. К концу мая (рис. 2, ж) этот ПКК полностью сформирован, клубнелуковица исходного ПКК отмирает в течение вегетационного сезона. Таким образом, полный онтогенез ПКК калипсо с учетом фазы вторичной деятельности захватывает 33 месяца в течение четырёх вегетационных сезонов: второй половины первого, второй и третий полностью и первую половину четвертого. Уникальность сезонного развития *C. bulbosa* определяется её зимнезеленостью. По-видимому, это обусловлено сохранением особенностей тропического ритма развития, который встраивается в условия сезонного климата.

На основании вышеизложенного характеризуем *C. bulbosa* как зимнезелёный замещающий малолетник с симподиальной розеточной моделью побегообразования.



Р и с . 2 . Схема сезонного развития ПКК *C. bulbosa*:

1, 2, 3, 4 – вегетационные сезоны; *a* – конец августа–сентябрь; *б* – июль–август; *в* – конец августа–сентябрь; *г* – май; *д* – конец августа–сентябрь; *е* – начало мая; *ж* – конец мая–начало июня; прочие обозначения такие же, как на рис. 1

**Особенности ценопопуляций (ЦП).** Для выяснения особенностей ценопопуляций *S. bulbosa* в подзоне южной тайги изучали ЦП, расположенные на одной широте (58° с. ш.), охватывающей центральную полосу Кировской обл. Всего в течение 5 лет выявлено и изучено на территории области 4 ЦП (все достоверно известные на этой территории).

В 2006 г. в окрестностях дер. Сапожнята изучена ЦП в ельнике зеленомошнике кисличном – «Сапожнята 1». Она образована 39 особями (2 балл оценки численности), занимает площадь 15 м<sup>2</sup>. Средняя плотность – 2,6 особей на 1 м<sup>2</sup>. Распределение особей по территории диффузно-групповое. Возрастной спектр нормальный, одновершинный, правосторонний: доля ювенильных особей (*j*) – 5,1%, имматурных (*im*) – 7,7%, виргинильных (*v*) – 38,5%, генеративных (*g*) – 48,7%. Небольшая численность этой ЦП связана, по-видимому, с высоким общим проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса (80%), что повышает конкуренцию видов и ухудшает условия прорастания семян, в том числе и семян калипсо. Более детально эта ЦП описана ранее [23; 24; 35; 37].

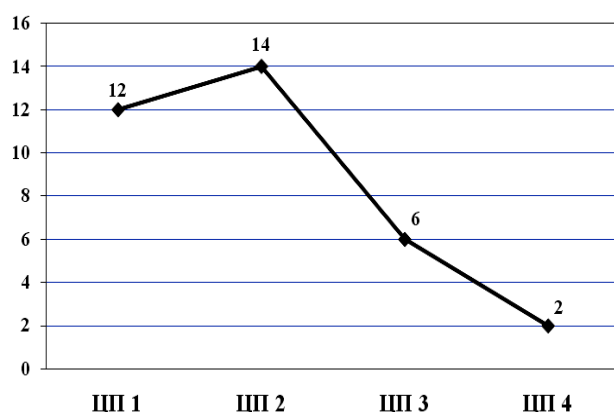
В 2007 [24; 39], 2008 [24; 38], 2010 [40] и 2011гг. проведен мониторинг второй ЦП в окрестностях дер. Сапожнята в ельнике зеленомошнике кислично-черничном – «Сапожнята 2». В первый год наблюдений ЦП была образована 90 особями (3 балл оценки численности), занимала площадь 12 м<sup>2</sup>. Средняя плотность 7,5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Возрастной спектр – нормальный, одновершинный, левосторонний. Доля ювенильных особей – 18%, имматурных – 23%, виргинильных – 37%, генеративных – 22%.

Во второй год число особей снизилось до 77, но балл численности сохранился (3 балл), площадь увеличилась до 14 м<sup>2</sup>. Средняя плотность 5,5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Возрастной спектр – нормальный, неярко-двувершинный, левосторонний. Доля ювенильных особей – 18,2%, имматурных – 13%, виргинильных – 35%, генеративных – 33,8%.

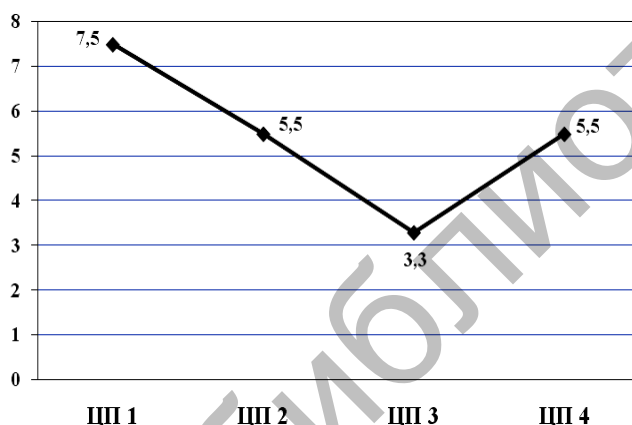
В третий год обнаружено всего 20 особей (2 балл оценки численности) на 6 м<sup>2</sup>. Средняя плотность составила 3,3 особи на 1 м<sup>2</sup>. Возрастной спектр – нормальный, одновершинный, левосторонний. Доля ювенильных особей – 10%, имматурных – 10%, виргинильных – 60%, генеративных – 20%.

В четвертый год исследования ЦП образована лишь 11 особями (2 балл оценки численности) на площади 2 м<sup>2</sup>. Средняя плотность – 5,5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Возрастной спектр – нормальный, одновершинный,

левосторонний. Доля ювенильных особей – 9%, имматурных – 18%, виргинильных – 46%, генеративных – 27%.



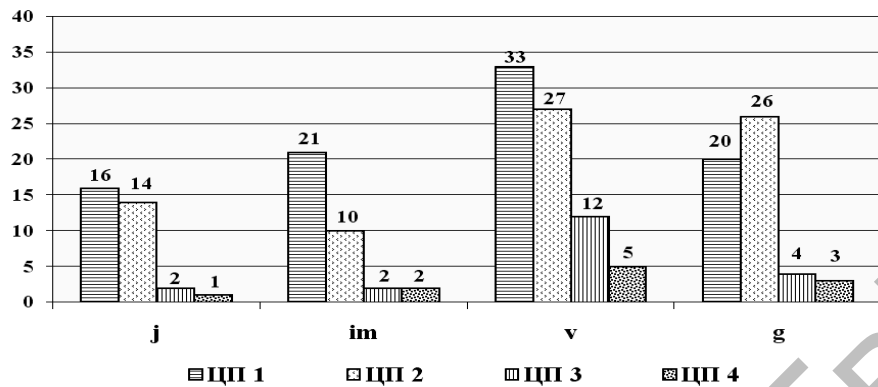
Р и с . 3 . Динамика площади ЦП *Calypso bulbosa*:  
по оси абсцисс – ЦП разных лет наблюдений;  
по оси ординат – площадь ЦП, м<sup>2</sup>



Р и с . 4 . Динамика плотности ЦП *Calypso bulbosa*:  
по оси абсцисс – ЦП разных лет наблюдений;  
по оси ординат – плотность, число особей на 1 м<sup>2</sup>

Существенных изменений в пространственной структуре ЦП в период наблюдения не произошло. Из-за малой подвижности особей распределение их по территории осталось диффузно-групповым. Но значительно уменьшилась её площадь (рис. 3), численность (рис. 5), изменялась плотность особей на единицу территории (рис. 4): 7,5 – 5,5 – 3,3 – 5,5. По-видимому, происходит исчезновение отдельных групп совокупностей особей в ЦП. При этом уменьшение размеров ЦП почти не изменило положение вида в сообществе, поскольку сохранились и поддерживаются его позиции в пределах конкретных групп.





Р и с . 5 . Возрастные спектры ЦП *Calypso bulbosa* в разные годы: по горизонтали указаны онтогенетические состояния, по вертикали – число особей

Данные изменения в структуре ценопопуляции, вероятно, связаны с антропогенным нарушением фитоценоза в виде выборочной рубки леса, что привело к изменению условий существования калипсо. В 2010 г. сомкнутость крон верхнего яруса уменьшилась с 0,5 до 0,4, а кустарникового яруса – увеличилась с 0,4 до 0,6. Поскольку *C. bulbosa* – типичный лесной таежный вид, она не требовательна к освещенности и богатству почвы азотом, способна к перенесению достаточно суровых зим. Солевой состав почвы так же не оказывает решающего воздействия на жизненность особей данного вида. Однако растение нуждается в значительном увлажнении, в некоторых случаях даже избыточном, иссушение оказывает на нее неблагоприятное воздействие [36]. По-видимому, для молодых особей калипсо нужна достаточная освещенность, которая оказывается нежелательной для зрелых особей.

Дальнейшее существование этой ЦП вызывает опасение, что подтверждается данными о биоморфологических особенностях вида. Они связаны со структурной организацией (жизненная форма – замещающий малолетник (двулетник); единственный корень и лист срединной формации в составе особи), биологией (зависимость развития от наличия гриба-симбионта, запаса питательных веществ в клубнелуковице исходного ПКК), в ритме развития (зимнезеленость, заложение вегетативно-генеративного побега и цветение в период максимальной влажности в сообществе). Эти особенности демонстрируют, с одной стороны, необычайно высокую зависимость калипсо от условий среды, с другой – почти совершенную специализацию к этим условиям на всех уровнях структурной организации и биологии вида. Вероятно, последнее обеспечивает виду отдельные признаки патиентности. Как замещающий малолетник при сравнительно простой структурной организации он способен в течение длительного времени в виде малочисленной самостоятельной группы

особей оставаться на занятой территории в вегетативном состоянии в ожидании стабилизации условий среды.

В 2011 г. изучено еще две ЦП *C. bulbosa*. Одна из них расположена близ деревень Ключи и Быстри в пойме р. Ветлуга в ельнике зеленомошнике кисличном с включением сосны обыкновенной – «Ключи-Быстри». Она образована 11 особями (2 балл оценки численности), занимает площадь – 7 м<sup>2</sup>. Средняя плотность 1,6 особей на 1 м<sup>2</sup>. Распределение особей по территории диффузно-групповое. Возрастной спектр нормальный, одновершинный, правосторонний, но с высокой долей молодых особей. Долевое участие ювенильных особей – 9%, имматурных – 18%, виргинильных – 27%, генеративных – 46%. Вторая ценопопуляция находится в окрестностях с. Пашино в долине р. Кама в ельнике зеленомошнике кисличном с включением пихты сибирской – «Пашино». ЦП образована 14 особями (2 балл оценки численности), площадь – 5 м<sup>2</sup>. Средняя плотность 2,8 особей на 1 м<sup>2</sup>. Распределение особей диффузно-групповое. Возрастной спектр нормальный, двувершинный, правосторонний. Доля ювенильных – 14%, имматурных – 7%, виргинильных – 29%, генеративных – 50%.

Для детализации анализа возрастной структуры ценопопуляций были определены их типы в пределах нормальных популяций (Работнов, 1950; Ценопопуляции..., 1976), выделяемые на основе индексов возрастности<sup>2</sup> (Уранов, 1975) и эффективности<sup>3</sup> (Животовской, 2001), а также – индекс восстановления<sup>4</sup> (Жукова, 1987). Полученные числовые данные представлены в таблице. Кроме того, по результатам 5-летнего мониторинга ценопопуляции «Сапожнята 2» построены графические модели индексов, по которым можно проследить динамику возрастной структуры данной ЦП.

---

<sup>2</sup> Индекс возрастности – средневзвешенное значение величин возрастности особей, где «весом» является доля растений *i*-го состояния.

<sup>3</sup> Индекс эффективности – средневзвешенное значение величин эффективности потребления энергии из среды растениями в *i*-м состоянии по отношению к таковой в зрелом генеративном состоянии.

<sup>4</sup> Индекс восстановления – число жизнеспособных потомков на каждую генеративную особь.

Таблица

Индексы возрастной структуры исследованных ценопопуляций *Calypso bulbosa*

Параметры	Сапожнята 2 2007 г. (ЦП 1)	Сапожнята 2 2008 г. (ЦП 2)	Сапожнята 2 2010 г. (ЦП 3)	Сапожнята 2 2011 г. (ЦП 4)	Сапожнята 1 2006 г.	Ключи-Быстри 2011 г.	Пашино 2011 г.
Число особей:							
• j	16	14	2	1	2	1	2
• im	21	10	2	2	3	2	1
• v	33	27	12	5	15	3	4
• g	20	26	4	3	19	5	7
Индекс возрастности ( $\Delta$ )	0,17	0,22	0,18	0,20	0,29	0,27	0,29
Индекс эффективности ( $\omega$ )	0,43	0,52	0,48	0,50	0,67	0,61	0,64
Индекс восстановления ( $I_v$ )	3,50	1,96	4,00	2,67	1,05	1,20	1,00
Графическая модель $\Delta$		Графическая модель $\omega$		Графическая модель $I_v$			

-112-

Судя по графикам, очевидно, что индексы возрастности и эффективности этой ЦП находятся в прямой зависимости друг от друга, и практически не менялись по годам. Индекс восстановления изменяется обратно по отношению к двум предыдущим.

По соотношению индексов возрастности и эффективности ЦП «Сапожнята 1», «Ключи-Быстри» и «Пашино» являются нормальными зреющими. ЦП «Сапожнята 2» в течение 5 лет наблюдений оставалась нормальной молодой, в большей или меньшей степени приближающейся к зреющей.

Эффективность самоподдержания ЦП определяли только по индексу восстановления, так как в возрастном спектре не выделяли онтогенетические состояния генеративного периода, и не было обнаружено постгенеративных особей. Индекс восстановления во всех четырех ценопопуляциях оказался низким, поскольку на смену одной материнской особи образуется лишь одна дочерняя, а показатель семенного возобновления у этого вида невелик. Возможно, именно это объясняет принадлежность данных ценопопуляций, в которых доля генеративной фракции не превышает остальную часть спектра, к зреющему или близкому к нему типу.

**Заключение.** Жизненная форма *C. bulbosa* – замещающий зимнезелёный малолетник с симподиальной розеточной моделью побегообразования.

ПКК калипсо образован двумя типами побегов: 1) вегетативный укороченный и утолщенный двулетний побег n-го порядка (клубнелуковица) из трех метамеров с чешуевидными листьями, одного с листом срединной формации, обеспечивающим растению закрепление, возобновление, запас питательных веществ, почвенное и воздушное питание; 2) вегетативно-генеративный удлинённый однолетний боковой побег с функцией семенного воспроизведения.

В развитии ПКК *C. bulbosa* наблюдается специализация в виде а) переноса цветения на второй год; б) минимизации структурной организации: при сохранении всех структурно-функциональных зон типичного монокарпического побега трав каждая из них представлена одним метамером; в) дифференцированного параллельного накопления и использования питательных веществ в ходе сезонного развития. Эти особенности структуры и развития ПКК *C. bulbosa* при сохранении тропического ритма в виде зимнезелёности адаптивны к условиям сезонного климата, и обеспечивают высокую автономность особи.

Именно поэтому в условиях южной тайги в северной части ареала, как, по-видимому, и в других регионах, ЦП *C. bulbosa* отличаются невысокой численностью и плотностью. В возрастной структуре в большинстве случаев среди прегенеративных особей доминируют взрослые вегетативные (v). Возможно, это объясняется

низкой семенной продуктивностью растения, способностью к перерыву цветения в ходе онтогенеза, особым способом образования потомства – воспроизведением без размножения и существованием в виде замещающего малолетника, преобладанием вегетативного самоподдержания ЦП. Пространственная структура ЦП этого вида отличается стабильностью в виде диффузно-группового распределения особей по территории с одновременной уязвимостью при изменении условий среды. Последнее подтверждает необходимость поддержания условий биоценоза и контроля состояния ЦП для сохранения этого редкого во многих регионах вида.

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук, доценту кафедры биологии ВятГГУ О.Н. Пересторониной и аспирантке кафедры биологии ВятГГУ О.П. Дегтеревой за помощь в сборе и обработке полевых материалов.

### Список литературы

1. Андреевская Е.А. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich и *Calypso bulbosa* (L.) Oakes в Восточном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 21 с.
2. Баталов А.Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.
3. Блинова И.В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.
4. Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2010. 44 с.
5. Блинова И.В., Куликов П.В. Характеристика стадий онтогенеза *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 6. С. 904–916.
6. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1425.
7. Быченко Т.М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.
8. Быченко Т.М. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 6. С. 48–58.
9. Валуйских О.Е., Савиных Н.П. Побегообразование и модульная организация *Gymnadenia conopsea* на северной границе ареала //

Современные подходы к описанию структуры растения: коллективная монография по материалам Всерос. науч. семинара по теоретической морфологии растений. Киров, 2008. С. 139–144.

10. *Виноградова Т.Н.* Проблема выделения возрастных состояний у орхидных на примере калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 1. С. 47–55.
11. *Виноградова Т.Н.* Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.
12. *Денисова Л.В., Никитина С.В., Загульнова Л.Б.* Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М., 1986. 35 с.
13. *Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
14. *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.
15. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский, Н.С. Корытин. Екатеринбург, 2001. 288 с.
16. Красная книга РСФСР (растения) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. М., 1988. 476 с.
17. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 279 с.
18. *Куликов П.В.* Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.
19. *Куликов П.В.* Биологические особенности, воспроизведение и динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 5. С. 61–67.
20. *Мусина Л.С.* Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
21. *Невский С.А.* Порядок 9. Microspermae // Флора СССР. Т. 4. Л., 1935. С. 604–607.
22. *Нештаев Ю.Н.* Методы анализа геоботанических материалов: учеб. пособие. Л., 1987. 192 с.
23. *Пересторонина О.Н., Чупракова Е.И.* Исследование ценопопуляции *Calypso bulbosa* (L.) Oakes в Кировской области // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты: сб. материалов Всерос. науч. школы. Киров, 2006. С. 33–34.
24. *Пересторонина О.Н., Чупракова Е.И.* Морфометрическая характеристика возрастных групп *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и

- состояние ее ценопопуляций в Кировской области // Труды VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых: в 2 т. М., 2009. Т. 2.
25. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Л., 1950. Сер. 3. Геоботаника. С. 7–204.
  26. Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324с.
  27. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. Моск. гос. пед. ун-та им. В.П. Потемкина. М., 1959. Т. 6, вып. 5. С. 3–39.
  28. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
  29. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.
  30. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 206 с.
  31. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996.
  32. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 429 с.
  33. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
  34. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 215 с.
  35. Чупракова Е.И., Пересторонина О.Н. Популяционные исследования орхидных в Кировской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всерос. науч. конф.. Йошкар-Ола; Пушино, 2008. С. 383–384.
  36. Чупракова Е.И., Савиных Н.П. Таксономия, география, экология и Биоморфология *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (сем. *Orchidaceae*) // Биологические типы Христана Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров, 2010. С. 276–283.
  37. Чупракова Е.И. Состояние ценопопуляций орхидных разных жизненных форм в Кировской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 281–284.
  38. Чупракова Е.И. Мониторинговое исследование ценопопуляции *Calypso bulbosa* в Кировской области // Современные подходы к описанию структуры растения: коллективная монография по

- материалам Всерос. науч. семинара по теоретической морфологии растений. Киров, 2008а. С. 272–275.
39. Чупракова Е.И. Популяционные исследования *Calypso bulbosa* (L.) Oakes в Кировской области // Материалы докладов I Всерос. молодеж. науч. конф. «Молодежь и наука на Севере» (в 3-х т.). Т. 3. XV Всерос. молодеж. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2008б. С. 322–323.
40. Чупракова Е.И. О результатах мониторинга ценопопуляции *Calypso bulbosa* (L.) Oakes в Кировской области // Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации: сб. материалов VIII Всерос. науч.-практ. конференции с международным участием в 2 ч. Ч. 1. Киров, 2010. С. 57–61.
41. Чупракова Е.И. Сезонное развитие и новые подходы к описанию онтогенеза *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (сем. *Orchidaceae*) // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова: в 2 т. Т. 1. Кострома, 2011. С. 242–245.
42. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 285 с.
43. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
44. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1.

**BIOMORPHOLOGY AND FEATURES OF CENOPOPULATIONS  
OF CALYPSO BULBOSA (ORCHIDACEAE)  
IN THE SUBZONE OF THE SOUTHERN TAIGA**

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

Vyatka State University of Humanities, Kirov

The structure of a shoot-root complex (SRC) of *Calypso bulbosa* includes 2 types of specialized shoots which form the universal module of the given plant, 4 types of elementary modules. Structural-functional zones of the SRC, forthputting and seasonal development of a plant are described. Features of age and spatial structure, size and density of species cenopopulations at the northern boundaries of the area are defined.

**Keywords:** *biomorphology, structural organization, structural-functional zone, forthputting model, seasonal development, cenopopulation, shoot-root complex, Calypso bulbosa.*



*Об авторах:*

ЧУПРАКОВА Екатерина Ивановна—аспирант кафедры биологии, ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», 610007, Киров, ул. Ленина, д. 198, e-mail: chupr17@mail.ru

САВИНЫХ Наталья Павловна—доктор биологических наук, профессор, завкдующая кафедрой биологии, ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», 610007, Киров, ул. Ленина, д. 198, e-mail: botany@vshu.kirov.ru