

УДК 582.594(234.83)

БИОМОРФОЛОГИЯ И ОНТОГЕНЕЗ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) В КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НА ИЗВЕСТНЯКАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2013 г. Л. В. Тетерюк*, О. Е. Валуйских*, Н. П. Савиных**

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

e-mail: teteryuk@ib.komisc.ru; valuyskikh@ib.komisc.ru

** Вятский государственный гуманитарный университет

610007 Киров, ул. Ленина, 198

e-mail: botany@vshu.kirov.ru

Поступила в редакцию 21.10.2011 г.

Жизненная форма *G. conopsea* (вегетативный малолетник с ежегодным возобновлением) позволяет сочетать максимально длительный полный онтогенез генеты и ее поликарпичность с непродолжительной жизнью и монокарпичностью отдельных дочерних рамет. В результате ежегодных изменений структурной организации дочерних особей растения способны адаптироваться к меняющимся условиям среды и удерживать занятую территорию. Для отражения организменных механизмов устойчивого развития особей *G. conopsea* в краевых популяциях использована концепция поливариантности развития растений.

Ключевые слова: *Gymnadenia conopsea*, Orchidaceae, морфология, онтогенез, поливариантность развития, известняки, граница ареала.

DOI: 10.7868/S0367059713030141

Вопросы устойчивого существования сосудистых растений на границе ареала разработаны недостаточно. Известно, что на пределе распространения виды обладают меньшим адаптивным потенциалом из-за снижения генетического разнообразия, представлены небольшими по численности популяциями, в которых ярко выражены демографические колебания и флуктуации численности (Грант, 1984). В поддержании гомеостаза краевых популяций имеют значение биохимические адаптации и особенности морфологии (Серебряков, 1962; Рыфф, 2001; Алексеева-Попова и др., 2008; и др.). У многих травянистых растений в краевых популяциях расширяются возможности онтоморфогенеза и диапазон поливариантности развития, уменьшается число структурных единиц в побеговой системе, изменяются продолжительность онтогенеза и способы самоподдержания ценопопуляций (Носова, 1984; Дымова, Тетерюк, 2000; Пичугина, Савиных, 2006; Василевская, 2006). Для представителей сем. Orchidaceae, одного из наиболее уязвимых таксонов цветковых растений, возможности адаптации к экстремальным условиям произрастания ограничены. Это обусловлено относительной консер-

вативностью их структурно-морфологической организации: неизменностью типа побеговой системы некоторых видов в онтогенезе, стабильным пространственным ростом побегов, сохранением основных признаков биоморф в различных климатических и экологических условиях, строгой пространственно-временной детерминированностью заложения и роста придаточных корней (Татаренко, 2007, 2008; Блинова, 1995, 2009).

Объект наших исследований — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., или кокушник комарниковый. На Европейском Северо-Востоке России, вблизи северной границы распространения, вид тяготеет к обнажениям известняков в поймах рек. Широкий диапазон экологических условий в таких урочищах на 63°–65° с.ш. обусловлен географическими особенностями поступления прямой солнечной радиации (Щербаков, 1970): 1) на крутых склонах северной экспозиции ее показатели минимальны для северного полушария; 2) условия инсоляции разно ориентированных склонов значительно различаются (по отношению к горизонтальной поверхности крутые склоны южной экспозиции должны получать за год на 44% больше тепла, а северные — на 40% меньше). Здесь также

снимается действие одного из важных лимитирующих факторов в таежной зоне — высокая кислотность почв, поскольку на известняках формируются дерново-карбонатные почвы с нейтральной и слабощелочной реакцией верхних горизонтов, высоким содержанием гумуса (Атлас почв Республики Коми, 2010). Широкий диапазон условий позволяет выстроить экотопы по ведущему градиенту факторов (перераспределение тепла и влаги на известняковых склонах) и проследить адаптивные реакции видов.

Цель настоящей работы — выявить морфологические и онтогенетические приспособления *G. conopsea*, обеспечивающие устойчивое существование краевых популяций вида на известняках Европейского Северо-Востока России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2002–2007 гг. на территории Республики Коми (РК) на Среднем и Южном Тимане, на выходах известняков карбона по рекам Сойва, Белая Кедва и Печорская Пижма. Район исследований относится к полосе северо- и среднетаежных лесов Кольско-Печорской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойнолесной) области (Растительность..., 1980). В растительном покрове преобладают еловые леса (на дренированных участках водоразделов — зеленомошные, на заболоченных междуречьях — долгомошные и сфагновые), на Южном Тимане — с примесью *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Roi. На выходах известняков в поймах рек развиты травяные ельники, лиственничники, на осыпных склонах произрастают растения реликтового скального флористического комплекса (Юдин, 1963; Биологическое ..., 2006).

Климат в районе исследований умеренно континентальный, с продолжительной зимой и коротким летом. Среднегодовая температура воздуха 1.2–2.2°C (январь –17°...–19°, июль +13°...+16°). Снежный покров держится 190–200 дней. Сумма температур выше 0°C — 1450–1600; выше +5°C — 1350–1550, выше +10°C — 1150–1200. Продолжительность безморозного периода — 75–95 дней, число дней с температурой воздуха выше 0°C — 165–180; продолжительность вегетационного периода (выше +5°C) — 120–133 дня, периода активного роста (с температурой выше +10°C) — 75–89 дней. Сумма осадков за год — 600–750 мм, из них теплого периода — 315–390 мм (Лесорастительное..., 1999). На выходах известняков в пределах 63° с.ш. различия в теплообеспеченности склонов южной и северной экспозиции (в период 20.05–20.09.2004 г.) достигали 292° для среднесуточных температур выше 0°C, 310–320° — выше 5°C, активных температур выше 10°C — 350–370°; длительность безморозного периода отличалась более чем на

36 дней. Почвы на склонах дерново-карбонатные, маломощные, щебнистые, слабощелочные (рН 6.5–8), с хорошо развитым гумусовым горизонтом (Виноградова, 2007).

Модельные ценопопуляции *G. conopsea* располагались в редколесных или травяно-кустарничковых сообществах на конусах осыпных склонов северо-восточной, северной, северо-западной экспозиции (далее — северные склоны) и юго-восточной, южной и юго-западной экспозиции (южные склоны), а также на пойменных участках травяно-мелкозлаковых лугов в долинах рек. При проведении исследований применяли подходы и методы сравнительно-морфологического анализа и популяционной биологии растений (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988). При выделении онтогенетических состояний использовали концепцию дискретного описания онтогенеза с учетом особенностей индивидуального развития представителей сем. Orchidaceae (Виноградова, 1999; Татаренко, 1996; Orchids..., 2008). При изучении морфогенеза побега у особей *G. conopsea*, зафиксированных в 70%-ном этаноле, учитывали признаки материнского побега, фазу его развития, тип почки возобновления (наличие генеративной сферы, число листовых зачатков), число придаточных корней и несросшихся (свободных) корневых окончаний тубероида материнского (исходного) и дочернего организмов, наличие остатков побегов прошлых лет. Данные о ходе онтогенеза были дополнены наблюдениями (2005–2007 гг.) за маркированными особями на стационарных площадках в районе выхода известняков по р. Сойва (Троицко-Печорский р-н РК). Изучение протокормов проводили в разных экотопах на пробных площадках размером 50 × 50 см (в 3 повторностях).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Побегообразование. *G. conopsea* — травянистое летнезеленое поликарпическое растение, представленное полурозеточным монокарпическим побегом с придаточными корнями и стеблекорневым тубероидом в базальной части. Эта особая структура у орхидных названа побегово-корневым комплексом — далее П-КК (термин Татаренко, 2007). Ежегодное возобновление особи обеспечивается замещением материнского П-КК дочерним.

В соответствии с подходами W. Troll (1964) и по аналогии с зональностью монокарпических побегов многолетних трав сезонного климата (Борисова, Попова, 1990) в строении П-КК *G. conopsea* мы выделили структурно-функциональные зоны (рис. 1). Установлено, что расположение и последовательность метамеров П-КК обычно строго фиксированы, а их число варьирует в зависимости от онтогенетического состояния особи и

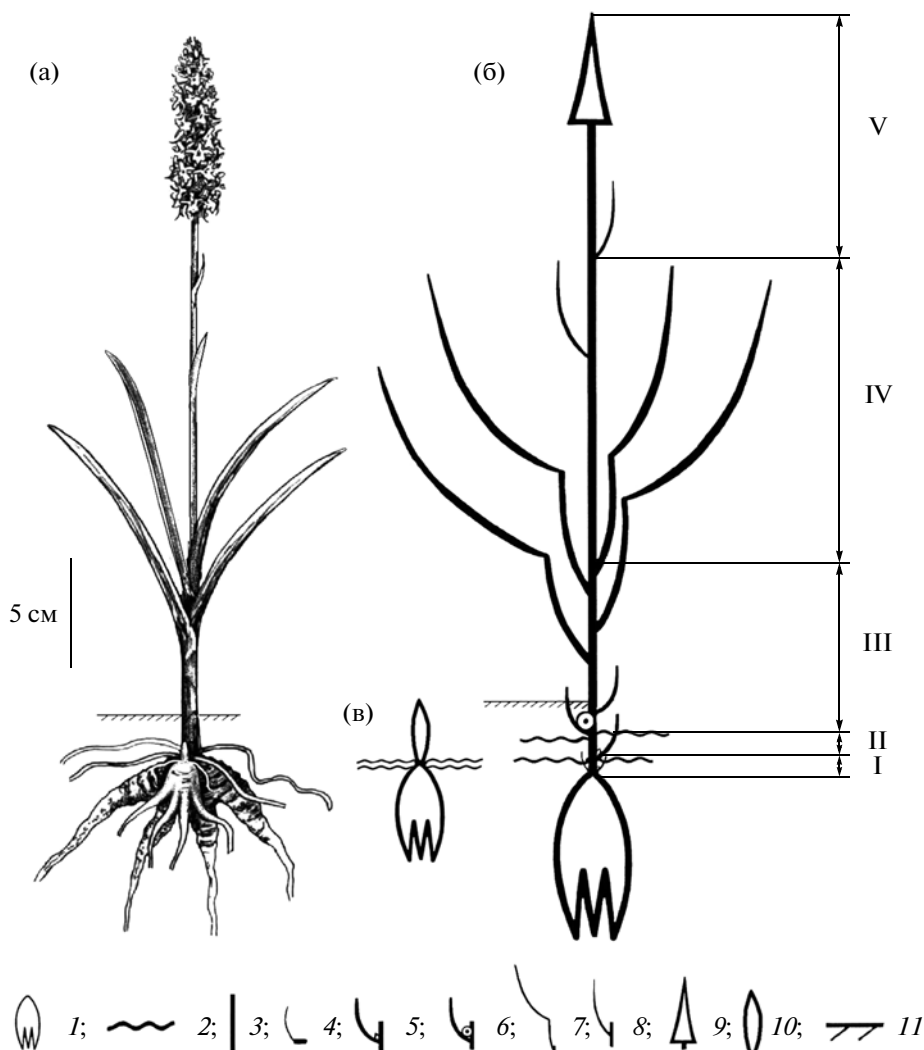


Рис. 1. Схематическое изображение П-КК *G. conopsea*:

а – внешний вид растения; б – схема П-КК, в – схема зачаточного П-КК; I – нижняя зона торможения; II – зона возобновления; III – средняя зона торможения; IV – верхняя зона торможения; V – соцветие; 1 – стеблекорневой тубероид; 2 – придаточный корень; 3 – однолетняя часть побега; 4 – низовой чешуевидный лист; 5 – низовой влагалищный лист с почкой спящей; 6 – низовой влагалищный лист с зачаточным П-КК; 7 – лист срединной формации; 8 – лист верховой формации; 9 – соцветие; 10 – почка возобновления; 11 – уровень почвы.

условий произрастания. В зоне возобновления, состоящей из одного (редко двух) метамера, содержится не обычная почка возобновления, а зачаточный П-КК (термин Валуйских, Савиных, 2008). Он образован осью со сформированным тубероидом, придаточными корнями и почкой. В ее состав входят элементы двух будущих зачаточных П-КК разного возраста и порядка ветвления: дочерняя почка с 4–5(6) листовыми зачатками и тубероидом в виде бугорка до 2 мм в диаметре; внучатая почка емкостью 1–2 метамера. Такую структуру можно наблюдать лишь в течение нескольких недель в конце вегетационного периода, и именно она определяет жизненную форму растения – замещающий малолетник вегетативного происхождения.

Наблюдения показали, что морфогенез П-КК длится четыре года: в первый год закладывается внучатая почка, во второй из нее развивается дочерняя с зачатком тубероида, в третий год процесс формирования зачаточного П-КК происходит наиболее интенсивно. К концу лета зачаточный П-КК настолько автономен, что практически не зависит от материнского: в его составе есть запас питательных веществ, полностью заложен побег, есть собственные органы для минерального питания. Эта диаспора способна самостоятельно обеспечить возобновление особи. На следующий год она переходит к внепочечному развитию, последовательно проходит фазы вегетации, бутонизации, цветения, плодоношения и отмирания. Длительность морфогенеза П-КК *G. conopsea* стабильна.

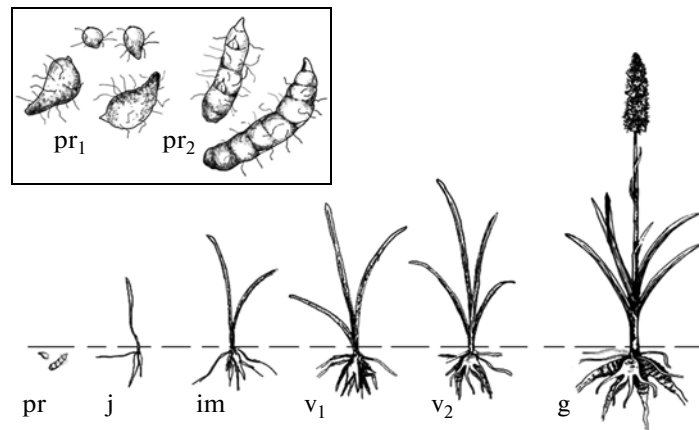


Рис. 2. Онтогенез *G. conopsea*: пр – протокормы ($pr_1 + pr_2$), j – ювенильное, im – имматурное, v_1 – “молодое” вегетативное, v_2 – “взрослое” вегетативное, g – генеративное.

Таким образом, особь *G. conopsea* в конце вегетационного сезона представляет собой сложную многоуровневую систему, состоящую из нескольких физиологически связанных, развивающихся последовательно и сменяющих друг друга П-КК на разных этапах их развития. При этом материнский организм путем изменения структурной организации зачаточных П-КК обеспечивает развитие всех единиц в ряду поколений, дает возможность особи приспособиться к меняющимся условиям среды и удерживать занятую территорию.

Онтогенез. Одной из задач нашей работы была унификация диагностических признаков при описании онтогенеза *G. conopsea*, поскольку использование различных показателей ограничивает возможность сравнения данных, полученных в разных частях ареала (Кокушник..., 1993; Татаренко, 1996; Блинова, 1998; Виноградова, 1999; Баталов, 2000; и др.), а использование характеристик подземной сферы приводит к нарушению целостности природных популяций этого вида. В качестве основного показателя нами принято число листьев срединной формации. К вспомогательным признакам отнесены число жилок и размеры листа.

Среди **протокормов** выделены две морфологически различные группы (рис. 2). Первая (pr_1) включает экземпляры округлой (до 2–3 мм в диаметре) формы, молочного цвета, с тонкими волосками, зернистой поверхностью и апикальной почкой из нескольких листовых примордиев. Из апикальной почки в течение 1–2 вегетационных периодов при моноподиальном нарастании формируется первичный ассимилирующий побег, и растение переходит в ювенильное онтогенетическое состояние. Вытянутые протокормы (до 1.5 см) из 4–5(8) метамеров с утолщенными осевыми частями и расположенными двурядно чешуевидными листьями, с верхушечной почкой отнесены к

группе pr_2 . Моноподиальный рост их оси, по-видимому, может длиться несколько лет, пока организм не станет готовым к успешной ассимилирующей функции.

К **ювенильным** (j) отнесены растения с единственным листом срединной формации длиной 2.7–13.5 см и шириной 0.1–0.6 см. Подземная сфера ювенильных особей разнообразна и может быть представлена протокормом, протокормом и первым утолщенным придаточным корнем, одним (двумя) придаточным корнем и стеблекорневым тубероидом с несколькими шнуровидными окончаниями (лопастями). Выделение в этой группе надземных проростков (Блинова, 2007), а также подземных и надземных ювенильных растений (Виноградова, 1999) оправдано с морфологической точки зрения, но значительно затрудняет проведение прикладных исследований.

Основным диагностическим признаком при отнесении особи к **имматурной** онтогенетической группе является наличие двух листьев срединной формации длиной 4.5–16 см и шириной 0.2–0.9 см. Стеблекорневой тубероид таких растений преимущественно 2–3(4)-лопастной, придаточных корней у них 2–4 шт. (редко 1).

Основным критерием выделения **виргинильно-го** онтогенетического состояния мы считаем готовность особей к цветению на следующий год, что проявляется у растения с 3–5 (6) ассимилирующими листьями. К **“молодым” вегетативным** (v_1) нами отнесены растения с 3 ассимилирующими листьями, 2–6-лопастным тубероидом и 3–6 придаточными корнями. Длина листа – 5.5–15.5 см, ширина листа – 0.3–1.2 см, жилок – 5–9 (11). **“Взрослые” вегетативные** (v_2) – особи с 4–5 (6) листьями, с 3–9-лопастным тубероидом, 4–8 придаточными корнями. Длина листа – 6.3–16.5 см, ширина листа – 0.4–1.3 см, жилок – 5–10. Выделение этих двух подгрупп в виргинильном состоянии

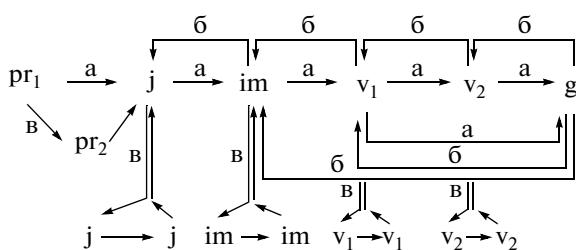


Рис. 3. Схема путей онтогенеза *G. conopsea* на северной границе ареала:

а – нормальное развитие; б – реверсии в более ранние состояния; в – замедленное развитие. Отмирание особей происходит на всех этапах онтогенеза.

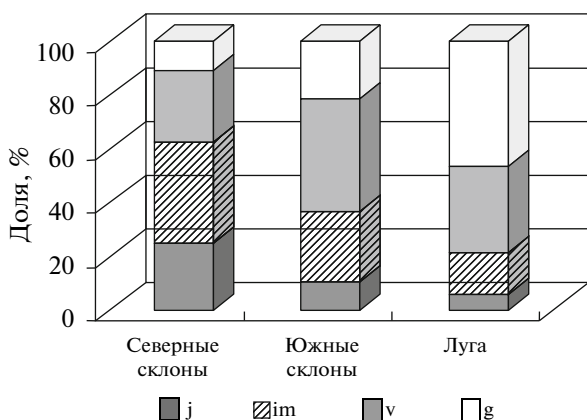


Рис. 4. Соотношение особей разного онтогенетического возраста в ценопопуляциях *G. conopsea* (по данным для 36 ценопопуляций за 2002–2007 гг.).

связано с морфологическими адаптациями вида к широкому спектру экологических условий в районе исследований.

У *генеративных* особей побег достигает в высоту 13.5–51.5 см, несет 3–6 листьев срединной формации, в почве 3–10 придаточных корней. Соцветие длиной 2.5–17.3 см и в среднем с 24 цветками. Стеблекорневой тубероид имеет от 3 до 10(12) лопастей. Диагностировать наличие постгенеративного периода у особей данного вида и перерывы в цветении можно лишь по наличию остатков цветоноса у прошлогоднего П-КК, а проследить длительность полного онтогенеза – только методом маркированных особей при длительных стационарных исследованиях.

Высокую изменчивость структурной организации особей *G. conopsea* и их развития мы рассмотрели с позиций концепции поливариантности развития Л. А. Жуковой (1995, 2008). Известно, что множественность путей развития является одним из основных способов адаптации растений к условиям произрастания (Воронцова, Заугольнова, 1978; Василевская, 2006; Османова, 2009).

В связи с неподвижностью растений ведущим в адаптации видов к меняющимся условиям среды является проявление **размерной** поливариантности в понимании Л.А. Жуковой (1995) или пластичности признаков в понимании Ю.А. Злобина (2009)¹. Помимо уменьшения линейных размеров, у растений *G. conopsea* на склонах северной экспозиции было выявлено изменение числа структурных элементов П-КК – уменьшение емкости почки возобновления, придаточных корней и шнуровидных окончаний тубероида (см. таблицу). Основные изменения затрагивают среднюю, верхнюю зоны торможения и зону главного соцветия, что проявляется во внепочечной фазе развития побега в виде уменьшения числа листьев срединной и верховой формаций и цветков.

К **морфологической** поливариантности развития отнесено развитие двух зачаточных П-КК в базальной части исходного. В этом случае происходит перераспределение функций дочерних П-КК: один из них служит для замещения материнской особи, а другой – для вегетативного размножения. Это можно рассматривать и как проявление другого типа поливариантности – **размножения и воспроизведения**. Для *G. conopsea* характерно семенное размножение, вегетативное образование потомков встречается крайне редко и не играет существенной роли в самоподдержании ценопопуляций. Переход к дополнительному воспроизведению у кокушника может быть связан с условиями особо благоприятного питания (Кокушник..., 1993) или экстремальными условиями существования (Блинова, 1995; Быченко, 2006). В условиях РК вегетативное размножение *G. conopsea* обнаружено только у отдельных взрослых вегетативных и генеративных растений с наиболее теплых известняковых склонов южной экспозиции.

На северной границе ареала особям *G. conopsea* свойственна разная **скорость индивидуального развития** в виде нормального развития, реверсий в более ранние состояния и временного (вторичного) покоя (рис. 3). На лугах наблюдается *нормальное развитие* особей *G. conopsea*, соответствующее развитию в центральной части ареала. Переходы растений из одного онтогенетического состояния в другое осуществляются последовательно, преимущественно без задержек, генеративный период начинается на 6–7-й год развития (Кокушник..., 1993).

Замедленное развитие особей *G. conopsea* проявляется в виде задержки растений в тех или иных онтогенетических состояниях. Например, группу

¹ Иногда при характеристике габитуса растений используется понятие “жизненность особей”. Однако при оценке данного критерия применяется показатель мощности развития подземных частей растений, что нам представляется нецелесообразным при работе с охраняемыми видами.

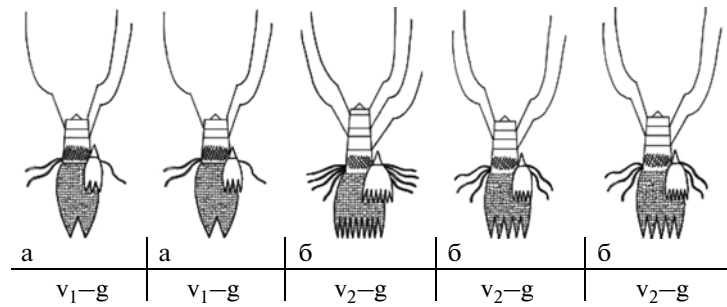


Рис. 5. Изменение числа структурных элементов надземной и подземной частей особей *G. conopsea* при переходе особи к цветению:
 а – ускоренное развитие; б – нормальное и замедленное развитие.

протокормов rg_2 можно рассматривать как вариант замедленного развития протокормов группы rg_1 при ухудшении условий произрастания. Эта тенденция прослеживается по изменению их соотношения в гемипопуляциях: на лугах rg_1 ; rg_2 составляло 4.4 : 1, на южных склонах – 2.7 : 1, на северных – 2.2 : 1.

В прегенеративный период замедление темпов развития диагностируется сохранением признаков материнского П-КК. У ювенильных растений *G. conopsea* на протяжении нескольких лет может развиваться только один ассимилирующий лист, у виргинильных особей в почке возобновления не закладывается соцветие. Задержки в прегенеративном периоде могут быть длительными. На тенденцию к замедлению развития указывает изменение соотношения особей разного биологического возраста при ухудшении условий произрастания (рис. 4).

Крайним выражением задержки развития в онтогенезе кокушника является *временный (вторичный) покой*. При этом весной из почки возобновления надземная часть не развивается, особь находится в виде зачаточного П-КК в течение всего вегетационного периода. За счет удлинения срока жизни зачаточного П-КК увеличивается фаза его внутрипочечного развития, а внепочечное развитие наступает через n -е количество лет. Некоторые особи отмирают, не переходя вновь к наземной жизни.

При значительных нарушениях баланса с внешней средой возможно *ускоренное развитие* особи. На склонах северной экспозиции выявлены индивиды, цветущие при недоразвитии подземной сферы (рис. 5а). По мнению Л.Б. Заугольной с соавт. (1989), такое явление приводит к “снижению устойчивости организма и вызывает резкое увеличение риска отмирания под воздействием неблагоприятных внешних условий”.

Одна из особенностей жизненной формы *G. conopsea* – ежегодное отмирание материнских структур с заменой их дочерними, которые спо-

собны к изменениям структурной организации под воздействием неблагоприятных условий в период своего формирования. В природных популяциях сложно проследить признаки отмершей материнской особи и определить этап развития раметы. Упрощение структуры дочернего П-КК (уменьшение числа листьев и корневых окончаний тубероида) мы предлагаем рассматривать как реверсии. Такое “снижение” онтогенетического возраста дочерних рамет было прослежено на маркированных растениях и при сравнении структур материнского и зачаточного П-КК. В прегенеративном периоде эти преобразования обычно приводят к возврату особи в предшествующее онтогенетическое состояние, т.е. к неглубокому “омоложению”. У генеративных особей выявлена способность к более глубоким реверсиям (рис. 6). Лишь около 20% растений продолжают цвести, остальные переходят в группу так называемых “временно нецветущих особей”. На лугах и южных склонах при переходе наблюдается снижение онтогенетического возраста особей до v_1 и v_2 , на склонах северной экспозиции – преимущественно до im и v_1 (рис. 5б). Подобные варианты развития особей являются значимым приспособ-

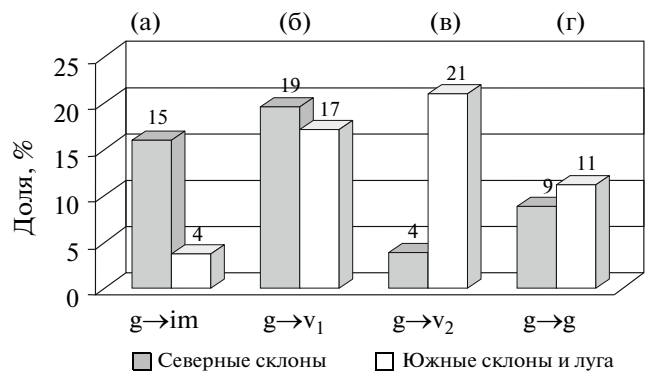


Рис. 6. Соотношение разных вариантов развития генеративных особей после цветения:
 а, б, в – реверсии; г – нормальное развитие.

Морфометрические характеристики особей *G. sororsea* разных онтогенетических состояний

Параметр	Онтогенетическое состояние											
	j			im			v			g		
	С	Ю	Л	С	Ю	Л	С	Ю	Л	С	Ю	Л
Число листьев срединной формации, шт.	1.0 ± 0	1.0 ± 0	1.0 ± 0	2.0 ± 0	2.0 ± 0	2.0 ± 0	3.1 ± 0.08	3.9 ± 0.09	4.2 ± 0.08	2.7 ± 0.08	3.9 ± 0.1	4.1 ± 0.9
	1-1	1-1	1-1	2-2	2-2	2-2	3-5	3-6	3-6	2-4	3-6	3-6
	—	—	—	—	—	—	15.8	15.3	14.7	15.7	15.8	14.7
Длина листа, см	4.9 ± 0.28	7.48 ± 0.32	7.2 ± 0.34	10.9 ± 0.68	11.3 ± 0.26	10.5 ± 0.62	13.4 ± 0.72	13.4 ± 0.29	13.5 ± 0.54	9.9 ± 0.28	12.4 ± 0.35	11.6 ± 0.21
	2.7-13.0	4.5-13.5	4.5-11.2	4.5-14.3	5.5-16.0	7.0-15.2	5.5-17.0	5.7-18.5	7.5-18.7	4.7-14.5	7.3-19.0	4.5-19.0
	37.9	33.4	21.8	25.1	22.3	24.6	22.6	19.4	22.5	17.8	19.8	17.9
Ширина листа, см	0.35 ± 0.04	0.40 ± 0.06	0.48 ± 0.04	0.53 ± 0.03	0.60 ± 0.03	0.73 ± 0.06	0.63 ± 0.02	0.78 ± 0.04	0.85 ± 0.02	0.67 ± 0.01	0.89 ± 0.02	1.05 ± 0.02
	0.1-0.6	0.2-0.6	0.4-0.6	0.2-0.8	0.3-0.9	0.4-0.9	0.3-0.9	0.5-1.2	0.5-1.3	0.3-1.1	0.5-1.4	0.6-1.8
	39.5	30.1	22.7	34.3	35.9	24.3	30.7	30.5	34.4	24.3	26.1	23.5
Число жилок, шт.	2.3 ± 0.10	2.7 ± 0.14	3.0 ± 0	3.8 ± 0.14	4.4 ± 0.13	4.8 ± 0.13	6.6 ± 0.15	8.2 ± 0.22	9.3 ± 0.23	7.2 ± 0.22	8.7 ± 0.24	8.7 ± 0.31
	1-3	1-3	3	3-7	3-6	4-7	5-9	5-11	6-13	5-13	5-15	5-15
	39.3	23.3	—	28.2	25.2	23.7	19.7	22.5	21.5	29.3	27.0	23.8
Число придаточных корней, шт.	1.3 ± 0.04	1.1 ± 0.10	1.1 ± 0.08	2.2 ± 0.08	2.7 ± 0.15	2.6 ± 0.13	3.8 ± 0.07	4.4 ± 0.15	4.7 ± 0.22	4.5 ± 0.14	6.9 ± 0.22	8.1 ± 0.34
	1-2	1-2	1-2	1-4	2-4	2-4	2-6	3-7	4-8	3-6	4-9	5-10
	20.4	24.8	23.7	33.7	36.8	33.7	22.7	17.6	19.5	15.2	23.8	21.3
Число корневых окончаний тубероида, шт.	1.1 ± 0.07	1 ± 0	1 ± 0	2.4 ± 0.15	2.6 ± 0.25	2.3 ± 0.15	3.7 ± 0.2	4.9 ± 0.25	4.38 ± 0.82	4.1 ± 0.15	6.5 ± 0.91	7.3 ± 0.64
	1-2	1	1	1-4	1-4	2-3	2-6	4-6	3-9	3-6	4-10	5-11
	32.1	—	—	33.4	36.2	19.8	27.1	17.8	22.7	24.8	24.3	25.7
Высота побега, см	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24.3 ± 0.38	30.6 ± 0.55	33.1 ± 0.44
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13-33.5	19-47.5	24-52
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15.8	17.8	15.2
Длина соцветия, см	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.7 ± 0.15	8.6 ± 0.24	8.9 ± 0.20
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.5-10.5	3.7-15.5	5-17.3
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24.3	26.4	23.7
Число цветков в соцветии, шт.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16.5 ± 0.57	27.5 ± 0.78	28.5 ± 0.81
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5-34	12-53	15-61
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27.4	26.9	25.3

Примечание. Онтогенетические группы: j – ювенильные, im – иммагурные, v – виргинильные, g – генеративные. Приведены среднее значение признаков ± стандартная ошибка, минимальное и максимальное значение, коэффициент вариации (%). Буквами обозначены экотопы: С – северные склоны, Ю – южные склоны, Л – луга.

лением *G. conopsea* к неблагоприятным внешним условиям и обеспечивают более экономный, хотя и более длительный, способ восстановления репродуктивной функции. Способность особей *G. conopsea* к реверсиям под воздействием неблагоприятных условий, похоже, является также “альтернативой” их отмирания и способствует сохранению численности особей в популяциях.

Одной из адаптивных тактик выживания орхидных на северном пределе распространения является синхронизация ритма сезонного развития с пиком вегетационного периода (Блинова, 2009). При одинаковой продолжительности фенофаз нами выявлены различия в сроках их наступления у *G. conopsea* в градиенте теплообеспеченности (**ритмологическая поливариантность**). По сравнению с относительно прохладными условиями на северных склонах на лугах растения начинают вегетировать на 1–1.5 недели раньше. Сроки цветения и плодоношения особей также сдвинуты: когда в первой половине июля на лугах наблюдается фаза массового цветения, на северных склонах особи только вступают в фазу цветения.

Проявления поливариантности в развитии особей *G. conopsea* в районе исследований мы связываем с широким спектром экологических условий на известняках. По уменьшению степени благоприятности условий для роста и развития особей местообитания *G. conopsea* можно выстроить в последовательный ряд: луга – южные склоны – северные склоны. Наиболее близок к нормальному развитию онтогенез *G. conopsea* на лугах. Здесь в генеративное состояние переходят в основном особи группы v_2 . Большинство растений v_1 не имеют зачатка соцветия в почке возобновления зачаточного П-КК. На склонах северной экспозиции, в условиях недостаточной теплообеспеченности, в фазу цветения переходят в основном особи группы v_1 . Такой переход к семенной репродукции при минимальной площади листовой поверхности в неблагоприятных условиях мы оцениваем как приспособление растений к более “экономичному” прохождению онтогенеза и важной адаптивной стратегией в сохранении и развитии краевых популяций *G. conopsea*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненная форма *G. conopsea* – вегетативный малолетник с ежегодным возобновлением, или замещающий малолетник, – позволяет сочетать максимально длительный полный онтогенез генеты и ее поликарпичность с непродолжительной жизнью и монокарпичностью отдельных дочерних рамет. Процесс ежегодного отмирания материнских структур с формированием дочерних зачаточных П-КК обеспечивает воспроизведение,

автономность и независимость рамет в ряду поколений.

Нарушение энергетического баланса со средой в период формирования дочерней раметы *G. conopsea* проявляется в разных адаптациях и множественных путях ее развития: морфологическая (изменение емкости почек возобновления, числа зачаточных П-КК и их метамеров), размерная (варьирование параметров морфометрических признаков), ритмологическая (разная скорость сезонного развития) поливариантность, а также поливариантность размножения и циклов воспроизведения. При относительной консервативности структурной организации орхидных особое значение приобретает разная скорость темпов индивидуального развития, которая выражается в замедленном развитии, периодическом омоложении, вторичном покое и обуславливает множественность путей развития особей в краевых популяциях. Именно пластичность *G. conopsea* позволяет этому виду произрастать в широком диапазоне экологических условий в районе выходов известняков на Европейском Северо-Востоке России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева-Попова Н.В., Дроздова И.В., Катаева М.Н. Минеральный состав травянистых растений Приполярного Урала на карбонатных и кислых горных породах // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 755–770.
- Атлас почв Республики Коми. Сыктывкар, 2010. 356 с.
- Баталов А.Е. Состояние популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) в различных фитоценозах // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 524–532.
- Блинова И.В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства Orchidaceae Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.
- Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 85–94.
- Блинова И.В. К вопросу о классификации начальных стадий онтогенеза у орхидных // Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. 2007. Вып. 6. С. 124–130.
- Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 44 с.
- Биологическое разнообразие ООПТ Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана. Сыктывкар, 2006. Ч. 1. 272 с.
- Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.
- Быченко Т.М. Разнообразие жизненных форм и особенности вегетативного размножения орхидных Прибайкалья // Вопросы общей ботаники: традиции и

- перспективы: Мат-лы междунар. конф. Казань, 2006. С. 153–157.
- Валу́йских О.Е., Савиных Н.П. Побегообразование и модульная организация *Gymnadenia conopsea* на северной границе ареала // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2008. С. 139–144.
- Василевская Н.В. Поливариантность развития растений разных жизненных форм в условиях Севера: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 38 с.
- Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (Orchidaceae Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 23 с.
- Виноградова Ю.А. Состав гумуса и биологическая активность низкогорных почв Южного Тимана // Актуальные проблемы биологии и экологии: Мат-лы Всеросс. XIV молод. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 34–36.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 555–562.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Дымова О.В., Тетерюк Л.В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 145 с.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 240–260.
- Заугольнова Л.Б., Бологова В.Л., Ермакова И.М., Жукова Л.А., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Популяционные аспекты структуры и динамики луговых агроценозов // Биол. науки. 1989. № 11. С. 31–47.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Кокушник комарниковый / М.Г. Вахрамеева, Т.Н. Виноградова, И.В. Татаренко и др. // Биологическая флора Московской области. 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 51–64.
- Лесорастительное районирование Республики Коми / Г.М. Козубов, В.А. Мартыненко, С.В. Дегтева и др. // Леса Республики Коми. М.: “Дизайн. Информация. Картография”, 1999. С. 268–269.
- Носова Л.И. Генеративное развитие растений в крайних для жизни условиях // Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей: Тез. всесоюзн. конф. Апатиты, 1984. С. 98–99.
- Османова Г.О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода *Plantago* Juss // Вестник ОГУ. 2009. Вып. 5. С. 127–131.
- Пичугина Е.В., Савиных Н.П. Особенности онтогенеза *Jurinea cyanioides* (L.) Reichenb. на северной границе ареала // Раст. ресурсы. 2006. Вып. 3. С. 10–25.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 435 с.
- Рыфф Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. бот. сада. 2001. Т. 120. С. 58–63.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Татаренко И.В. Побегово-корневые комплексы у орхидных // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2008. С. 137–138.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Щербаков Ю.А. Поступление и отражение прямой солнечной радиации на неодинаково ориентированных склонах в разных условиях // Влияние экспозиции на ландшафты. Пермь, 1970. № 240. С. 100–133.
- Юдин Ю.П. Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. С. 493–571.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd 1. 615 S.
- Orchids of Russia and adjacent countries (within the border of the former USSR) / M.G. Vakhrameeva, I.V. Tatarenko, T.I. Varlygina et al. Ruggell (Liechtenstein), A. R. G. Gantner Verlag. 2008. 690 p.