

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *HERMINIUM MONORCHIS* (ORCHIDACEAE) В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ

Ю.А. Вяль, Н.Г. Мазей

Ключевые слова

Herminium monorchis

галофит

онтогенез

Аннотация. Изучен онтогенез бровника одноclubневого на луговых почвах хлоридно-сульфатного с гипсом типа засоления. Выявлены возрастные состояния и их биометрические характеристики. Установлены особенности внутреннего строения вегетативных органов на каждом этапе онтогенеза, отражающие усложнение уровня организации растения при переходе к новому возрастному состоянию и имеющие адаптивную направленность. Выявлена прямая положительная корреляция между уровнем жизнестойкости генеративных особей *Herminium monorchis* и степенью развития грибного мицелия в его корнях. Установлены особенности вегетативного размножения особей *Herminium monorchis* разных онтогенетических состояний в условиях засоления.

Поступила в редакцию 07.10.2014

Herminium monorchis (L.) R. Br. – редкий и относительно слабо изученный вид семейства Orchidaceae. Включён в Красную книгу Пензенской области со статусом редкости 1 (Чистякова, 2002; 2013). Упоминается о шести местообитаниях в Мокшанском, Пензенском, Спасском, Тамалинском районах Пензенской области, причём сведения о большинстве из них не имеют подтверждений в последние десятилетия. Аналогичная ситуация складывается во многих регионах России (Благовещенский, 1994; Красная книга..., 2001, 2002, 2003, 2007). В 2006 г. Т.В. Разживиной было обнаружено ранее не известное местообитание *Herminium monorchis* в пределах южных окрестностей г. Пенза (Солянов, 2007; Новикова, Разживина, 2009), где проводили исследования авторы статьи.

Herminium monorchis – лугово-болотный вид лесной зоны Евразии. В России произрастает в нечернозёмной полосе европейской части, в Сибири, на Дальнем Востоке, а за её пределами – в Средней и Малой Азии, Индии, Монголии, Тибете, Китае, Японии. Растёт на сыроватых и засоленных лугах и лесных

полянах, болотах (Вахромеева и др., 1991; Губанов и др., 2002), в том числе известковых (Кривошеев, Барлыбаева, 2011). В Приморье растёт по склонам сопок и в горах на высоте 2500 м над уровнем моря (Татаренко, 1997). Особый интерес представляет способность *Herminium monorchis* выносить засоление (Лебедева, Лебедев, 2011; Пыхалова и др., 2013).

Согласно классификации жизненных форм орхидных И.В. Татаренко (1997, 2007), бровник одноclubневый – это вегетативный однолетник со сферическим тубероидом на длинном stolone и симподиально нарастающими моноциклическими вегетативно-генеративными побегами, ежегодно полностью замещаемыми. Термин «вегетативный однолетник» используется в понимании Е.Л. Любарского (1961).

В связи с необходимостью разработки мер по охране этого вида требуется изучение его биологии, чему и посвящена настоящая работа.

© 2014 Вяль Ю.А., Мазей Н.Г.

Вяль Юлия Александровна, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений, Пензенский гос. университет; 440026, Россия, Пенза, ул. Красная, 40; vyal81@mail.ru; Мазей Наталья Григорьевна, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений, Пензенский гос. университет; natashamazei@mail.ru



Рис. 1. Особи прегенеративного періода *Herminium monorchis* в умовах засоленого луку
Pre-generative species of *Herminium monorchis* under saline meadows

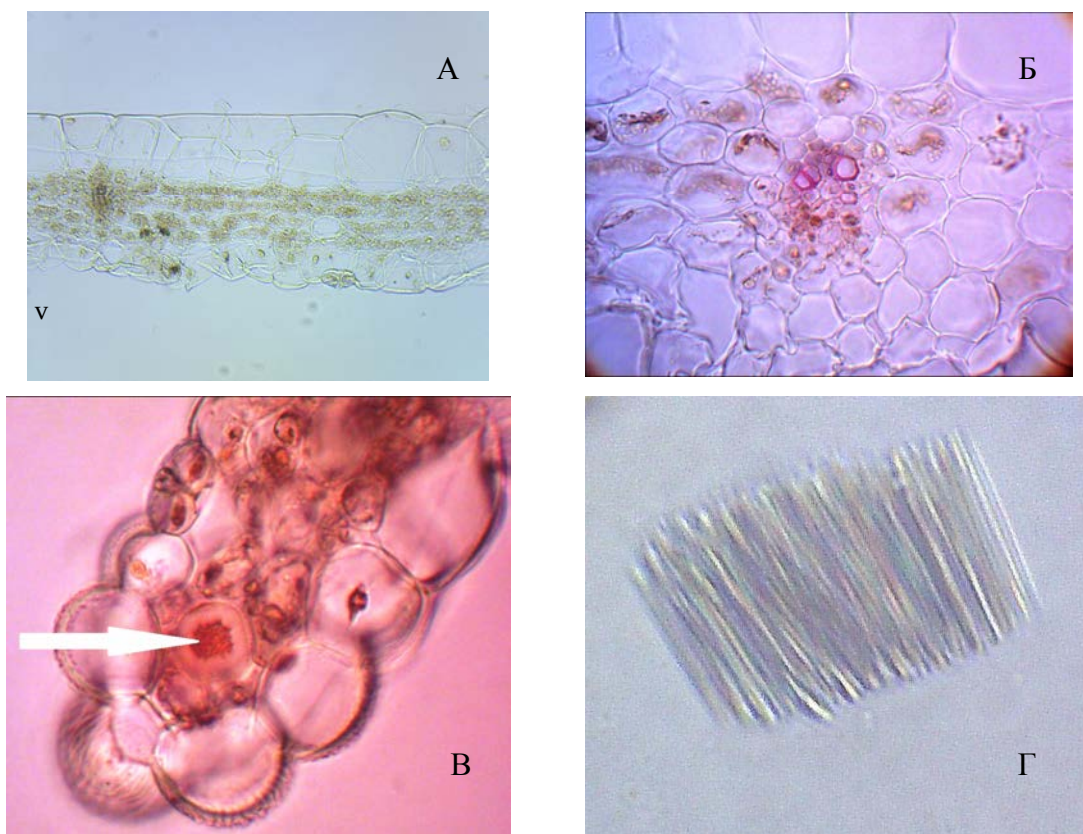


Рис. 2. Внутреннее строение листа j-особей *Herminium monorchis*: А – слева общий план строения, ув. 10×10; Б – центральная жилка, ув. 10×40; В – рафиды, вид сверху (показаны стрелкой), ув. 10×10; Г – рафиды, вид сбоку, ув. 10×100

The internal structure of leaf j-species of *Herminium monorchis*: a – on the left – general plan of structure, magnification 10×10; б – the central vein, magnification 10×40; b – calcium oxalate crystals, top view (arrow), magnification 10×10; r – calcium oxalate crystals, side view, magnification 10×100

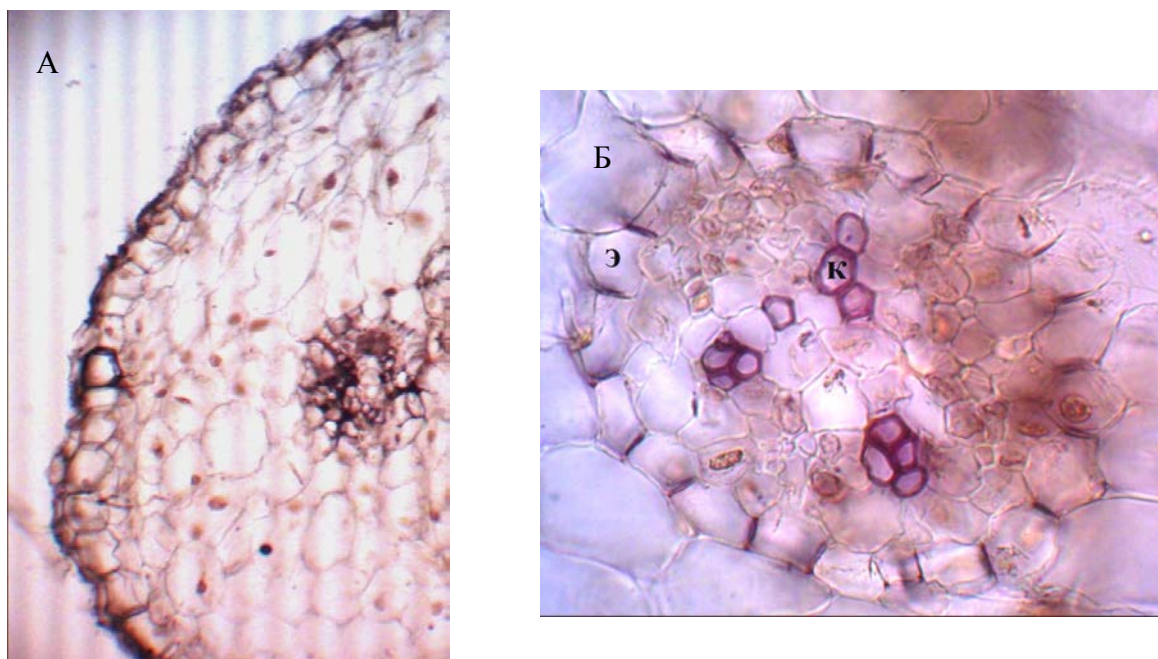


Рис. 3. Внутреннее строение корня j-особей *Herminium monorchis*: а – общий план строения, ув. 10×10; б – центральный осевой цилиндр, ув. 10×40 (к – ксилема, э – эндодерма)
 The internal structure of root j-species of *Herminium monorchis*: а – general plan of structure, magnification 10×10; б – central axial cylinder, magnification 10×40 (к – xylem, э – endoderm)

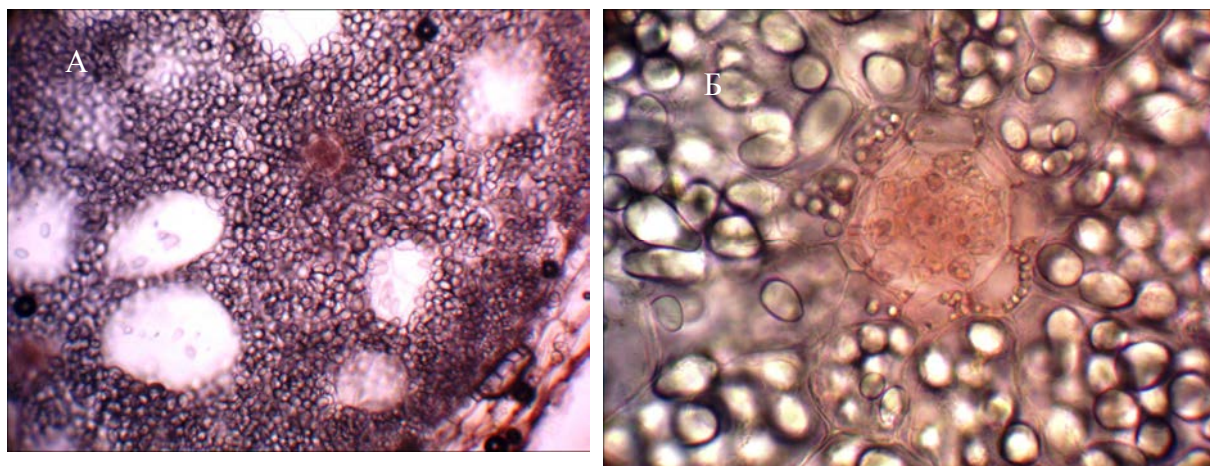


Рис. 4. Внутреннее строение тубероида j-особей *Herminium monorchis*: А – общий план строения, ув. 10×4; Б – проводящий пучок, ув. 10×40
 Internal structure of tuberoid j-species of *Herminium monorchis*: А – general plan of structure, magnification 10×4; Б – conductive beam, magnification 10×40

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в июле-августе 2012 г. в 2-х км к северо-западу от с. Ольшанка Пензенского района Пензенской области (южные окрестности г. Пенза).

Район представляет собой обширный вогнутый мезосклон, собирающий талые воды с окружающих территорий. Территория весной испытывает переувлажнение, связанное как с поступлением талых вод, так и с разгрузкой минерализованных (Медведева,

1969) подземных вод, расположенных в июле – августе на глубине 1,5 м.

Почвы участка луговые слабо-, среднезасоленные среднегумусные, глинистые, содержат карбонаты (вскипают при взаимодействии с соляной кислотой с поверхности) и гипс (до 22% в гумусовом горизонте). В засолении принимают участие анионы сульфата и хлора, катионы кальция и магния; с глубины 60 см – натрия (Вяль и др., 2014).

Растительность участка представляет собой комплекс луговой, болотной и кустарниковой растительности. *Herminium monorchis* встречается в составе настоящих лугов с участием мезофитов, способных расти при слабой степени засоления: *Carex diluta*, *Cirsium esculentum*, *C. canum*, *Senecio schvetzovii*, *S. erucifolius*, *Melilotus dentatus*, *Astragalus sulcatus*, *Ononis arvensis*, *Cenolophium denudatum*, *Parnassia palustris* и других (Новикова и др., 2014). Латинские названия видов приводятся по С.К. Черепанову (1995).

Общее проективное покрытие травостоя составляет 45-80%. Доля *Herminium monorchis* в сообществах в среднем составляет 0,5-1,0% ОПП (5-20 шт./м²). На отдельных, наиболее засоленных участках при отсутствии конкуренции со стороны других видов его доля повышается до 20-40 отн. %, а плотность – до 125-250 шт./м², при этом доля генеративных растений составляет 77-134 шт./м².

Для изучения морфолого-анатомических особенностей растения выкапывали в третьей декаде июля – первой декаде августа 2012 г. Изучение жизненной формы проводилось по методике И.Г. Серебрякова, Т.И. Серебряковой (Серебряков, 1962; Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972). Онтогенетические состояния выделяли согласно концепции дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова (1960) и детально разработанной А.А. Урановым (1975). Всего было изучено около 60 растений разных возрастных состояний.

Для изучения внутреннего строения органов *Herminium monorchis* выполняли от руки срезы, изучали при помощи микроскопа Микмед-5. Использовали реактив на лигнин: 0,5% спиртовой р-р флороглюцина в сочетании с концентрированной HCl (Барыкина и др., 2004). Микрофотографии делали с помощью фотонасадки Levenhuk C800.

Подземные органы анализировали на наличие и интенсивность развития эндомикоризы. Микропрепараты просматривались при увеличении в 100 раз. Интенсивность микоризной инфекции (С) вычисляли по формуле (Селиванов, 1981). Результаты были статистически обработаны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях Ольшанского солонца были обнаружены следующие периоды и онтогенетические состояния *Herminium monorchis* согласно классификации Т.А. Работнова (1960), А.А. Уранова и др. (1975): латентный (семена), прегенеративный (ювенильное, имматурное и виргинильное возрастные состояния) (рис. 1), генеративный.

Биометрические характеристики особей бровника одноclubневого разных возрастных состояний приведены в таблице 1.

В общих чертах выявленные закономерности совпадают с данными других исследователей – И.В. Татаренко в Приморье (1997; 2007), Л.В. Герасимович в Алтайском крае (2011), однако были обнаружены некоторые особенности. Например, имматурные особи в Приморье формируют только один лист срединной формации, в то время как на Ольшанке большинство растений в этом онтогенетическом состоянии имеют два хорошо развитых листа. По сравнению с лугами Алтайского края, на Ольшанском солонце листья ювенильных и имматурных особей имеют более высокую плотность жилкования: 3-5 жилок у j-особей, 5-11 жилок у im-особей (вместо 1-3 и 3-5 жилок соответственно). По-видимому, это связано с повышенным содержанием солей в почве.

Латентный период представлен семенами, созревающими в коробочках. Семена мелкие, примерно 300×150 мкм.

Прегенеративный период. Протокормы и проростки в естественных условиях не обнаружены.

Ювенильные растения (j) имеют один узкий ланцетный зелёный лист (с тремя–пятью жилками) и четыре чешуевидных коричневых листа. Ширина ассимилирующего листа около 4 мм, длина 12 – 25 мм (табл. 1).

Лист относительно тонкий – около 220 мкм (табл. 2). Покрит мощной эпидермой, составляющей до 40% толщины листа, выполняющей экранирующую функцию, что особенно важно в разреженном растительном сообществе в высокой интенсивностью инсоляции на засоленных почвах.

Таблица 1. Биометрические показатели растений *Herminium monorchis*Biometrics of plants *Herminium monorchis*

Признаки	j	im	v	g
Количество листьев срединной / низовой формации	4/1	2(3)/2(3)	2(3)/2(3)	2/2–3
Длина листовой пластинки листа срединной формации, мм	21.3±3.6	28.1±1.8	45.4±2.9	42.7±5.8
Ширина листовой пластинки листа срединной формации, мм	4.0±0.7	5.5±0.3	9.6±0.6	11.3±1.6
Количество жилок	4.0±1.5	7.8±0.3	13.5±0.3	15.3±0.4
Диаметр тубероида прошлого года заложения, мм	1.8±0.2	3.5±0.2	5.3±0.3	6.3±0.8
Количество тубероидов, образованных в текущем году	1(2)	1(2)	1-2(3)	1-3
Диаметр тубероидов, образованных в текущем году, мм	1.7±0.2	3.8±0.2	4.9±0.5	6.0±1.1
Длина столонов, мм	3.0±0.0	8.5±1.0	14.7±1.7	38.0±4.5
Длина корня, развивающегося на тубероиде	20.7±0.8	22.4±1.7	31.2±1.8	40.0±2.5
Количество придаточных корней, развивающихся от основания побега	0–1	1–4	2–4	3–4
Высота удлинённого побега, см	–	–	–	23.0±2.5
Количество коробочек	–	–	–	13.7±4.5

Прим. «–» – структура отсутствует

Таблица 2. Некоторые анатомические характеристики листового аппарата*Herminium monorchis*Some anatomical characteristics of the leaf *Herminium monorchis*

Признаки	j	im	v	g
Толщина листа, мкм	225,6±13,0	376,2±12,2	405,0±8,8	417,8±6,9
Толщина мезофилла, мкм	97,4±6,3	142,6±5,0	157,8±6,8	158,7±4,5
Толщина верхнего эпидермиса, мкм	109,1±4,0	160,3±7,4	176,6±5,9	175,3±5,2
Толщина нижнего эпидермиса, мкм	49,1±6,3	73,3±3,7	70,8±2,0	83,8±2,8
Число устьиц в 1 мм ² , шт	–	23,8±1,5	29,5±0,9	22,7±0,6
Длина устьица, мкм	–	65,7±1,0	61,0±0,6	64,4±0,7
Ширина устьица, мкм	–	55,4±0,8	53,0±0,5	54,5±0,7

Прим. «–» – измерений не производили

Мезофилл листа не дифференцирован на столбчатый и губчатый и состоит из 4-х слоёв клеток (рис. 2).

В мезофилле обнаружены крупные бесцветные клетки, в вакуолях которых локализованы кристаллы оксалата кальция – рафиды. Так растение выводит из активного метаболизма избыток солей. Также кристаллы отражают свет, препятствуя избыточному нагреванию листа.

Подземные органы ювенильных особей представлены небольшим тубероидом диаметром 1,8 мм с короткой столоновидной частью, давшим начало растению в текущем году, и вертикально вниз отходящим от него корнем длиной около 20 мм. Иногда имеется дополнительно ещё один более молодой придаточный корень, отходящий от второго – третьего междоузлия, длиной 3-5 мм.

Внутреннее строение придаточного корня, образовавшегося весной параллельно с развитием побега из почки возобновления на перезимовавшем тубероиде, изображено на рис. 3.

Корень покрыт ризодермой, под которой впоследствии образуется опробковевшая и одревесневшая эктодерма. Мезодерма представлена 5-6 слоями крупных паренхимных клеток. Около 30% клеток мезодермы содержат микобионт в виде тонких несептированных рыхло лежащих гиф. Ядро таких клеток имеет интенсивно-коричневую окраску.

Эндодерма с пятнами Каспари хорошо выражена. Стель триархная, гифы грибов обнаруживаются в стели. По периферии центрального цилиндра расположен перицикл, состоящий из одного слоя живых клеток паренхимного типа.



Рис. 5. Внутреннее строение листа им-особей *Herminium monorchis*: общий план строения, ув. 10×10

The internal structure of leaf im-species of *Herminium monorchis*: general plan of structure, magnification 10×10

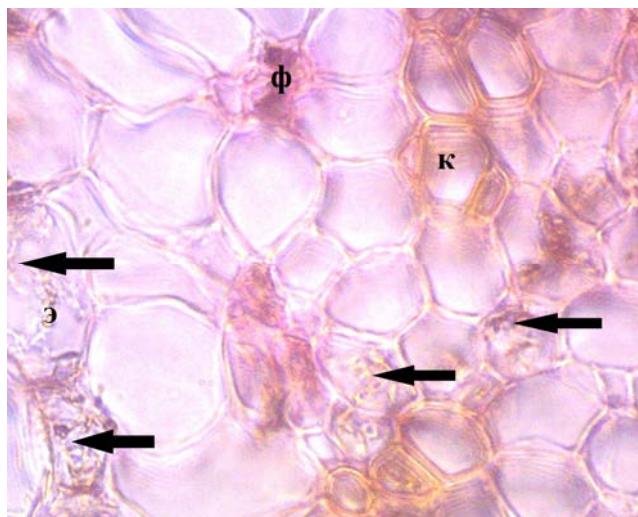
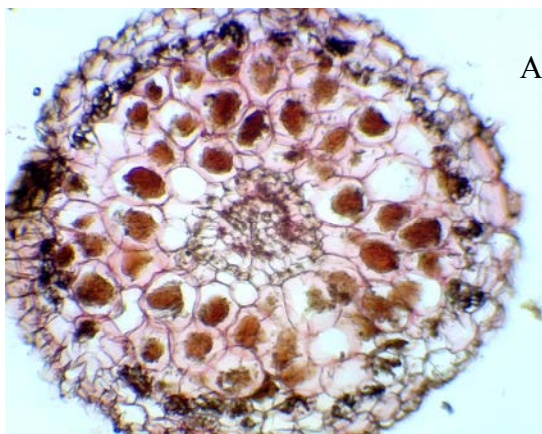
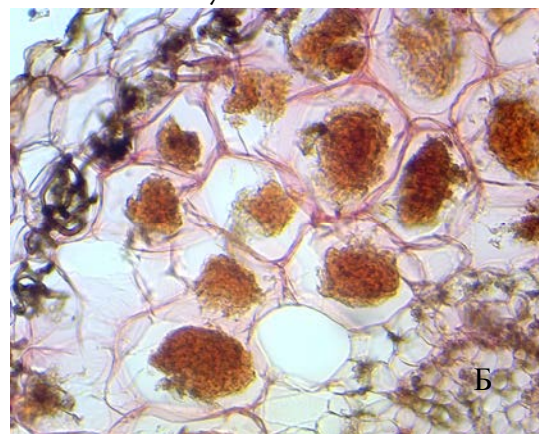


Рис. 6. Строение центрального осевого цилиндра корня им-особей *Herminium monorchis*, ув. 16×40; к – ксилема, ф – флоэма, э – эндодерма, стрелками показаны клетки с микобионтом

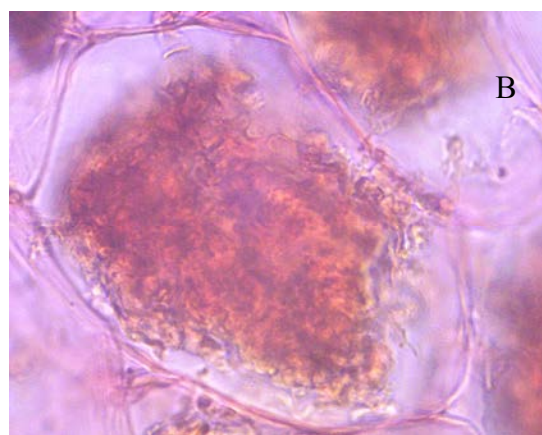
Central axial cylinder structure of root im-species of *Herminium monorchis*, magnification 10×40; к – xylem, ф – phloem, э – endoderm, cells with mycobiont are indicated by arrows



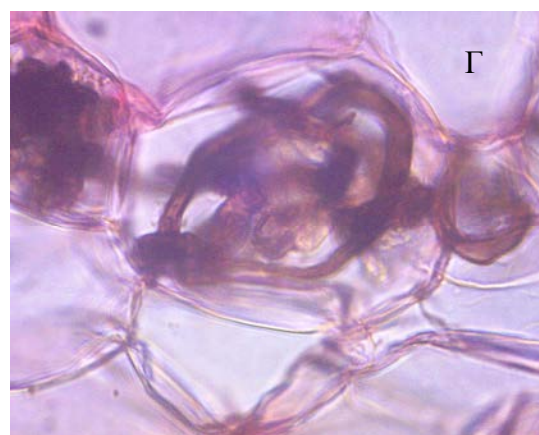
А



Б



В



Г

Рис. 7. Внутреннее строение корня им-особей *Herminium monorchis*: А – общий план строения, ув. 10×4; Б – при ув. 10×10; В, Г – пелотоны при ув. 10×40

The internal structure of root im-species of *Herminium monorchis*: А – general plan of structure, magnification 10×4; Б – 10×10; В, Г – pelotons with magnification 10×40

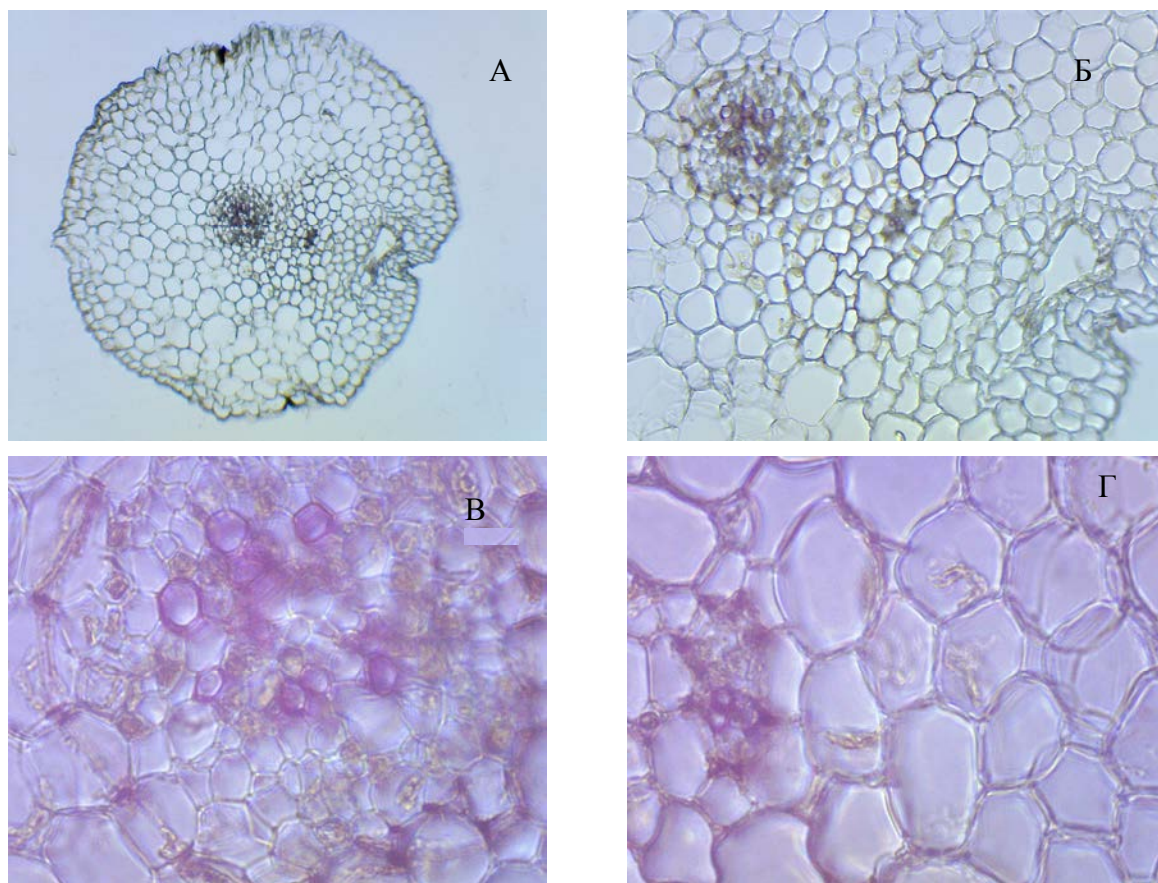


Рис. 8. Внутреннее строение столоновидной части тубероида im-особей *Herminium monorchis*: А – при ув. 10×4; Б – при ув. 10×10; В, Г – при ув. 10×40

Internal structure of the stolon of tuberoid im-species of *Herminium monorchis*: А – magnification 10×4; Б – 10×10; В, Г – 10×40

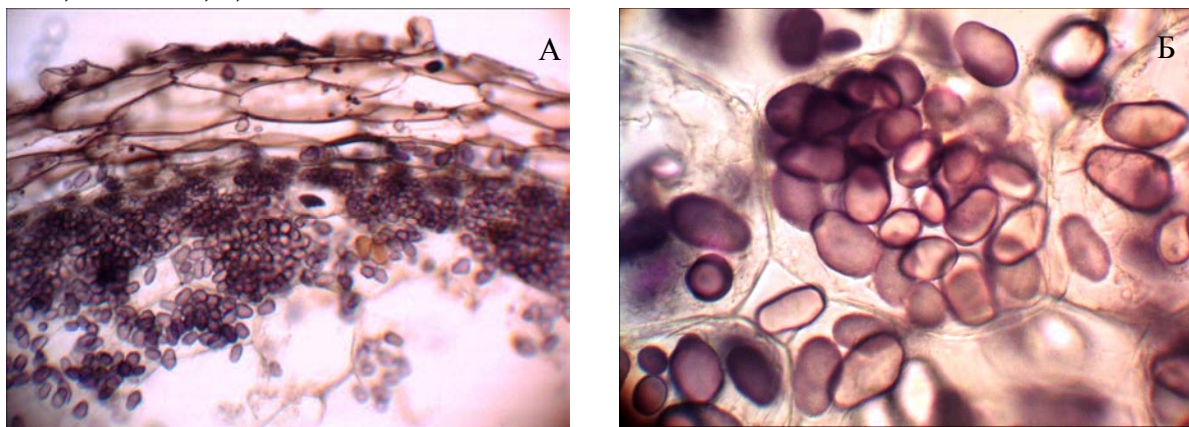


Рис. 9. Строение утолщенной клубневидной части тубероида im-особей *Herminium monorchis*: А – при ув. 10×4 (стрелкой показана группа рафид); Б – при ув. 10×40

The structure of tuber thickened part of tuberoid im-species of *Herminium monorchis*: А – magnification 10×4 (the arrow shows the calcium oxalate crystals group); Б – 10×40

Внутреннее строение тубероида, заложенного в прошлом году, представлено на рис. 4.

Тубероид покрыт перидермой, состоящей из 3 слоёв опробковевших клеток. Большую часть тубероида занимает запасающая паренхима, клетки которой содержат большое количество крахмальных зерен. Обращают на

себя внимание крупные бесцветные клетки, видимо, выполняющие запасающую функцию. Проводящие пучки мелкие, расположены в 1 круг, каждый окружён клетками, напоминающими клетки эндодермы. Такое анатомическое строение подтверждает сложность тубероида, как структуры побегово-корнево-

го происхождения, у которого синхронизация процессов морфогенеза выражена настолько сильно, что невозможно провести границу между структурами тубероида, которые произошли из корня и теми, которым дала начало почка (Татаренко, 1997).

К концу июля ювенильные растения *Herminium monorchis* уже закладывают тубероид возобновления, который даст начало ювенильному или имматурному растению в следующем году. Иногда ювенильные растения образуют не 1, а 2 дочерних тубероида, то есть возможно вегетативное размножение уже на ранних этапах онтогенеза.

Имматурные растения (im) имеют несколько большие размеры. У них формируется 2 листа размером 28×5 мм с 7-9 жилками (рис. 5). Лист сохраняет план строения, свойственный особям более молодого возрастного состояния. Толщина листа возрастает примерно на 70% (примерно до 380 мкм), при этом увеличивается и толщина верхнего эпидермиса – до 140 мкм.

Подземные органы имматурных особей представлены более крупным по сравнению с j-особями тубероидом диаметром 3,5 мм, одним – пятью (в среднем тремя) придаточными корнями разного времени образования длиной до 23 мм.

В корнях im-растений *Herminium monorchis* обнаруживается зависимость между возрастом корня и степенью развития микобионта в нём. У корней, развивающихся в одно время с развитием побега из меристематического бугорка на тубероиде, второй слой мезодермальной паренхимы содержит хорошо оформленные пелотоны – относительно плотные клубки гиф с толстыми стенками. Большинство остальных клеток мезодермы содержит клубки гиф с тонкими стенками или более или менее аморфную массу грибного мицелия (рис. 7).

У более молодых придаточных корней (то есть закладывающихся в основании побега по мере его роста и развития) слой клеток мезодермы с толстостенными гифами не выражен.

Наибольшая интенсивность микоризной инфекции отмечена в средней части корней,

минимальная – на верхушке корня. Это согласуется с литературными данными: по мнению И.В. Татаренко (1995, 2007) у орхидных этой жизненной формы молодые корешки остаются неинфицированными до тех пор, пока их длина не достигнет 1,5-2,0 см.

Интенсивность микоризной инфекции мезодермы составляет для более старых корней 65-95%, для более молодых корней – 30-40%.

Таким образом, для бровника одноклубного характерна толипофаговая эндомикориза. Микориза такого типа формируется у автотрофных и некоторых бесхлорофильных орхидных при проникновении гриба в клетки коровой паренхимы с образованием в них пелотонов (клубков гиф гриба в клетках корня растения-хозяина), которые впоследствии перевариваются в тех же клетках с образованием характерных гранул экскретов (Татаренко, 1995, 2007).

В литературе распространено мнение, что гифы микобионта в основном локализованы именно в мезодерме. За счёт барьерной функции эндодермы они не способны проникать в центральный осевой цилиндр (Татаренко, 1997, 2007). Однако собственные исследования показали, что это возможно. Грибные гифы были обнаружены как в самой эндодерме, так и в тканях стели, причём не только в отмирающих корнях, но и в молодых корнях со слабо инфицированной мезодермой (рис. 6). Аналогичные наблюдения были сделаны и другими авторами (Симагина и др., 2009).

У имматурных особей бровника формируются дочерние стеблекорневые тубероиды диаметром 3,8 мм с хорошо выраженной столоновидной частью длиной 8,5 мм, удаляющей почку возобновления от материнского растения. Внутреннее строение столоновидной и утолщенной частей тубероидов имматурных особей показано на рис. 8 и 9.

Японские исследователи на примере *Perularia ussuriensis* и *Platanthera minor* показали, что стела, занимающая центральное положение имеет стеблевое происхождение, а периферическая – корневое (цит. по: Жмылёв и др., 2005). В верхней столоновидной части

тубероида выражена полость, её размеры возрастают с увеличением возрастного состояния особи. Видимо, это имеет адаптивное значение – усиление аэрации тканей в ранневесенний период при переувлажнении луговой почвы. Образование полостей при формировании столонов комплексной (листо-стеблевой) природы наблюдала у *Tulipa biebersteiniana* Е.А. Кобозева (2010).

Между двумя стелами заметна группа клеток, более мелких по сравнению с остальными паренхимными клетками коры. Они обнаруживают сходство с клетками мезодермы корня на начальных стадиях вторжения микобионта.

Утолщенная часть тубероида покрыта несколькими (3-4) слоями клеток с опробковевшими стенками. Под ними обнаружены клетки, содержащие кристаллы в виде параллельно расположенных рафид. По-видимому, таким образом растения бровника выводят из активного обмена излишки солей. У молодых «клубней» на поверхности образуются волоски. Основная часть клеток утолщенной части тубероида представлена запасающей паренхимой с крахмальными зёрнами. Проводящие ткани развиты слабо, имеют вид нескольких (от 4 до 7) стел, отграниченных эндодермами.

Виргинильные (v) и *генеративные* (g) особи бровника имеют общие признаки взрослых особей с типичными для данной жизненной формы чертами строения: 2-3 листа размером 42-45×10 мм толщиной около 405-420 мкм с 13-15 жилками (чис. 10). Толщина верхнего эпидермиса возрастает до 175 мкм.

Обращает внимание своеобразное строение стебля генеративных особей (рис. 11). Стебель покрыт однослойной эпидермой из крупных клеток с мощной кутикулой. Кора из трех слоёв хлоренхимы. На границе коры и стели выражено кольцо из толстостенных склеренхимных волокон. Стель представлена одним кругом закрытых коллатеральных пучков, расположенных в одревесневшей паренхиме. Центральная часть стели состоит из

тонкостенных паренхимных клеток, выполняющих запасающую функцию.

У виргинильных и генеративных растений образуется по 3-5 придаточных корней длиной до 40 мм, число слоёв мезодермы в них возрастает до 6-8, количество лучей ксилемы – до 6-8.

Интенсивность микоризной инфекции мезодермы составляет для виргинильных особей в более старых корнях 70-90%, в более молодых корнях – 30-40%.

V- и g- особи развиваются из тубероидов диаметром около 5-6 мм, и сами формируют от 1 до 3 (реже 4) дочерних тубероидов такого же диаметра на длинных «столонах». Более 50% особей виргинильного возрастного состояния размножаются вегетативно. Интенсивность вегетативного размножения у генеративных особей зависит от уровня их жизненности. У виргинильных особей столоновидная часть тубероида удаляет дочернее растение на 15 мм, а у генеративных особей – на 38 мм. Внутреннее строение клубневидной части тубероидов показано на рис. 12.

По большинству морфологических признаков изученные генеративные растения *Herminium monorchis* хорошо дифференцируются на 3 группы. Особи нормальной (хорошей) жизненности – растения высотой около 40 см с тремя крупными розеточными и двумя более мелкими стеблевыми листьями длиной около 6 см и шириной до 2 см.

Побеги растений пониженной и низкой жизненности имеют меньшую высоту на 32% и 64% соответственно. Также для них характерна менее развитая листовая поверхность за счёт того, что у них формируется меньшее количество листьев, а также уменьшаются размеры листьев. По плотности жилкования они также уступают особям хорошей жизненности на 15% и 38% соответственно.

Генеративные особи *Herminium monorchis* значительно различаются по уровню жизненности (табл. 3, рис. 13).

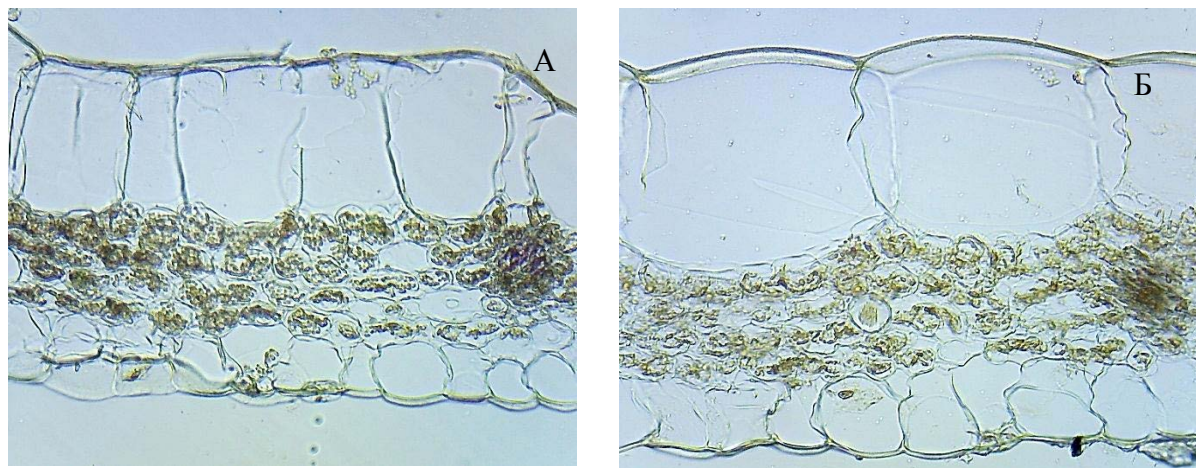


Рис. 10. Строение листа v- (А) и g-особей (Б) *Herminium monorchis*, ув. 10×10
The structure of leaf v- (A) and g-species of (Б) *Herminium monorchis*, magnification 10×10

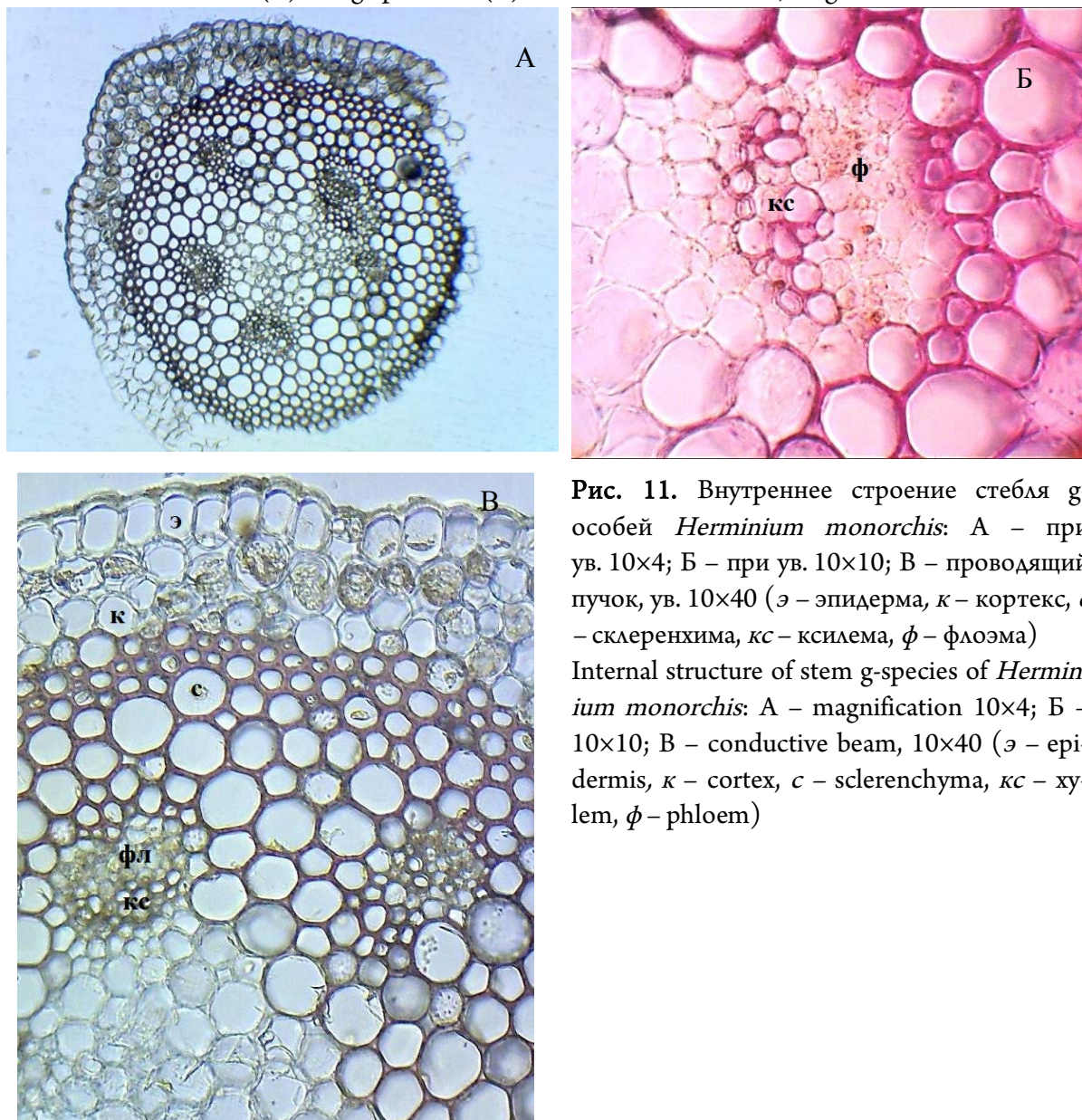


Рис. 11. Внутреннее строение стебля g-особей *Herminium monorchis*: А – при ув. 10×4; Б – при ув. 10×10; В – проводящий пучок, ув. 10×40 (э – эпидерма, к – кортекс, с – склеренхима, кс – ксилема, ф – флоэма)
Internal structure of stem g-species of *Herminium monorchis*: А – magnification 10×4; Б – 10×10; В – conductive beam, 10×40 (э – epidermis, к – cortex, с – sclerenchyma, кс – xylem, ф – phloem)

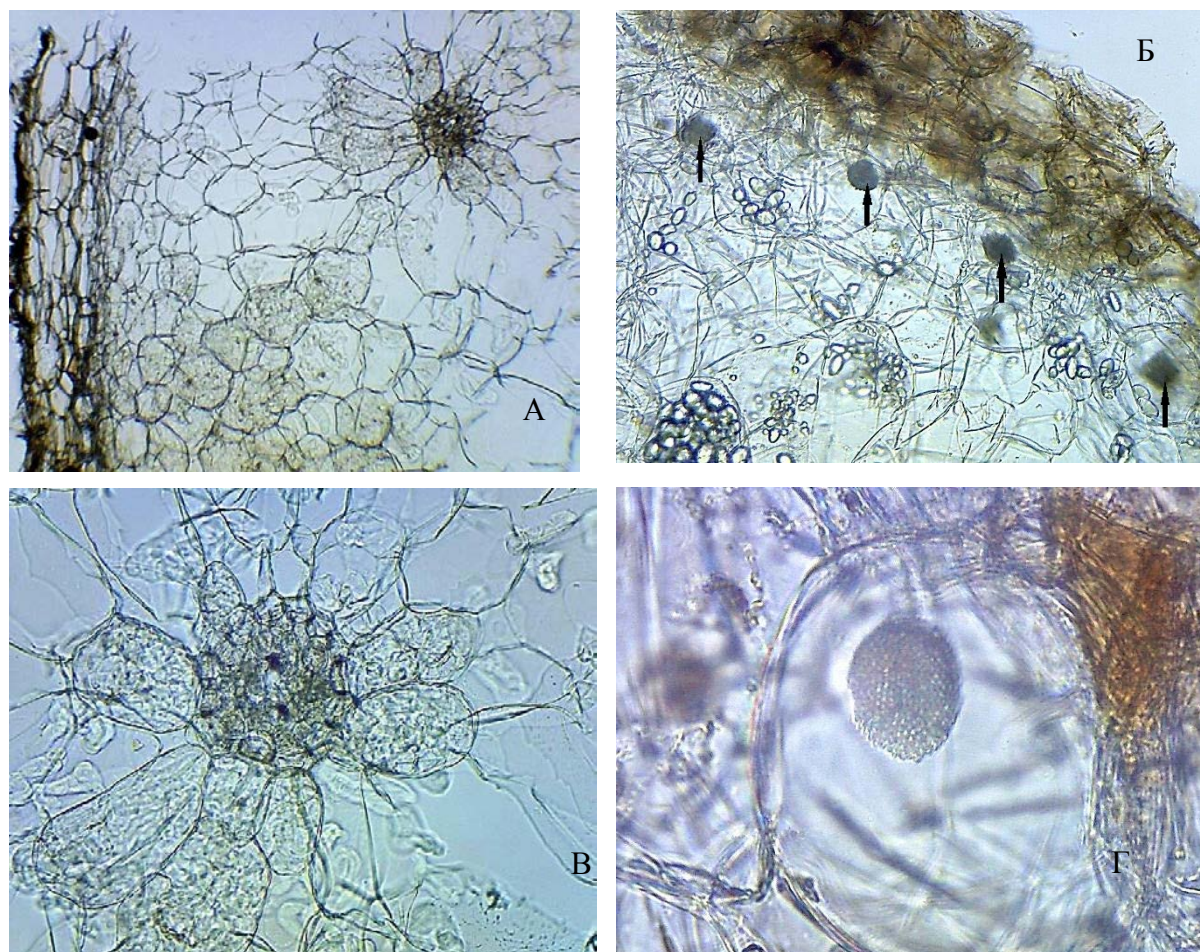


Рис. 12. Строение утолщенной клубневидной части тубероида v-особей *Herminium monorchis*: А – молодой тубероид, ув. 10×4; Б – зрелый тубероид, ув. 10×4 (стрелками показаны группы рафид); В – проводящий пучок, ув. 10×10; Г – клетка с рафидами, вид сверху, ув. 10×40

The structure of tuber thickened part of tuberoid v-species of *Herminium monorchis*: А – young tuberoid, magnification 10×4; Б – mature tuberoid, 10×4 (the arrow shows the calcium oxalate crystals group); в – conductive beam, 10×10; Г – cell with calcium oxalate crystals, top view, 10×40

Таблица 3. Биометрические показатели генеративных особей бровника разной жизненности
Biometrics of generative species of *Herminium monorchis* of different vitality

Высота побега, см	Количество листьев, шт	Длина листьев, мм	Ширина листьев, мм	Количество жилок, шт	Количество коробочек, шт	Количество дочерних клубней, шт	Диаметр основного тубероида, мм	Диаметр дочернего тубероида, мм
Особи хорошей жизненности (n=4)								
37,5 ±1,8	5,3±0,3	57,6 ±9,5	17,2 ±4,5	21,4±0,6	49,3±5,4	3,3±0,7	11,5±0,3	6,0±0,8
Особи пониженной жизненности (n=10)								
25,3 ±1,2	3,2±0,1	59,3 ±3,3	12,7 ±0,7	18,1±1,0	28,6±2,6	2,0±0,2	8,8±0,5	5,6±0,6
Особи низкой жизненности (n=12)								
13,3 ±0,5	3,3±0,3	32,4 ±3,1	7,8 ±0,5	13,3±0,4	10,5±1,1	1,4±0,2	6,4±0,2	4,2±0,6



Рис. 13. Генеративные особи *Herminium monorchis* разной жизненности
Generative species of *Herminium monorchis*

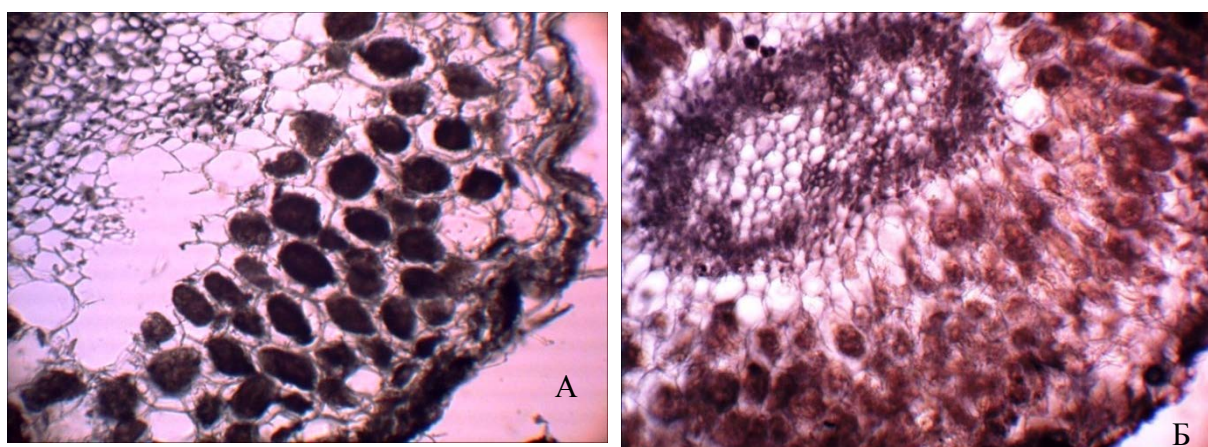


Рис. 14. Строение корня g-растений *Herminium monorchis* нормальной (А) и пониженной жизненности (Б), при ув. 10×10
The structure of root g-plants *Herminium monorchis* of normal (А) and lower vitality (Б), magnification 10×10

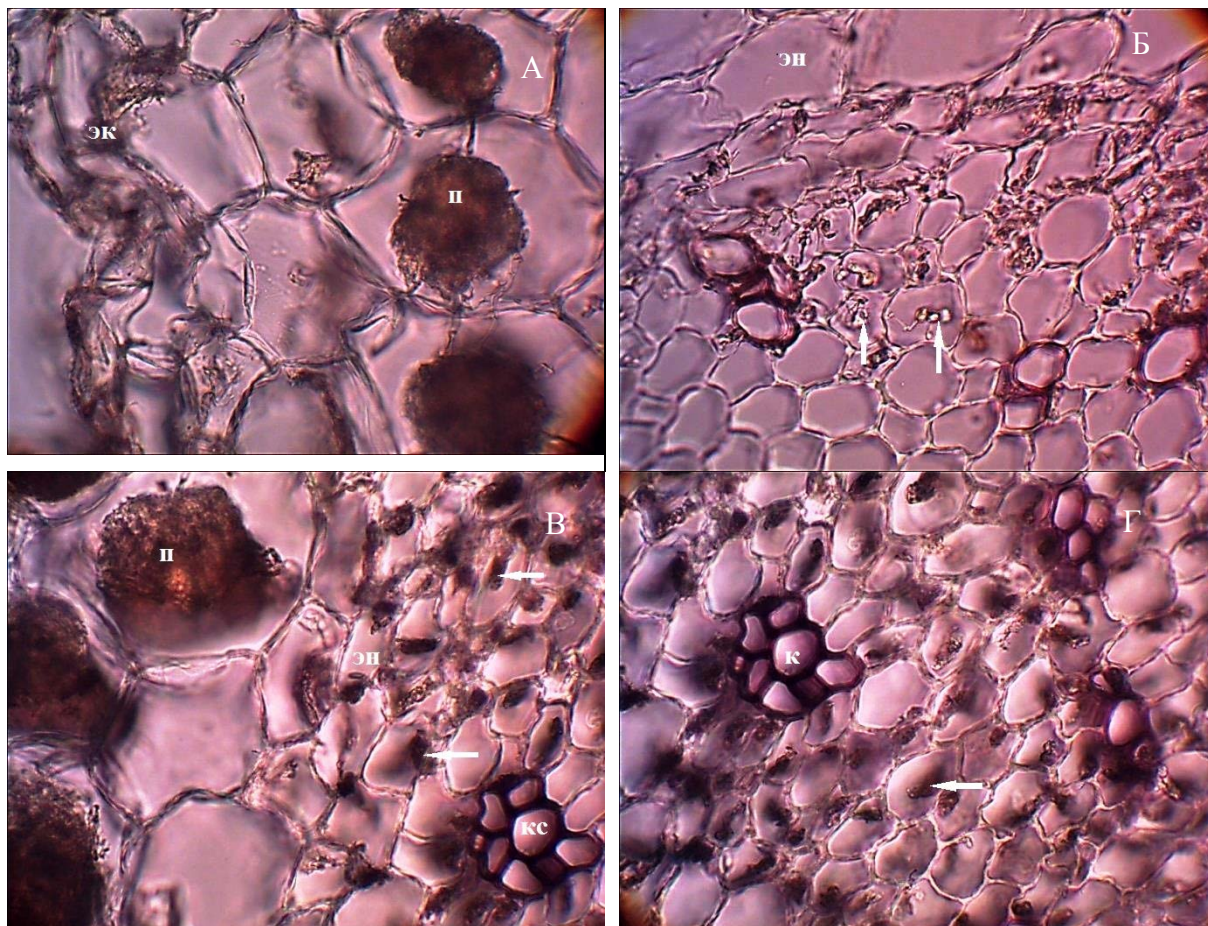


Рис. 15. Строение корня g- растений *Herminium monorchis* хорошей жизненности: А – периферическая часть коры; Б, В – граница коры и стели; Г – центральный осевой цилиндр, ув. 10×40 (п – пелотоны коры, эк – экзодерма, эн – эндодерма, кс – ксилема; грибные гифы показаны стрелками)

The structure of root g-plants *Herminium monorchis* of good vitality: А – peripheral part of the cortex; Б, В – boundary of the cortex and central part; Г – central axial cylinder, magnification 10×40 (п – pelotons of cortex, эк – exoderm, эн – endoderm, кс – xylem; arrows indicate the fungal hyphae)

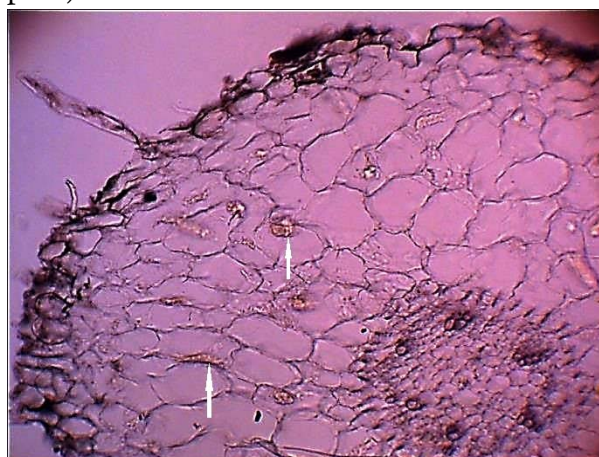


Рис. 16. Строение корня g- растений *Herminium monorchis* низкой жизненности, при ув. 16×10 (грибные гифы обозначены стрелками)

The structure of root g-plants *Herminium monorchis* of vitality: magnification 16×10 (arrows indicate the fungal hyphae)

Особи хорошей жизненности активно вегетативно размножаются: формируют по 2-5 тубероидов. Растения пониженной жизненности образуют в основном по 2 тубероида. Большинство особей низкой жизненности

(67%) формируют только 1 тубероид (тубероид замещения), то есть вегетативное размножение у них не осуществляется. Семенное размножение у особей хорошей жизненности, видимо, также протекает успешно. У

них формируется около 50 коробочек на одном растении. У особей пониженной и низкой жизненности их число меньше на 42% и 79% соответственно.

Особи хорошей жизненности встречаются единично, видимо, в наиболее благоприятных условиях, т.е. на почвах, в гумусовом горизонте которых содержание солей наименьшее для данного участка. Растения низкой жизненности приурочены к наиболее засоленным участкам.

Однако растительный покров на таких участках сильно разрежен – конкуренция со стороны других видов ослаблена. Поэтому доля *Herminium monorchis* в сложении растительного покрова возрастает до 20-40 отн. % (125-250 шт./м²; 77-134 генеративных растений на м²). Видимо, *Herminium monorchis* обладает определёнными физиологическими и биохимическими адаптациями к засолению, поэтому на таких участках может существовать, хотя и в сильно ослабленном состоянии.

Обнаружена зависимость между уровнем жизненности g- особей *Herminium monorchis* и интенсивностью микоризной инфекции.

У растений хорошей и пониженной жизненности 90-100% всех клеток мезодермы содержит интенсивно окрашенный мицелий, занимающий практически всю полость клеток (рис. 14).

При этом микобионт обнаруживается не только в первичной коре, но и в центральном осевом цилиндре, причём только у особей хорошей и пониженной жизненности (рис. 15).

У растений низкой жизненности только около половины всех клеток первичной коры содержат мицелий симбионта, который за-

нимает относительно небольшой объём клетки, и имеет более светлую окраску, что говорит о меньшей интенсивности метаболических процессов (рис. 16).

Таким образом, *Herminium monorchis* на луговых почвах хлоридно-сульфатного с гипсом типа засоления способен осуществлять большой жизненный цикл, устойчиво существовать и поддерживать численность популяции благодаря ряду биологических особенностей. Как вегетативный однолетник, *Herminium monorchis* активно размножается вегетативным способом, что позволяет удерживать территорию при условии слабой задернованности почвы. Данная жизненная форма позволяет «отказаться» от многолетних органов, требующих защиты от засоления. Исходя из внутреннего строения вегетативных органов, по особенностям солевого обмена *Herminium monorchis* должен быть отнесён к группе криногалофитов, способных обитать на засоленных почвах путём выведения излишков солей из активного обмена веществ. У *Herminium monorchis* это достигается за счёт накопления солей в особых клетках в листьях и тубероидах, в том числе в форме рафид, и дальнейшего отмирания этих органов. Несомненно, важную роль в приспособлении к специфическим условиям засоленного луга играют симбиотические взаимоотношения с грибами, однако его физиологические и биохимические аспекты пока не установлены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы адресуют слова благодарности Л.А. Новиковой и Н.А. Леоновой за ценные консультации и поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: МГУ, 2004, 312 с.
- Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: УГУ, 1994, 95 с.
- Вахромеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. М.: Наука,

REFERENCES

- Barykina R.P., Veselov T.D., Devyatov A.G., Jalilova H.H., Ilyina G.M., Chubatova N.V. A guide to botanical microtechnic. Principles and methods. Moscow, 2004, 312 p. (in Russian)
- Blagoveshchenskiy V.V., Rakov N.S. Synopsis of the flora of vascular plants of Ulyanovsk region. Ulyanovsk, 1994, 95 p. (in Russian)
- Cherepanov S.K. Vascular plants of Russia and Neighboring Countries. Petersburg, Peace and family, 1995, 990

- 1991, с. 92-94.
- Вяль Ю.А., Новикова Л.А., Карпова Г.А., Лойко С.В. Особенности генезиса гипсоносных луговых почв в условиях Пензенской области. *Нива Поволжья*, 2013, № 2(27), с. 21-27.
- Герасимович Л.В. Распространение, эколого-фитоценоотические особенности и охрана видов семейства *Orchidaceae* в республике Алтай. *Ботанич. журн.*, 2011, т. 92, № 4, с. 584-589.
- Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. М.: КМК, 2002, с. 508.
- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М.: МГУ, 2005, 256 с.
- Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium maritragon* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ, 2010, 22 с.
- Красная книга республики Мордовия. Т. I. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск: Мордовск. книж. изд-во, 2003, с. 106.
- Красная книга Самарской области. Т. I. Редкие виды растений, лишайников и грибов / Под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007, с. 194.
- Красная книга Тверской области / Под редакцией А.С. Сорокина. Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002, с. 194.
- Красная книга Чувашской республики. Т. 1, ч. 1. Редкие и исчезающие растения и грибы. Чебоксары: РГУП «Чувашия», 2001, с. 150.
- Кривошеев М.М., Барлыбаева А.А. Особенности репродукции *Herminium monorchis* (L.) R. Br. *Orchidaceae* Juss на Южном Урале. *Вестник Оренбургск. гос. ун-та*, 2011, № 12(131), с. 96-97.
- Лебедева. С.А., Лебедев Е.А. Представители семейства ORCHIDACEAE во флоре заповедника «Хакасский». *Территориальные исследования: цели, результаты и перспективы*. Тез. 6-й регион. шк.-семинара молодых учёных, аспирантов и студентов. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2011, с. 72.
- Любарский Е.Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков. *Ботанич. журн.*, 1961, т. 46, № 7, с. 959-968.
- Медведева Н.Г. Подземные воды четвертичных отложений территории Пензенской области. *Вопр. географии Пензенской области*. Географич. сб. Вып. 2. Ленинград, 1969, с. 62-72.
- Новикова Л.А., Разживина Т.В. Галофильный компонент флоры Пензенской области в региональной Красной книге. Раритеты флоры Волжского бассейна: доклады участников I Рос. науч. конф. Тольятти, 2009, с. 153-162.
- Новикова Л.А., Вяль Ю.А., Леонова Н.А., Панькина Д.В. Геоботаническая характеристика Ольшанско-
п. (in Russian)
- Chistyakova A.A. *Herminium monorchis*. *Red Book of Penza region. Fungi and vascular plants*. Penza, 2002, v. 1, p. 113. (in Russian)
- Chistyakova A.A. *Herminium monorchis*. *Red Book of Penza region. Fungi, lichens, mosses and vascular plants*. Penza, 2013, v. 1, p. 219. (in Russian)
- Gerasimovich L.V. Distribution, ecological and community features and protection of species of *Orchidaceae* in the Altai Republic. *Botanical Journ.*, 2011, v. 92, no. 4, pp. 584-589. (in Russian)
- Gubanov I.A. Kiselev K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. Illustrated Guide of the Middle Russia Plants. V. 1. Moscow, 2002, 508 p. (in Russian)
- Kobozeva E.A. Biomorphology and population ecology of bulbous plants in different natural zones of the Volga Upland (on the example of *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. and *Lilium maritragon* (L.). Abstract of diss. Cand. Biol. sci. Moscow, 2010, 22 p. (in Russian)
- Krivocheev M.M., Barlybaeva A.A. Reproduction features of *Herminium monorchis* (L.) R. Br. *Orchidaceae* Juss. in the southern Urals. *Proceedings of Orenburg State University*, 2011, no. 12(131), pp. 96-97. (in Russian)
- Lebedev. S.A., Lebedev E.A. Members of the family *Orchidaceae* in the flora of the reserve "Khakassky". *Territorial research: objectives, results and prospects*. Abstracts of the 6th Regional School-Seminar of Young Scientists and students. Birobidzhan, 2011, p. 72. (in Russian)
- Lyubarskii E.L. On the evolution of vegetative reproduction and propagation of herbaceous polycarpic. *Botanical Journ.*, 1961, v. 46, no. 7, pp. 959-968. (in Russian)
- Medvedeva N.G. Groundwater of Quaternary deposits in the Penza region. *Geography of Penza region*. V. 2. Leningrad, 1969, pp 62-72. (in Russian)
- Novikova L.A., Razzhivina T.A. Halophilic flora component of Penza region in the regional Red Book. *Rare flora of the Volga river basin: reports of participants of the I Russian Scientific Conference*. Togliatti, 2009, pp. 153-162. (in Russian)
- Novikova L.A., Vyal J.A., Leonova N.A., Pankina D.V. Geobotanical characteristic of Olshansky alkaline soil in Penza region. *Niva Povolzhya*, 2014, no. 1(30), pp. 49-56. (in Russian)
- Pyhalova T.D., Anenkhonov O.A., Badmaeva N.K., Naydanov B.B. Synopsis of the flora of saline habitats of the Western Transbaikalia. *Proceedings of Irkutsk State University*, 2013, v. 6, no. 1, pp. 86-101. (in Russian)
- Rabotnov T.A. Methods for determining the age and length of life of the herbaceous plants. *Field geobotany*. Moscow; Leningrad, 1960, v. 2, pp. 141-149. (in Russian)
- Red Book of the Republic of Chuvashia. V.1, part 1. Rare and endangered plants and fungi. Cheboksary, 2001,

- го солонца в Пензенской области. *Нива Поволжья*, 2014, вып. № 1(30), с. 49-56.
- Пыхалова Т.Д., Аненхонов О.А., Бадмаева Н.К., Найданов Б.Б. Конспект флоры засоленных местообитаний Западного Забайкалья. *Изв. Иркутск. гос. ун-та*, 2013, т. 6, № 1, с. 86-101.
- Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. *Полевая геоботаника*. М.; Л.: АН СССР, 1960, т. 2, с. 141-149.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981, 231 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962, 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. *Полевая геоботаника*, Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 146-205.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. Деп. в ВИНТИ, 1972, т. 1, с. 84-169.
- Симагина Н.О., Лысякова Н.Ю., Булавин И.В. Аллопатические аспекты симбиотических взаимоотношений некоторых видов семейства Orchidaceae. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*, 2009, вып. 20, с. 50-56.
- Солянов А.А. Новые сборы растений, редких для Пензенской области. *Изв. Пензенского гос. педагогич. ун-та. Сер. Естеств. науки*, 2007, № 5(9), с. 27-28.
- Татаренко И.В. Микориза орхидных (Orchidaceae Juss.) Приморского края. *Ботанич. журн.*, 1995, т. 80, № 8, с. 64-72.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1997, с. 136-137.
- Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МПГУ, 2007, 49 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Биол. науки*, 1975, № 2, с. 7-34.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995, 990 с.
- Чистякова А.А. Бровник одноclubневой. *Красная книга Пензенской области*. Грибы и сосудистые растения. Пенза: Пензенская правда, 2002, т. 1, с. 113.
- Чистякова А.А. Бровник одноclubневой. *Красная книга Пензенской области*. Грибы, лишайники, мхи и сосудистые растения. Пенза: Пензенская правда, 2013, т. 1, с. 219.
- p. 150. (in Russian)
- Red Book of the Republic of Mordovia. V. I. Rare species of plants, lichens and fungi. Saransk, 2003, p. 106. (in Russian)
- Red Book of the Samara region. V. I. Rare species of plants, lichens and fungi. Togliatti, 2007, p. 194. (in Russian)
- Red Book of Tver Region. Tver, 2002, p. 194. (in Russian)
- Selivanov I.A. Mycosymbiotrophysm as a form consortia connection in the vegetation cover of the Soviet Union. Moscow, Science, 1981. 231 p. (in Russian)
- Serebriakova T.I. The concept of the life forms of plants. *Manuscript deposited in VINITI*, 1972, v. 1, pp. 84-169. (in Russian)
- Serebrjakov I.G. Ecological morphology of plants. Moscow, 1962, 378 p. (in Russian)
- Serebrjakov I.G. Life forms of higher plants and their study. *Field geobotany*. Leningrad, 1964, v. 3, pp. 146-205. (in Russian)
- Simagina N.O., Lysyakova N.Y., Bulavin I.V. Allopathic aspects of symbiotic relationships of some species of the family Orchidaceae. *Ecosystems, their optimization and security*, 2009, issue 20, pp. 50-56. (in Russian)
- Solyanov A.A. New collection of plants, rare for the Penza region. *Proceedings of Penza State University*, 2007, no. 5(9), pp. 27-28. (in Russian)
- Tatarenko I.V. Biomorphology of orchids (Orchidaceae Juss.) in Russia and Japan. Abstract of diss. Dr. Biol. sci. Moscow, 2007, 49 p. (in Russian)
- Tatarenko I.V. Mycorrhiza of the orchids (Orchidaceae Juss.) of Primorsky Krai. *Botanical Journ.*, 1995, v. 80, no. 8, pp. 64-72. (in Russian)
- Tatarenko I.V. Orchids of Russia: life forms, biology, protection. Moscow, 1997, pp. 136-137. (in Russian)
- Uranov A.A. Age structure of populations as a function of time and energy wave processes. *Biol. Science*, 1975, no. 2, pp. 7-34. (in Russian)
- Vakhromeeva M.G., Denisov L.V., Nikitin S.V., Samsonov S.K. Orchids of our country. Moscow, Science, 1991, pp. 92-94. (in Russian)
- Vyal Y.A., Novikova L.A., Karpova G.A., Loiko S.V. Features of the genesis of gypsum meadow soils under the Penza region. *Niva Povolzhya*, 2013, no. 2(27), pp. 21-27. (in Russian)
- Zhmylev P.Y., Alekseev Y.U. Karpukhina E.A., Balautin S.A. Biomorphology of plants: an illustrated dictionary. Moscow, 2005, 256 p. (in Russian)

PECULIARITIES OF BIOLOGY OF *HERMINIUM MONORCHIS* (ORCHIDACEAE) IN SALINE CONDITIONS

Vial' Iuliia Aleksandrovna

Candidate of Biology, associate professor of the Department of Botany, Plant Physiology and Biochemistry, Penza State university; 40, Krasnaia street, Penza, 440026, Russia; vyal81@mail.ru

Mazei Natal'ia Grigor'evna

Candidate of Biology, associate professor of the Department of Botany, Plant Physiology and Biochemistry, Penza State university; natashamazei@mail.ru

Key words

Herminium monorchis
halophytes
ontogenesis

Abstract. Ontogenesis of *Herminium monorchis* on meadow soils, chloride-sulfate with plaster type of salinity is studied. Age status and as well as biometric characteristics are described. Peculiarities of anatomy of plant organs at different ontogenesis stages are studied. Direct positive correlation between the level of vitality flowering of the species of *Herminium monorchis* and degree of development of mushroom mycelium in its roots is found. Peculiarities of vegetative reproduction of *Herminium monorchis* in saline conditions are described.

Received for publication 07.10.2014