

МОРФОМЕТРИЧНІ ПОКАЗНИКИ ВІКОВИХ ГРУП У ПОПУЛЯЦІЯХ *CYRIPEDIUM CALCEOLUS* L.

О.В. РЕШЕТЮК

Чернівецький національний університет ім. Ю. Федьковича,
вул. Федьковича, 11, м. Чернівці, 58022, Україна
E-mail: reshetjukk@rambler.ru

Описані особливості проходження вікових етапів онтогенезу *Cyripedium calceolus* L.: латентного, проросткового, ювенільного, іматурного, віргінільного, генеративного і сенільного. Проаналізовано розвиток популяцій *C. calceolus*, склад яких визначається чіткою віковою структурою особин, що може служити основним показником стану популяцій та умов їх зростання. Доведено, що всі вікові етапи *C. calceolus* чітко розрізняються за морфометричними параметрами росту і розвитку рослин. Показано, що в процесі репродуктивного періоду розвитку *C. calceolus* утворює густі парціальні куртини – клони, які можуть нараховувати до 32 пагонів, серед яких виділяються пагони різних етапів розвитку. Визначено максимальний вік особин *C. calceolus* в умовах природних популяцій в Україні, який не перевищує 24 років, що свідчить про їх критичний стан у складі рослинних угруповань. Доведено, що найбільш прискорене згасання популяцій проявляється через несприятливі умови зростання та рекреаційні перевантаження природних ландшафтів. Показані відмінності онтогенезу *C. calceolus* в природі та в культурі. Для визначення вікової структури популяцій *C. calceolus* запропоновані розроблені автором індикаторні ключі для оцінки вікових груп рослин за їхніми морфометричними параметрами.

Ключові слова: популяція, локалітет, онтогенез, вікові групи, латентний, іматурний, віргінільний, генеративний, сенільний період, протокорм.

Вступ. Визначення вікового складу природних популяцій дозволяє оцінити їх стан, стабільність популяцій у складі фітоценозів, участь окремих таксонів у сукцесіях рослинного покриву та особливості онтогенезу видів в умовах культури (Жукова, 2001; Решетюк, 2008; Злобин, 2009). *Cyripedium calceolus* L. – єдиний євразійський бореально-неморальний представник підроду *Cyripedioideae* у флорі України. Його життєвий цикл досліджений недостатньо (Собко, Гапоненко, 1996; Виноградова, 1999). Початкові етапи онтогенезу *C. calceolus* відомі краще в умовах культури. Тому характеристика вікових етапів *C. calceolus* допоможе спеціалістам правильно оцінити стан природних популяцій цього червонокнижного виду, а також порівняти їх з його розвитком у культурі.

Об'єкт і методи дослідження. Вивчали вікові етапи природних популяцій і культиварів *C. calceolus* протягом 1990-2012 рр. за матеріалами польових описань і стаціонарних досліджень. Використовували оцінку морфометричних показників рослин на геоботанічних маршрутах і пробних площах (Юрцев, 1991). Було проведено 120 трас і закладено 40 пробних площ в межах Волинської, Івано-Франківської, Львівської, Тернопільської та Закарпатської областей. Реєстрували морфометричні параметри вікових груп популяцій *C. calceolus* за загальноприйнятою методикою (Ценопопуляції растений, 1988; Блинова, 2003). Для визначення морфометрич-

них параметрів кожної стадії онтогенезу проаналізували 50-100 контрольних особин. Морфометрію насіння вивчали за матеріалами мікроскопічного аналізу (Назаров, 1989; Куликов, Филиппов, 2000). На основі цих параметрів розробили ключі для визначення вікових груп *C. calceolus* у різних умовах зростання.

Результати та їх обговорення. Онтогенез *C. calceolus* оцінюють тривалістю понад 100 років (Cribb, 2001). У великому життєвому циклі виду виділено 7 вікових етапів онтогенезу: латентний (*sm*), проростковий (*p*), ювенільний (*j*), іматурний (*im*), віргінільний (*v*), генеративний (*g*), сенільний (*s*) (рис. 1). Усі вони чітко розрізняються за морфометричними параметрами розвитку рослин.

Латентний етап розвитку *C. calceolus* пов'язаний з розвитком зародка, який формується в насінні після її попадання на субстрат, але за умови наявності там симбіотичних грибів роду *Rhizoctonia*. Останні сприяють розвитку тканин зародка і утворенню своєрідної структури проростка – протокорму (рис. 2). Протокорм досягає розміру близько 2 мм і зовні вкритий волосками. На його апікальному боці розташований єдиний асимілюючий листок з жилкою. Загальна тривалість розвитку протокорму становить 2-3 роки і залежить від умов зростання. Впродовж першого вегетаційного періоду проросток має округлу або коралоподібну форму, а до кінця літа на його верхушку з'являються скручені в трубочку лусочки.

Восени, за сприятливих умов, вони починають рости, утворюючи 2 міжвузля, кожне з яких несе лускоподібний зачаток листка. Протягом наступних одного-двох років проросток утворює кореневище з дрібним поглинаючим корінцем, просякнені системою грибних гіфів – мікоризою.

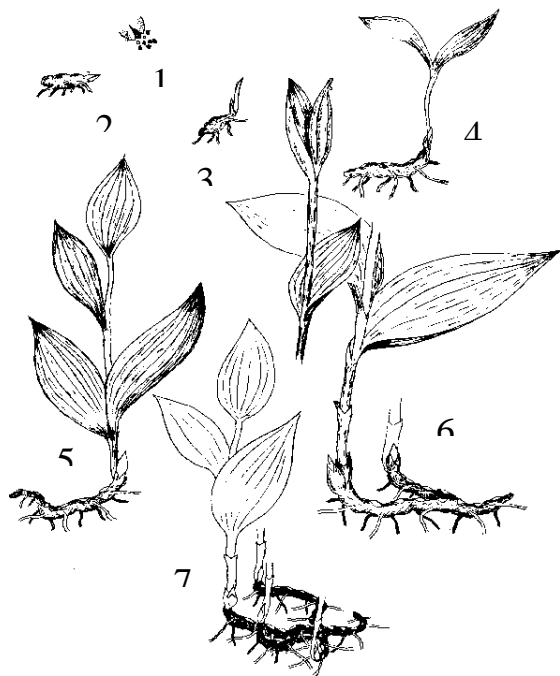


Рис. 1. Вікові стани *C. calceolus* L.: 1 – насіння; 2 – протокорм (проросток); 3 – ювенільна рослина; 4 – іматурна рослина; 5 – вірґінільна рослина; 6 – генеративна рослина; 7 – сенільна рослина.

Fig. 1. Age states *salceolus* S. L.: 1 - seed ; 2 - protokorm (seedling); 3 - juvenile plant ; 4 - imaturna plant ; 5 - virhinilna plant ; 6 - tive gene - plant ; 7 - senile plant.

Ювенільний етап розвитку *C. calceolus* починається на третій або четвертий рік життя рослини, що залежить від умов її зростання. Саме тоді завершується підземний розвиток протокорму, і на поверхні ґрунту утворюються два лускоподібні зелені листки. Після появи цих листків поглинаючий корінець проростка поступово відмирає. Лускоподібні листки стають довшими і тоншими, а у верхівковій бруньці закладаються нові зелені листки. Але всі вони мають зародкову морфометричну структуру, цілком відмінну від листків типового *C. calceolus*. Протягом 4-5 років рослина утворює надземне стебельце з третім зеленим листком і двома поглинаючими горизонтальними корінцями. Розвиток кореневища відбувається плагіотропно. З появою зелених листків кореневище стає симподіальним. Листків може бути два, але тоді вони різні за розмірами й досягають 6-7 см завдовжки.

Іматурний етап розвитку *C. calceolus* починається з 5-6 року життя рослини, коли рослина вже має 2 більших листки, а число міжвузлів збільшується до трьох. У такому стані *C. calceolus*

перетворюється в молоду іматурну рослину, здатну фотосинтезувати, тобто частково жити самостійно від гриба. В природних локалітетах *C. calceolus* іматурні рослини можна зустріти досить часто. Вони мають форми, характерні для виду, але відрізняються одно- дволистковістю та дрібнішими розмірами, в межах 4-7 см заввишки. Кореневище іматурної рослини коротке, тонке і нерозгалужене, 1.5-2.0 см завдовжки. В подальші роки ріст кореневища відбувається за рахунок термінальної бруньки, а кількість міжвузлів збільшується.

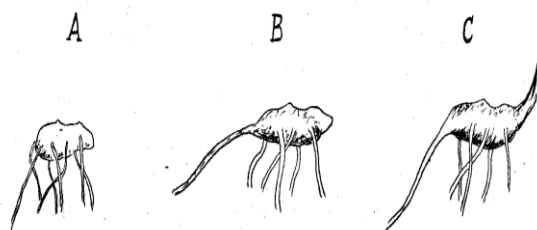


Рис. 2. Протокорми *C. calceolus* (A-C).
Fig. 2. Protokorm of *C. calceolus* (A-C).

Вірґінільного етапу розвитку рослини досягають у віці 6-7 років (в екстремальних умовах зростання і стану популяції *C. calceolus* - навіть пізніше). Такі особини зовні мало відрізняються від репродуктивних рослин за морфометричними розмірами і формами. Вони, як правило, трилисті, а заввишки досягають 20-40 см. На 11-й рік листок має 8-10 см завдовжки і 4-5 см завширшки та добре помітною на його поверхні мережею з 11 жилок. Відсутність квітвання не може служити надійною ознакою визначення вірґінільного етапу розвитку рослин, тому що в залежності від умов зростання квітвання проявляється періодично. Тому краще оцінювати цей віковий етап за розвитком кореневища. У вірґінільних особин воно коротке, 2.2-3.5 см завдовжки, і створює 1-2 надземних стебла. Якщо кореневище має бічне відгалуження, то останнє утворює надземний пагін другого порядку, у 1.5-2 рази менше від основного. Загальна тривалість вірґінільного етапу розвитку *C. calceolus* складає 8-10 р. Цей період може бути ще тривалішим, якщо умови зростання популяції екстремальні (наприклад, у випадку вимушеного спокою – анабіозу

рослин). Натомість, в умовах культури означені етапи розвитку скорочуються у 2-3 рази.

Генеративний етап розвитку *C. calceolus* (перше квітання) припадає на 13-17 або навіть на 18-20 рік життя рослин і залежить від умов їх зростання. У культурі генеративна фаза настає значно раніше, вже у віці 7-10 р. Таким чином, тривалість статевого досягання *C. calceolus* в природних умовах дуже розтягнена, що свідчить про складність формування онтогенезу означено виду орхідних у складі типових фітоценозів. Ось чому основним способом поновлення виду в умовах природних популяцій є вегетативне розмноження. При порушенні умов зростання воно у *C. calceolus* домінує. У досліджуваних популяцій *C. calceolus* спостерігали реверсійний розвиток з омолодженням на 1-2 вікових етапи. На нашу думку, реверсійний розвиток популяцій свідчить про негативні тенденції стану *C. calceolus* у складі фітоценозу.

В процесі розвитку генеративних особин *C. calceolus* формується своєрідна форма кореневища, розгалуженого, менш або більш покрученого за системою підземних пагонів. Кожні 5-6 років утворюється нове відгалуження на кореневищі, а з ним і новий надземний пагін. Від кореневищ відходять численні та тонкі корені, спрямовані переважно вниз. Корені світлі, буруваті, нерозгалужені і довгі, 3-15 см. У стадійно старшій частині кореневища корені чорніють, що свідчить про їх поступове відмирання. Висхідна частина кореневища завжди темна і тонка. У цій частині можна теж визначити зону відмирання, через що встановити початкові фази розвитку рослини буває досить складно.

У процесі репродуктивного періоду розвитку *C. calceolus* утворює густі парціальні куртини – клони. Такі клони можуть нараховувати 8-32 пагони і мають вигляд компактних груп. У складі клону можна визначити пагони різних етапів розвитку. Таким чином, у результаті розростання репродуктивної особини утворюються пагони іматурного, віргінільного, статевозрілого та сенільного віку. Такі пагони поєднуються єдиною материнською системою кореневища, на якому виконують функції взаємозаміщення. Репродуктивні пагони займають верхівкову позицію на кореневищах, а молодші віком – бічну. Можна з великою точністю спрогнозувати мережу розростання підземного кореневища за морфометричними ознаками надземних пагонів особини (рис. 3).

За нашими дослідженнями, такий метод рекогносцирувальної оцінки популяцій *C. calceolus* достатньо репрезентативний і може бути рекомендований для спеціальних наукових досліджень без ушкодження популяцій цієї рідкісної в природі червонокнижної рослини.

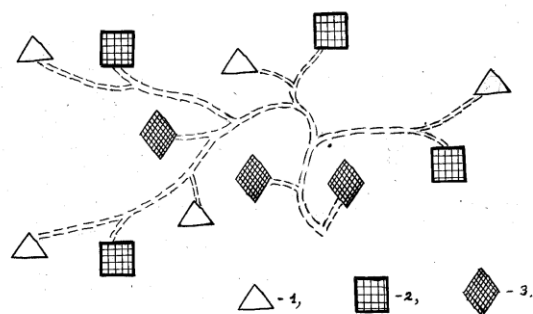


Рис. 3. Схема рекогносцирувальної оцінки онтогенезу *C. calceolus* за станом надземних пагонів у куртині. Умовні позначення: 1 – іматурні та віргінільні пагони; 2 – репродуктивні пагони; 3 – сенільні пагони.
Fig. 3. Scheme reconnaissance evaluation ontogeny *C. calceolus* as aerial shoots in nurseries. Legend: 1 - imaturni and virhinilni shoots; 2 - reproductive shoots; 3 - senile shoots.

Важливою біологічною особливістю *C. calceolus* є здатність виду до біоіндикації умов зростання протягом онтогенезу. Ця властивість пов'язана з чітким розмежуванням щорічних приростів кореневища у довжину. Щороку на кореневищі утворюються чіткі кільця відмерлих надземних пагонів. Якщо скласти графік таких приростів та порівняти його з кривою температур відповідного періоду часу, то можна відзначити їх прямо пропорційну взаємозалежність (рис. 4).

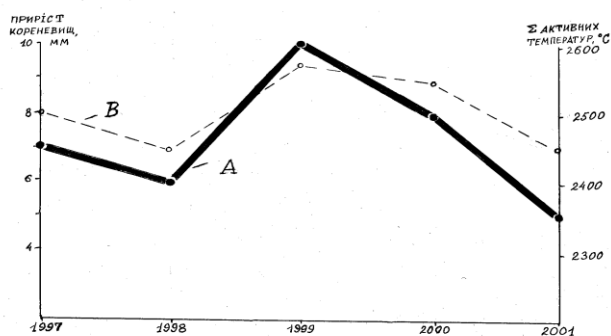


Рис. 4. Фітохронологія методом аналізу приростів кореневищ *C. calceolus*. Умовні позначення: А – прирости кореневищ; В – сума активних температур.
Fig. 4. Fitohronolohiya method of analysis increments rhizomes *C. calceolus*. Legend: A - gain rhizomes; B - the sum of active temperatures.

Сенільними рослини стають у віці понад 30 років. У літературі відомі приклади 50- і навіть 70-річних рослин. У більшості обстежених нами локалітетів ліміт віку *C. calceolus* не перевищує 16-24 р. Це свідчить про критичний стан досліджених природних популяцій *C. calceolus*. Найбільше проявляється прискорене згасання популяцій через несприятливі умови зростання та рекреаційні перевантаження. Це може бути затемнення поверхні ґрунту деревним наметом або чагарниками, зміна водного режиму після меліора-

ції, випасання худоби з ущільненням ґрунту, інтенсивне винищення квітучих рослин людьми на букети тощо. Ознаки сенільних особин досить характерні: рослини перестають цвісти і плодоносити, кількість надземних пагонів та їх розміри різко зменшується, клони виріджуються і поділяються на окремі особини спільного вегетативного походження. Подібні ознаки занепаду або і відмирання особин можуть проявитись у такому порівняно ранньому віці (16-24 р.).

Таблиця.

Індикаторні ключі для оцінки вікової структури популяцій *C. calceolus* L.

Table.

Indicator keys for assessing the age structure of populations of *C. L. calceolus*

Морфометричні параметри	Вікові етапи в структурі популяції				
	j	im	v	g	s
Висота рослини (см)	4-6	7-10	15-21	25-50	25-35
Діаметр стебла (см)	0,5-1	1-1,5	1,5-2	2-2,5	1,5-2
Кількість листків (шт)	1-2	2-3	3-4	5-6	4-5
Довжина листка (см)	5-8	6-10	6-12	10-15	8-11
Ширина листка (см)	3-5	5-8	5-8	9-16	5-6
Кількість жилок (шт)	5-7	7-11	10-13	15-17	9-13

Досить часто на старіння рослин накладається явище вторинного спокою. Таку рослину важко виділити за етапом онтогенезу. Деградування надземної частини настільки сильне, що впродовж 2-3 років популяція може повністю елімінувати зі складу рослинного покриву. В такому разі деградація відбувається по всій популяції незалежно від віку окремих особин. Спочатку кількість надземних пагонів різко виріджується у клонах. Пагони, які раніше займали верхівкове положення на кореневищах, перестають квітнути. Ще через рік вони розріджуються, і поступово на місці колишніх клонів залишаються окремі пагони сенільного типу, після чого зникають і вони. Але навіть тоді в ґрунті за рештками надземних пагонів можна відшукати життєздатні кореневища у стані анабіозу.

На основі математичної обробки зібраних польових матеріалів нами складено індикаторні ключі для визначення вікових груп у складі популяцій *C. calceolus* (табл.). На основі цих матеріалів

можна вивчати вікову структуру означених популяцій у різних умовах зростання і в культурі.

Висновки. Розвиток популяцій *C. calceolus* характеризується чіткою віковою структурою рослин, що може служити основним показником стану популяції та умов їх зростання. Для визначення вікової структури доцільно використовувати розроблені нами індикаторні ключі для оцінки вікових груп рослин за морфометричними параметрами.

Список літератури.

1. Блинова И. В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // Бот. журн. – 2003. – Т. 88(6). – С. 36-47.
2. Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (Orchidaceae Juss.) на ранних стадиях их развития // Автореферат дисс. канд. биол. наук. – М.: Биофак МГУ, 1999. – 24 с.
3. Жукова, Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. – 2001. – № 6. – С. 455-461.
4. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
5. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. Системы репродукции. – С. 510-513.
6. Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. Orchidaceae) // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74. – Вып. 8. – С. 31 – 33.
7. Решетюк О. В. Черевички зозулині. – Луцьк: ПВД «Твердиня», 2008. – 156 с.
8. Собко В.Г., Гапоненко М.Б. Интродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. – К.: Наукова думка, 1996. – 281 с.
9. Татаренко И.В., Верхолат В.П., Ракова М.В. Возрастная структура и динамика популяций орхидных Приморского края // Бюл. МОИП. – 1999. – Т. 104(1). – С. 54 – 58.
10. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. – М.: Наука, 1988. – 216 с.
11. Phillip Cribb. The genus *Cypripedium*. — Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, 2008. — 301 с.

MORPHOMETRIC INDICES OF AGES GROUPS IN *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. POPULATIONS

O.V. Reshetjuk

The described features passing age stages ontogeny of *Cypripedium calceolus* L.: latent, seedlings, juvenile, immature, virgin, generative and senile. The development of *C. calceolus* populations was analyzed, composition of which is determined by clear age structure of individuals that can serve as the main indicator of population status and conditions of their growth. It is proved that all age stages of *C. calceolus* clearly differ in morphometric parameters of plant growth and development. It is shown that during the reproductive period of *C. calceolus*, it forms dense partial clusters – clones that can charge up to 32 shoots, among which are shoots of different stages of development. Maximum age of *C. calceolus* individuals was defined in natural populations (not to exceed 24 years) in Ukraine. This proves their critical situation in the plant communities. It is shown that the most rapid extinction of populations is expressed through unfavorable conditions of growth and recreational overloads of natural landscapes. The following are the differences ontogeny of *C. calceolus* in nature and in culture. To determine the age structure of *C. calceolus* populations been proposed indicated clues developed by the author to estimate the age groups of plants according to their morphometric parameters.

Key words: population, locality, ontogeny, age groups, latent, immature, virgin, generative, senile stage, protocorm.

Одержано редакцією 05.04.2013