

Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала

И. А. КИРИЛЛОВА, Д. В. КИРИЛЛОВ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: plotnikova@ib.komisc.ru

Статья поступила 07.11.2014

Принята к печати 10.12.2014

АННОТАЦИЯ

В статье приводятся данные по изучению репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в Республике Коми, где вид находится на северной границе ареала. Представлены морфометрические показатели цветков, плодов и семян в различных местообитаниях этого вида в регионе. Определена доля завязавшихся плодов, семенная продуктивность и качество семян *G. conopsea*.

Ключевые слова: орхидные, репродуктивная биология, морфометрия семян, семенная продуктивность.

Семейство Orchidaceae представляет собой одно из интереснейших с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений, но наши знания об орхидных северных территорий до сих пор остаются неполными, особенно это касается некоторых аспектов их репродуктивной биологии. В частности, дефицит информации касается семенной продуктивности отдельных видов орхидных из-за сложности подсчета огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [Arditti, Ghani, 2000; Блинова, 2008; и др.]. Для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений о репродуктивных характеристиках [Блинова, 2009].

Объектом нашего исследования стал кокушник комариный *Gymnadenia conop-*

sea (L.) R. Br. – бореальный евразийский вид, одна из наиболее распространенных в Европе северных орхидей. На территории Республики Коми вид находится на северной границе своего ареала, чаще встречается в южных и юго-западных районах региона. Произрастает на болотах, сыроватых лугах, в травяно-сфагновых сосняках, в зеленомошных травяных и сфагновых ельниках, сырых травяных смешанных лесах, ольшаниках, а также на известняковых, мергелевых и гипсовых обнажениях с травяным покровом и без него [Мартыненко, 1976]. *G. conopsea* размножается преимущественно семенным путем [Вахрамеева и др., 1993]. Вид относится к высокоспециализированным энтомофилам, привлекающим насекомых, в основном чешуекрылых, окраской венчика, нектаром и при-

ятным запахом [Nillson, 1979; Блинова, 2008; и др.].

Цель работы – изучение особенностей репродуктивной биологии *G. conopsea* в Республике Коми, где до этого подобных исследований не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России. Протяженность ее с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина) (рис. 1). Климат умеренно-континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом. В южной части республики климат более мягкий. Сумма среднесуточных температур выше 10 °С достигает 1550 °С, годовая сумма осадков составляет 550–600 мм. Безморозный период продолжается около 105 дней. Самый теплый месяц – июль, с температурой в среднем около 16–17 °С, холодный – декабрь (средняя температура –15...–17 °С). На севере и северо-востоке республики условия более суровые. За вегетационный период сумма средних суточных температур выше 10 °С составляет только 800–1000 °С, за год выпадает 420–460 мм осадков. Безморозный период составляет 70–85 дней и меньше. Самый теплый месяц – июль (со среднемесячной температурой 12–13 °С), холодный – декабрь (средняя температура – –19...–20 °С).

Исследования проводили в 2003–2014 гг. в разных частях региона. Изучены 24 ценопопуляции (ЦП) *G. conopsea*, часть из них – в течение ряда лет (см. рис. 1). При изучении морфометрических особенностей растений учитывали высоту, длину соцветия, число и размеры листьев и цветков, а также длину коробочек. В каждой ЦП проанализировано по 30–40 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с

помощью скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

Плодозавязываемость и морфометрию семян изучали в 12 ЦП вида в 2009–2014 гг. в разных частях региона: ЦП 1 – пойма р. Важелью, хвощово-вахтово-сфагновое болото (Вычегодско-Мезенская равнина); ЦП 2 – окрестности дер. Коччойяг, сосняк разнотравно-хвощово-зеленомошный (Вычегодско-Мезенская равнина); ЦП 3 – окрестности пос. Гавриловка, разнотравный луг (Вычегодско-Мезенская равнина); ЦП 4 – выходы известняков по левому берегу р. Сойва, ниже пос. Ниж. Омра, склон юго-западной экспозиции (Южный Тиман); ЦП 5 – левый берег р. Сойва, окрестности пос. Ниж. Омра, разнотравный луг (Южный Тиман); ЦП 6 – выходы известняков по левому берегу р. Омра, сосновое травяно-зеленомошное редколесье на южном склоне (Южный Тиман); ЦП 7 – выходы известняков по правому берегу р. Омра, травяно-моховые сообщества на северо-западном склоне (Южный Тиман); ЦП 8 – выходы известняков по левому берегу р. Сойва, выше пос. Ниж. Омра, склон южной экспозиции (Южный Тиман); ЦП 9 – правый берег р. Печорская Пижма, урочище Каменный ручей, травянистый бечевник (Средний Тиман); ЦП 10 – выходы известняков по левому берегу р. Мыла, осыпной склон южной экспозиции (Северный Тиман); ЦП 11 – левый берег р. Цильма, облесенный скалистый склон (Северный Тиман); ЦП 12 – выходы известняков по правому берегу р. Кожим, листовничное кустарничково-зеленомошное редколесье (Приполярный Урал). Динамика среднесуточных температур воздуха в летний период в данных местообитаниях приведена на рис. 2, характеристика вегетационных периодов изучения – в табл. 1.

В литературе [Перебора, 2005; и др.] имеются сведения о разнокачественности плодов в соцветии *G. conopsea*. Нижние коробочки более крупные с большим количеством семян, верхние – наоборот. Поэтому при изучении количественных параметров мы брали плоды со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена

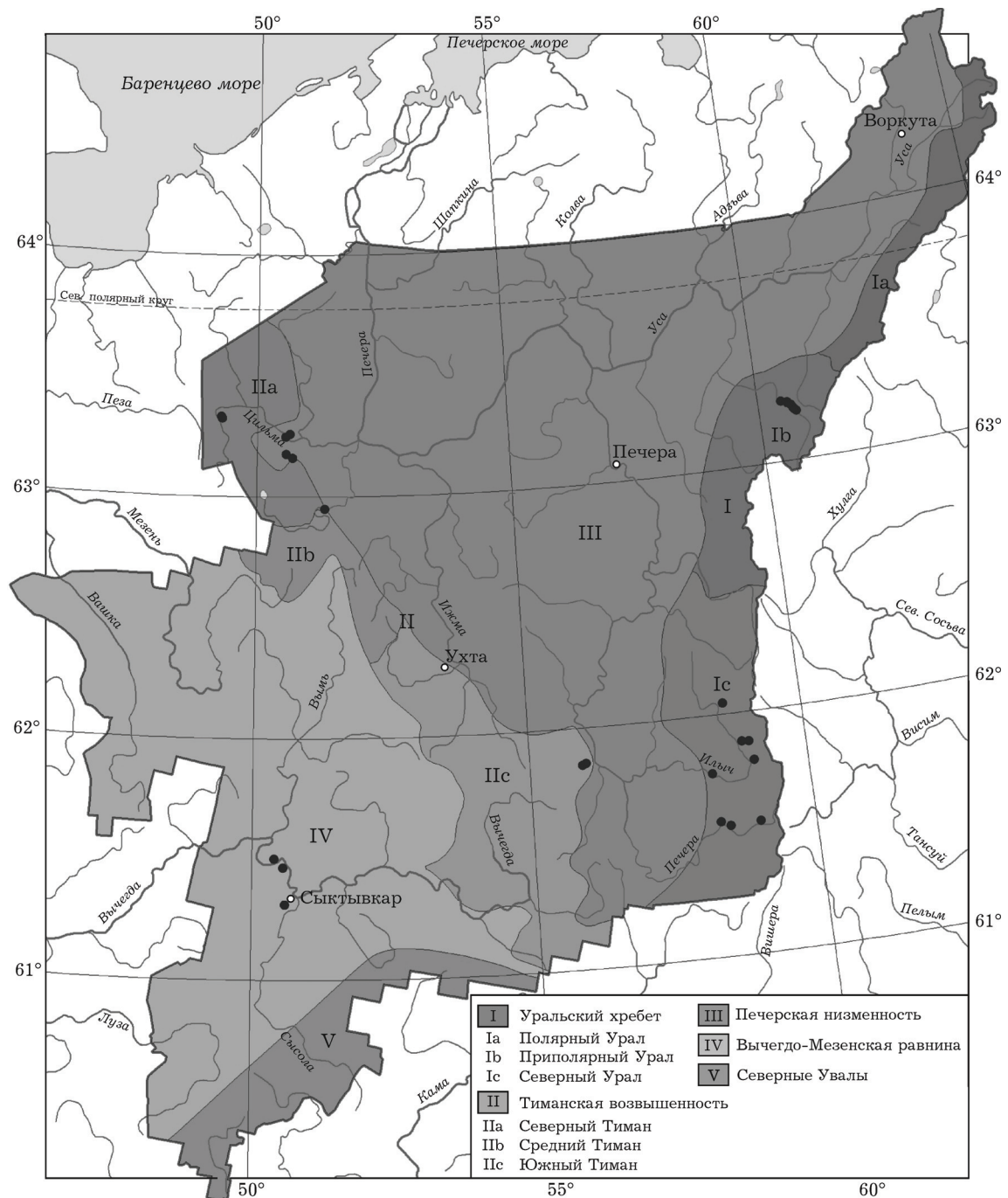


Рис. 1. Республика Коми (ландшафтное районирование дано по "Атласу Коми АССР", 1964). Точками показаны места сбора материала

просматривали под микроскопом Micros MC200A с видеонасадкой Sanyo VCC-6592P. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени, цвет и форму семенной кожуры у 40–50 выполненных семян из каждой выборки.

Объем семенной кожуры (VS) и зародыша (VE), соотношение этих показателей и объем воздушного пространства в семени (AS) вычисляли по следующим формулам:

$$VS = 2[(ШС/2)^2 \times (1/2ДС) \times 1,047],$$

где ШС – ширина семенной кожуры; ДС – длина семенной кожуры; 1,047 – $\pi/3$;

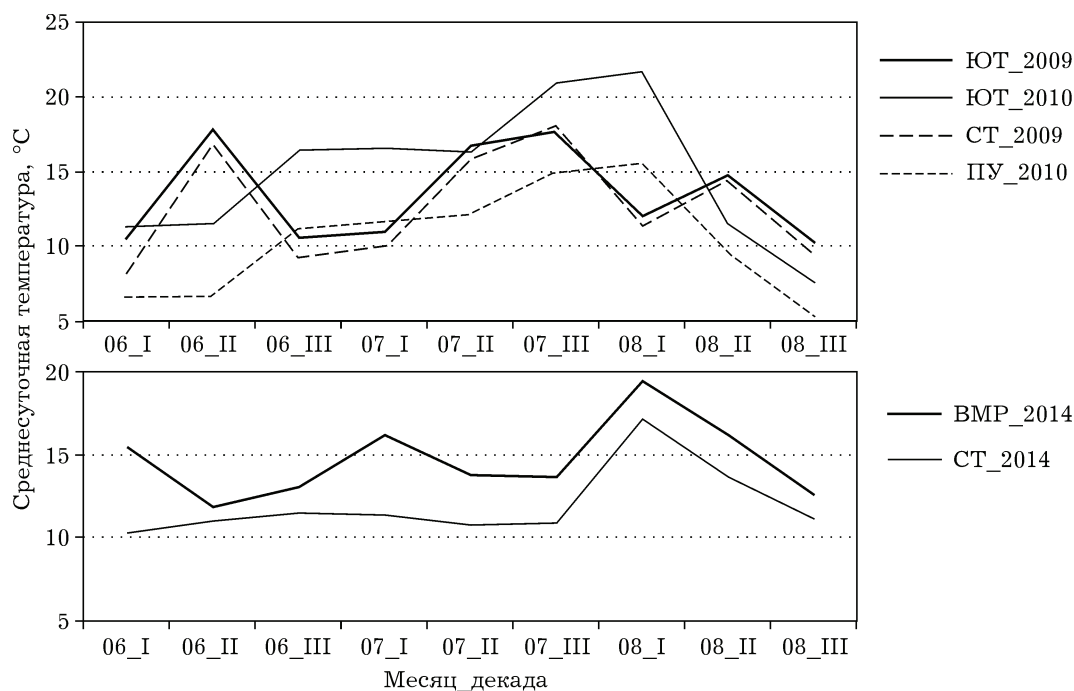


Рис. 2. Среднесуточные температуры воздуха в летний период по декадам (ЮТ – Южный Тиман, СТ – Северный Тиман, ПУ – Приполярный Урал, ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина)

$$VE = 4/3 \times \pi \times (1/2ДЗ) \times (1/2ШЗ)^2,$$

где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша;

$$AS = (VS - VE)/VS \times 100 \%$$

[Arditti et al, 1979; Healey et al, 1980].

Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП). Подсчет количества семян в коробочках проводился с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ. Семена из од-

ной коробочки высыпали на лист прозрачной пластиковой пленки (0,18 мм толщиной) и сканировали на HP Scanjet G2710 с разрешением 1200 dpi. Полученное изображение обрабатывали средствами программы ImageJ (ver. 1.48). Использование алгоритма “find maxima” позволило в автоматическом режиме представить отдельные семена в виде условных векторных точек, общее количество которых и соответствовало числу семян на изображении (в коробочке). В каждой ЦП просчитаны семена в 5–6 коробочках из средней части соцветия. В работе использовали такие показатели, как условно-реальная се-

Т а б л и ц а 1

Характеристика вегетационных периодов в исследованных местообитаниях в разные годы

Местообитание	Год	Сумма активных температур (>10 °С)	Сумма осадков за период с температурой >10 °С	Гидротермический коэффициент Селянинова
Вычегодско-Мезенская равнина	2014	1284,5	247,4	1,9
Южный Тиман	2009	1064,4	138,2	1,3
	2010	1211,6	127,6	1,1
Северный Тиман	2009	905,4	130,6	1,4
	2014	842,6	165,6	2,0
Приполярный Урал	2010	665,6	128,0	1,9

менная продуктивность [Ходачек, 1970], реальная семенная продуктивность [Вайнагий, 1974; Левина, 1981], условно-потенциальная семенная продуктивность [Блинова, 2009] и урожай семян [Работнов, 1960].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Высота особей *G. conopsea* в Республике Коми составляет в среднем 30 (15–69) см. Листья в числе 3–4 (2–6) линейно-ланцетные, несколько вдоль сложенные, снизу килеватые, 8–11 см длиной и около 1 см шириной. Соцветие – густой многоцветковый колос, 8 (4–15) см длиной из 27 (8–92) цветков. Прицветники эллиптически-ланцетные, длиннозостренненные, в среднем 12–13 мм длиной. Цветки – сидячие, лилово-розовые до белых. Верхний листочек наружного круга околоцветника – продолговато-яйцевидный, тупой, 6,3 (4,2–8,8) мм длиной. Боковые наружные листочки эллиптические, отогнутые, неравнобокие, вдоль свернутые, отклонены несколько в стороны и вниз, около 7 мм длиной. Боковые листочки внутреннего круга короче, неравнобокие, широкояйцевидные с одной стороны и ланцетные с другой, постепенно суженные, тупые; вместе с верхним листочком наружного круга обращены вверх и образуют шлем. Губа трехлопастная, с тупыми лопастями, из которых средняя длиннее расходящихся боковых, длиной и шириной около 6 мм. Шпорец серповидно-изогнутый, длинный, 13 (7–18) мм длиной и 1 мм шириной. Завязь скрученная, около 8 (5–11) мм длиной.

В центре ареала этого вида генеративные особи более крупные, например, в Московской обл. их высота составляет 50–75 см [Вахрамеева и др., 1993], но размеры цветков несколько мельче, чем на северной границе. Во “Флоре СССР” [Невский, 1935] приведены следующие параметры цветков *G. conopsea*: длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника – 4–4,5 мм, длина нижних лепестков наружного круга околоцветника – 5 мм, длина и ширина губы – около 5 мм. В Европе длина губы этого вида составляет 4–4,5 мм, ширина – 4,5–5,2 мм [Bateman, Rudall, 2006].

Размеры генеративных особей *G. conopsea* в Республике Коми варьируют в зависимо-

сти от места произрастания (табл. 2). Наиболее крупные особи отмечены на юге региона (Вычегодско-Мезенская равнина), по направлению к северу происходит их постепенное уменьшение. Число цветков на одно растение также максимально на Вычегодско-Мезенской равнине – в среднем 36 шт., минимально – на Северном Тимане – 23 шт., на Северном и Приполярном Урале на одно растение приходится примерно одинаковое их количество – 26–27 шт. При продвижении на север Республики Коми при общем уменьшении габитуса растений размеры цветков увеличиваются. Наиболее крупные цветки зафиксированы у растений с севера региона (Приполярный Урал и Северный Тиман). Подобная закономерность обнаружена и у другого вида орхидных – *Epipactis helleborine* (L.) Crantz в Швеции [Ehlers et al., 2002]. На длину шпорца это не распространяется. Наиболее длинный шпорец отмечен у растений с Вычегодско-Мезенской равнины и Северного Урала – 14,2–15,5 мм, в других местобитаниях его длина составляет 11–13 мм. Считается, что длина шпорца этого вида связана с длиной хоботка опыляющих его бабочек [Блинова, 2008; Sletvold, Agren, 2010; и др.]. На Тимане и Приполярном Урале *G. conopsea* чаще приурочена к выходам известняков, а на Северном Урале и Вычегодско-Мезенской равнине *G. conopsea* встречается и в болотных сообществах. Возможно, в разных биотопах данный вид опыляется разными видами насекомых.

Плод *G. conopsea* – удлиненная коробочка яйцевидной формы, с многочисленными мельчайшими семенами. Длина коробочек в регионе варьирует от 0,6 до 1,4 см, составляя в среднем 0,8–1,1 см; ширина – 0,2–0,3 см (в среднем 0,24–0,29 см). Подобные размеры отмечены для плодов этого вида на Северо-Западном Кавказе [Перебора, 2005] и в Великобритании [Meekers et al., 2012]. Размер формирующихся коробочек коррелирует с размером цветков (см. табл. 2). На севере региона коробочки более крупные, чем на юге.

Процент завязавшихся плодов *G. conopsea* в Республике Коми составляет в разных ЦП от 30,6 до 93,0 % (в среднем 64,9 %) (рис. 3). В целом по ареалу вида отмечены следующие показатели: в Московской обл. – 35–85 %

Морфометрические параметры генеративных особей *Gutierrezia saporsea* в разных частях Республики Коми

Признак	Вычелодско-Мезен- ская равнина ¹	Южный Тиман ²	C_{St}	Северный Урал ³	C_{St}	Северный Тиман ⁴	C_{St}	Приполярный Урал ⁵	C_{St}
ВР, см	43,3 ± 0,9 (31,0–69,5)	32,2 ± 0,5 (22,5–39,0)	10,5*	32,6 ± 0,4 (20,0–53,0)	0,6	29,6 ± 0,3 (19,0–46,0)	5,7*	25,7 ± 0,3 (15,0–40,5)	8,8*
ДС, см	10,4 ± 0,3 (5,0–17,0)	8,5 ± 0,2 (5,0–13,0)	4,2*	7,2 ± 0,1 (2,6–15,4)	4,5*	7,4 ± 0,1 (3,4–14,5)	1,0	8,1 ± 0,1 (3,3–14,0)	3,6*
ЧЛ, шт.	3,8 ± 0,1 (2–6)	3,8 ± 0,1 (3–5)	0	3,8 ± 0,1 (2–6)	0,2	3,6 ± 0,1 (2–5)	3,4*	3,3 ± 0,1 (2–7)	5,1*
Д1Л, см	12,7 ± 0,4(6,5–20,0)	11,2 ± 0,3 (6,0–16,0)	2,9*	8,8 ± 0,2 (3,0–18,0)	6,3*	9,9 ± 0,2 (4,8–18,0)	4,4*	7,0 ± 0,1 (2,4–13,4)	13,8*
Ш1Л, см	1,1 ± 0,1 (0,7–1,8)	1,2 ± 0,1 (0,7–2,1)	2,2*	0,8 ± 0,1 (0,3–1,6)	8,5*	0,9 ± 0,1 (0,4–1,3)	4,6*	1,1 ± 0,1 (0,4–2,2)	5,5*
Д2Л, см	15,7 ± 0,3 (12,0–22,0)	13,6 ± 0,3 (8,8–18,0)	4,8*	11,2 ± 0,2 (4,6–22,0)	6,7*	12,0 ± 0,2 (6,0–20,0)	3,3*	8,5 ± 0,1 (3,7–15,0)	17,8*
Ш2Л, см	1,0 ± 0,1 (0,6–2,1)	1,1 ± 0,1 (0,7–2,0)	2,2*	0,8 ± 0,1 (0,3–1,6)	9,2*	0,9 ± 0,1 (0,4–1,4)	3,6*	1,0 ± 0,1 (0,4–2,2)	6,5*
ЧЦ, шт.	36,2 ± 1,7 (14–93)	34,0 ± 1,3 (17–62)	1,0	26,3 ± 0,5 (6–53)	5,5*	23,2 ± 0,5 (8–43)	4,2*	27,4 ± 0,6 (8–77)	5,2*
ДГ, мм	6,2 ± 0,1 (4,9–8,0)	6,1 ± 0,1 (5,3–6,6)	1,2	5,9 ± 0,1 (4,1–8,0)	2,3*	6,3 ± 0,1 (4,0–8,0)	4,2*	6,7 ± 0,1 (5,5–8,2)	5,5*
ДВЛ, мм	5,8 ± 0,1 (4,1–7,4)	6,2 ± 0,1 (5,6–6,8)	3,7*	5,8 ± 0,1 (4,1–7,9)	4,4*	6,6 ± 0,1 (4,3–8,3)	7,9*	6,8 ± 0,1 (5,1–8,8)	2,7*
ДНЛ, мм	6,3 ± 0,1 (4,7–7,7)	6,7 ± 0,1 (5,8–7,4)	3,9*	6,2 ± 0,1 (4,2–8,1)	5,9*	7,1 ± 0,1 (4,6–9,0)	9,4*	7,7 ± 0,1 (5,8–10,3)	6,2*
ШГ, мм	6,5 ± 0,1 (4,1–8,5)	6,4 ± 0,1 (5,3–7,7)	0,9	5,6 ± 0,1 (3,7–8,5)	6,1*	6,5 ± 0,1 (5,0–8,7)	8,9*	6,2 ± 0,1 (4,4–8,9)	2,8*
ДШП, мм	15,5 ± 0,2 (11,5–18,6)	12,2 ± 0,3 (8,0–15,8)	9,5*	14,2 ± 0,1 (9,1–18,0)	6,2*	12,7 ± 0,1 (10,0–15,5)	8,3*	11,1 ± 0,1 (6,3–15,5)	8,7*
ШШП, мм	0,9 ± 0,1 (0,6–1,2)	0,9 ± 0,1 (0,7–1,1)	1,0	1,1 ± 0,1 (0,8–1,5)	8,7*	0,9 ± 0,1 (0,6–1,2)	8,1*	1,1 ± 0,1 (0,7–1,4)	8,6*
ДПР, мм	11,7 ± 0,2 (8,8–15,5)	13,5 ± 0,3 (9,8–17,2)	4,6*	12,2 ± 0,1 (6,8–18,8)	3,8*	13,2 ± 0,2 (8,7–17,8)	4,2*	12,8 ± 0,2 (6,9–20,2)	1,5
ДЗ, мм	8,0 ± 0,1 (5,2–11,5)	7,8 ± 0,1 (6,1–9,5)	0,8	7,1 ± 0,1 (4,7–9,8)	4,9*	8,0 ± 0,1 (6,3–9,8)	8,1*	8,4 ± 0,1 (6,4–11,0)	3,6*
ДК, см	0,9 ± 0,1 (0,6–1,1)	0,8 ± 0,1 (0,6–1,0)	4,1*	–	–	0,9 ± 0,1 (0,7–1,1)	7,6*	1,1 ± 0,1 (0,9–1,4)	8,8*

П р и м е ч а н и е. ВР – высота растения, ДС – длина соцветия, ЧЛ – число цветков, ДГ – длина первого (нижнего) листа, ШЛ – ширина нижнего листа, Д2Л – длина второго листа, Ш2Л – ширина второго листа, ЧЦ – число цветков, ДГ – длина губы цветка, ДВЛ – длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, ДНЛ – длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, ШГ – ширина губы, ДШП – ширина шпорца, ШШП – ширина шпорца, ДПР – длина прицветника, ДЗ – длина завязи, ДК – длина корочки. В таблице приведены среднее значение, стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения признаков и критерий Стьюдента для попарных сравнений признаков (C_{St}). Звездочкой отмечены значения критерия Стьюдента, достоверные при 95%-м доверительном интервале. ¹ – выборка 60 растений, 120 цветков; ² – выборка 60 растений, 60 цветков; ³ – выборка 240 растений, 480 цветков; ⁴ – выборка 180 растений и 180 цветков; ⁵ – выборка 300 растений, 300 цветков.

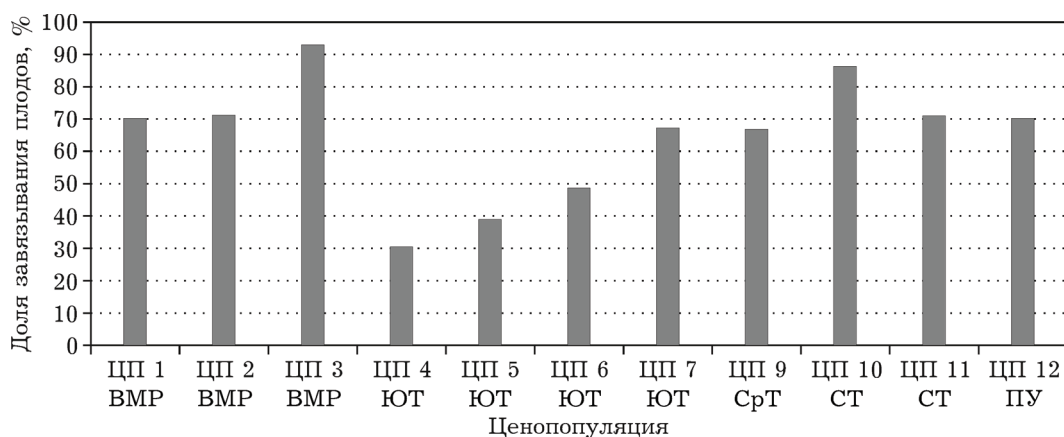


Рис. 3. Плодообразование *Gymnadenia conopsea* в Республике Коми (ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина, ЮТ – Южный Тиман, СрТ – Средний Тиман, СТ – Северный Тиман, ПУ – Приполярный Урал)

[Вахрамеева и др., 1993], на Кавказе – 51,5 [Перебора, 2005], на Среднем Урале – 84–90 [Шибанова, 2006], в Мурманской обл. – 40–60 [Блинова, 2008], в Европе – 23–95,5% [Claessens, Kleynen, 2011]. Самая высокая доля завязавшихся плодов (70,2–90,3%) у растений этого вида отмечена в ЦП с юга региона (Вычегодско-Мезенская равнина), где условия для произрастания наиболее благоприятны, и зарегистрировано максимальное количество цветков на растение. По данным ряда авторов [Huber et al., 2005], относительный успех опыления *G. conopsea* положительно коррелирует с числом цветков в соцветии. Также довольно высокие показатели (66,8–86,3%) отмечены в северных ЦП, что может быть связано с крупными размерами цветков. Исследования N. Sletvod и J. Agren [2010] в Норвегии показали, что крупные цветки у растений *G. conopsea* привлекательнее для насекомых, чем мелкие, что увеличивает успех их опыления. Можно предположить, что в более благоприятных условиях вид образует большее количество цветков для привлечения насекомых, а на севере компенсирует размерами.

Семена *G. conopsea* – светло-коричневого цвета, одни из наиболее мелких среди семян орхидных Республики Коми [Kirillova, 2012]. Форма удлиненная (индекс семени – 2,7). По классификации семян R. L. Dressler [1993], они относятся к Orchis-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 4). Их длина в регионе составляет в среднем 0,46 мм, шири-

на – 0,17 мм. Семена *G. conopsea* в Республике Коми близки по параметрам к семенам, приводимым для Европы, – 0,4–0,5 × 0,2 мм [Atlas..., 2007]. В условиях Предуралья [Шибанова, Долгих, 2010] семена этого вида несколько длиннее (0,54 мм), но такой же ширины, а на Северо-Западном Кавказе [Перебора, 2005] – более короткие и широкие (0,34 × 0,26 мм). В Республике Башкортостан [Кривошеев, Ишмуратова, 2011] и Нижегородской обл. [Широков и др., 2007] семена значительно мельче – 0,135 × 0,04 и 0,19 × 0,08 мм соответственно. Это может быть связано как с высокой географической изменчивостью семян этого вида, так и с различной точностью используемых методик измерения семян. Зародыш семян *G. conopsea* округлой или удлиненной формы (индекс зародыша – 1,5), в

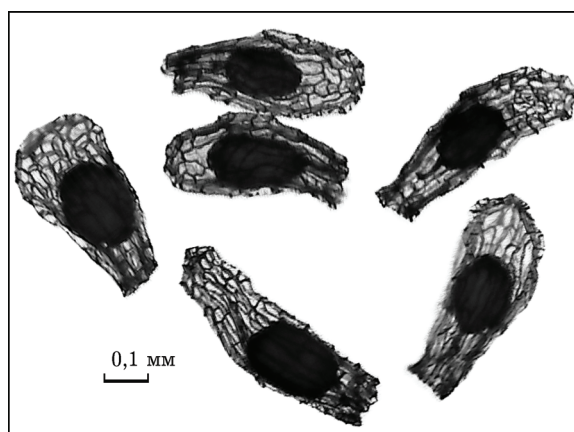


Рис. 4. Семена *Gymnadenia conopsea* в Республике Коми

среднем в регионе его размеры составляют $0,19 \times 0,13$ мм. На Северо-Западном Кавказе [Перебора, 2005] он несколько мельче – $0,17 \times 0,11$ мм.

Выявлено влияние погодных условий на размер семенной оболочки *G. conopsea*. На Южном Тимане семена данного вида собраны в разных местообитаниях в 2009 и 2010 гг. (табл. 3, 4). Вегетационный период 2009 г. отличался прохладной и умеренно-влажной погодой, сумма активных температур (> 10 °С) оказалась ниже среднееголетнего значения за последние 5 лет, тогда как в 2010 г. погода была жаркой и сухой (см. табл. 1). В первый год исследований, более суровый по погодным условиям, они оказались крупнее, чем в последующий (в 2009 г. их длина составляла $0,45$ – $0,47$ мм, в 2010 – $0,39$ – $0,43$ мм). Подобная закономерность обнаружена нами и для семян *Cypripedium calceolus* L. в Республике Коми [Кириллова и др., 2012]. Интересно, что размер зародыша не зависит от изменения размера семенной оболочки. При увеличении размера семян изменяется только доля свободного воздушного пространства. В 2009 г. в семенах *G. conopsea* с Южного Тимана она составила $51,7$ – $64,1$ %, а в 2010 г. – $35,6$ – $46,1$ %.

Размеры семян, собранных в один сезон в различных местообитаниях в пределах одного орографического выдела, практически не отличались (см. табл. 3–5). Отмечены изменения в размере семян из разных частей региона, при условии, что погодные условия там различались. В 2010 г. исследованы семена с Южного Тимана и Приполярного Урала (см. табл. 4). На Урале было значительно холоднее (см. табл. 1), семена там оказались более крупные, но с таким же размером зародыша, доля пустого воздушного пространства составляла в семенах с Урала $61,4$ %, а с Южного Тимана – $35,6$ – $46,1$ %.

Можно предположить, что при ухудшении условий в семенах *G. conopsea* увеличивается доля пустого воздушного пространства. Данный показатель является хорошим маркером экологической приуроченности [Семена..., 2012]. Чем он выше, тем больше у семян парусность и плавучесть, тем на большие расстояния они могут распространиться [Arditti et al., 1980]. По данным Н. N. Rasmus-

sen [1995], семена *G. conopsea* могут разноситься ветром на расстояния до 5 – 10 км. Возможно, пустое воздушное пространство как своеобразная термостатическая прослойка защищает зародыш и от низких температур.

В Республике Коми доля полноценных семян в ЦП *G. conopsea* довольно высокая, в среднем $90,7$ %. А. И. Широков с соавт. [2007] относит его к видам, образующим значительное (70 – 100 %) количество полноценных семян. С ухудшением условий для произрастания вида в регионе происходит увеличение доли неполноценных семян в ЦП (см. табл. 3–5). Неполноценность семян связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша [Андропова, 2011].

Коробочка *G. conopsea* в регионе содержит в среднем 2191 семян (минимально – 891 шт., максимально – 4824 шт.). Этот показатель значительно варьирует по ареалу данного вида. Так, в Архангельской обл. [Баталов, 1998], на Кавказе [Перебора, 2005] и на Украине [Назаров, 1995] он ниже – 1100 – 1300 шт., 1026 – 1504 шт. и 1316 (670 – 2779) шт. соответственно. Сходное с нашим число семян в коробочке содержится у особей данного вида в Великобритании [Salisbury, 1942] – 2044 (911 – 3960) шт., а также приведено в работе J. Arditti и K. A. Ghani [2000] – 2000 шт. Данный показатель изменяется в зависимости от местообитания и составляет в разных ЦП региона от $1488,4$ до $3390,2$ шт. (табл. 6).

Число полноценных семян в коробочке *G. conopsea* в Республике Коми – $1956,6$ шт. ($1268,1$ – $2929,1$ шт.). В Предуралье [Шибанова, Долгих, 2010] данный показатель несколько выше – 2747 – 3850 , в Тверской обл. [Хомутовский, 2012] близок к нашим данным – 1682 шт. Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100 % опыления цветков) *G. conopsea* в регионе составил $56411,6$ шт. В более суровых условиях в Мурманской обл., по данным И. В. Блиновой [2009], он несколько ниже – $40\,460$ шт.

Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности на северной границе ареала составил $36,3$ тыс. шт. ($17,5$ – $79,3$ тыс. шт.). Ближе к центру ареала он выше, в Москов-

Морфометрическая характеристика семян *Guttnadenia conopsea* в Республике Коми в 2009 г.

ЦП	ПС, %	ДС, мм	ШС, мм	ДЗ, мм	ШЗ, мм	ДС/ШС	ДЗ/ШЗ	$\frac{VS}{\times 10^{-3} \text{ мм}^3}$	$\frac{VE}{\times 10^{-3} \text{ мм}^3}$	AS, %
5	91,9	0,47 ± 0,01 (0,35-0,63)	0,18 ± 0,01 (0,14-0,23)	0,19 ± 0,1 (0,13-0,23)	0,12 ± 0,01 (0,09-0,16)	2,6	1,6	3,98	1,43	64,1
6	95,0	0,46 ± 0,01 (0,37-0,56)	0,17 ± 0,01 (0,14-0,22)	0,19 ± 0,01 (0,14-0,24)	0,13 ± 0,01 (0,10-0,15)	2,7	1,5	3,48	1,68	51,7
C_{St}		1,6	2,1*	0,1	2,2*					
7	99,8	0,45 ± 0,01 (0,35-0,54)	0,17 ± 0,01 (0,13-0,23)	0,18 ± 0,01 (0,14-0,24)	0,12 ± 0,01 (0,09-0,15)	2,7	1,5	3,40	1,36	60,2
C_{St}		0,4	1,0	1,6	1,7					
8	88,2	0,46 ± 0,01 (0,35-0,58)	0,18 ± 0,01 (0,13-0,23)	0,19 ± 0,01 (0,14-0,25)	0,13 ± 0,01 (0,10-0,16)	2,6	1,5	3,90	1,68	56,9
C_{St}		0,7	1,5	2,1*	3,7*					
10	86,4	0,49 ± 0,01 (0,40-0,65)	0,18 ± 0,01 (0,13-0,22)	0,18 ± 0,01 (0,13-0,24)	0,11 ± 0,01 (0,08-0,14)	2,8	1,6	4,15	1,14	72,6
C_{St}		2,7*	0,2	2,9*	6,0*					
11	85,2	0,45 ± 0,01 (0,32-0,57)	0,16 ± 0,01 (0,12-0,21)	0,16 ± 0,01 (0,12-0,20)	0,10 ± 0,01 (0,07-0,14)	2,9	1,6	3,01	0,84	72,2
C_{St}		2,6*	3,5*	4,1*	3,1*					

П р и м е ч а н и е. ПС – доля полнценных семян; ДС – длина семени; ШС – ширина семени; ДЗ – длина зародыша; ШЗ – ширина зародыша; VS – объем семени; VE – объем зародыша; AS – доля пустого воздушного пространства в семени. В таблице приведены среднее значение, стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения признаков и критерий Стьюдента для попарных сравнений признаков (C_{St}). Звездочкой отмечены значения критерия Стьюдента, достоверные при 95 %-ном доверительном интервале.

Морфометрическая характеристика семян *Guttnadenia conopsea* в Республике Коми в 2010 г.

ЦП	ПС, %	ДС, мм	ШС, мм	ДЗ, мм	ШЗ, мм	ДС/ШС	ДЗ/ШЗ	$\frac{VS}{\times 10^{-3} \text{ мм}^3}$	$\frac{VE}{\times 10^{-3} \text{ мм}^3}$	AS, %
4	92,1	0,43 ± 0,01 (0,31-0,54)	0,17 ± 0,01 (0,13-0,24)	0,20 ± 0,01 (0,15-0,24)	0,14 ± 0,01 (0,10-0,17)	2,6	1,5	3,25	2,05	36,9
6	89,7	0,39 ± 0,01 (0,28-0,49)	0,16 ± 0,01 (0,11-0,19)	0,19 ± 0,01 (0,13-0,24)	0,13 ± 0,01 (0,09-0,16)	2,5	1,4	2,61	1,68	35,6
C_{St}		3,6*	3,2*	2,3*	1,7					
7	89,1	0,39 ± 0,01 (0,32-0,58)	0,17 ± 0,01 (0,14-0,23)	0,18 ± 0,01 (0,14-0,22)	0,13 ± 0,01 (0,09-0,16)	2,3	1,4	2,95	1,59	46,1
C_{St}		0,1	3,8*	1,7	0,2					
12	86,2	0,46 ± 0,01 (0,36-0,67)	0,19 ± 0,01 (0,14-0,24)	0,19 ± 0,01 (0,15-0,25)	0,13 ± 0,01 (0,09-0,17)	2,5	1,5	4,35	1,68	61,4
C_{St}		5,4*	2,4*	1,9	1,0					

П р и м е ч а н и е. Усл. обозн. см. в табл. 2.

Т а б л и ц а 5
Морфометрическая характеристика семян *Gutierrezia saporosa* в Республике Коми в 2014 г.

ЦП	ПС, %	ДС, мм	ШС, мм	ДЗ, мм	ШЗ, мм	ДС/ПС	ДЗ/ШЗ	$VS, \times 10^{-3} \text{ мм}^3$	$VE, \times 10^{-3} \text{ мм}^3$	AS, %
1	93,9	0,49±0,01 (0,21–0,38)	0,18±0,01 (0,14–0,22)	0,19±0,01 (0,17–0,24)	0,13±0,01 (0,09–0,16)	2,8	1,5	4,15	1,68	59,6
2	93,3	0,49±0,01 (0,39–0,63)	0,17±0,01 (0,11–0,23)	0,19±0,01 (0,15–0,23)	0,13±0,01 (0,10–0,16)	3,0	1,5	3,71	1,68	54,7
C_{St}		0,1	2,2*	0,3	1,6					
3	93,1	0,49±0,01 (0,37–0,59)	0,16±0,01 (0,13–0,22)	0,18±0,01 (0,13–0,24)	0,13±0,01 (0,10–0,16)	3,0	1,5	3,28	1,59	51,5
C_{St}		0,5	1,2	2,2*	2,0					
9	86,4	0,48±0,01 (0,39–0,57)	0,18±0,01 (0,13–0,23)	0,19±0,01 (0,15–0,24)	0,13±0,01 (0,09–0,18)	2,7	1,4	4,07	1,68	58,7
C_{St}		0,4	4,3*	1,2	1,7					

Примечание. Усл. обозн. см. в табл. 2.

Т а б л и ц а 6
Семенная продуктивность *Gutierrezia saporosa* в Республике Коми

ЦП	Год	Число цветков,		Число семян в одном плоде, шт.		УПС, шт.	УРСП, шт.	РСП, шт.	Урожай семян, шт./м ²
		шт.	шт.	шт.	шт.				
1	2014	33,0	2287,3	1870	2659	2147,8	75480,9	49755,9	129365,3
4	2010	26,5	2398,4	1781	3602	2208,9	63557,6	19448,6	17911,9
6	2010	22,2	1917,4	891	2717	1719,9	42566,3	20729,8	18594,6
7	2010	15,8	1645,2	1129	2355	1465,9	25994,2	17468,1	15564,1
10	2009	27,1	3390,2	2587	4824	2929,1	91874,4	79287,6	68503,7
11	2009	26,2	1488,4	1030	2731	1268,1	38996,1	27687,2	23589,5

Примечание. УПС – условно-потенциальная семенная продуктивность, УРСП – условно-реальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, КП – коэффициент продуктивности.

ской обл. семенная продукция одной генеративной особи *G. conopsea* составляет 40–90 тыс. семян [Вахрамеева и др., 1993], в Приморском крае – 97 тыс. семян [Татаренко, 1996].

Средний показатель реальной семенной продуктивности особей *G. conopsea* в Республике Коми – 32 320 шт. Данный показатель на верхнем пределе распространения вида в горах Кавказа [Перебора, 2005] почти в два раза ниже – 13904,4 семян, а ближе к центру ареала (в Тверской обл.) [Хомутовский, 2012] – несколько выше (39 878 шт.). Он варьирует и в зависимости от местообитаний в регионе. На Южном Тимане отмечено его уменьшение на градиенте южный склон (18,6 тыс. семян на одну особь) – юго-западный (17,9 тыс. шт.) – северо-западный склон (15,5 тыс. шт.). Возможно, это связано с более благоприятными условиями на южных склонах, так как на них приходится на порядок больше прямой солнечной радиации, чем на северные. Максимальный показатель реальной семенной продуктивности в регионе приходится на ЦП 10 (68,5 тыс. шт.), также довольно высокий показатель отмечен на юге региона (ЦП 1) (см. табл. 6).

Урожай семян в ЦП *G. conopsea* определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных особей на 1 м². Он составил в разных ЦП от 13,5 тыс. до 178,1 тыс. семян на 1 м².

Несмотря на то, что образуется такое огромное количество семян, прорастают далеко не все. Только небольшая их часть вступает в контакт с мицелием совместимого микобионта и находит условия для дальнейшего развития. Большая часть проростков погибает еще на стадии подземного развития [Баталов, 1998]. В связи с отсутствием приспособлений для предотвращения преждевременного прорастания и непродолжительностью сохранения семенами жизнеспособности (не более 1 года) данный вид, очевидно, не способен к образованию даже кратковременного запаса семян в почве [Куликов, Филиппов, 2000]. Для него характерны волны возобновления (значительные колебания доли ювенильных особей в популяциях) [Вахрамеева и др., 1987], связанные с чередова-

нием благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве [Куликов, Филиппов, 2000].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования разных аспектов репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., проведенные в 2003–2014 гг. на территории Республики Коми, где проходит северная граница распространения этого вида, и их сравнение с аналогичными данными по другим участкам ареала позволяют проследить закономерность, согласно которой на севере, где условия для произрастания растений менее благоприятны, существуют дополнительные приспособления для максимальной реализации семенного возобновления, единственного у этого вида – более крупные размеры цветков при общем уменьшении габитуса растений. Подобную тенденцию можно проследить также и на локальном уровне, в границах территории изучаемого региона – самые крупные цветки и плоды отмечены на севере республики. В благоприятных условиях (на юге региона) образуется большее количество цветков, а на севере, где образование большого количества цветков не выгодно для растения, это компенсируется размерами.

Семена *G. conopsea* – одни из наиболее мелких среди семян орхидных региона (0,46 × 0,17 мм). Размеры семенной оболочки изменяются в зависимости от условий места произрастания, но зародыш остается постоянным. При ухудшении условий произрастания в семенах увеличивается доля пустого воздушного пространства, что, возможно, является защитным механизмом для зародыша. Доля семян без зародыша связана с условиями произрастания, при ухудшении условий в регионе происходит увеличение доли неполноценных семян. Семенная продуктивность вида на северной границе ареала высокая, одна коробочка содержит в среднем 2 тыс. семян (минимально – 891 шт., максимально – 4824 шт.), причем более 86 % семян полноценны. Урожай семян составляет 13–178 тыс. шт./м².

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН канд. биол.

наук Л. В. Тетерюк и канд. биол. наук А. В. Бобрецову за представленные образцы семян *Gymnadenia conopsea* с Южного (2009 г.) и Среднего (2014 г.) Тимана.

ЛИТЕРАТУРА

- Андропова Е. В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. науч. конф. СПб., 2011. С. 16–26.
- Баталов А. Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.
- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, № 1. С. 39–47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76–83.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Вахрамеева М. Г., Виноградова И. О., Татаренко И. В., Цыпляева О. В. Кокушник комарниковый // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9, ч. 1. С. 51–64.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений: мат-лы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения А. А. Уранова. М., 1987. С. 147–153.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) на европейском Северо-Востоке России // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516–1532.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М. Особенности морфологии семян орхидных Южного Урала // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. науч. конф. СПб., 2011. С. 249–253.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 510–513.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
- Мартыненко В. А. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 118–133.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 26 с.
- Невский С. А. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589–730.
- Перебора Е. А. Семенная продуктивность орхидных (Orchidaceae) в условиях Северо-Западного Кавказа // Экол. вестн. Сев. Кавказа. 2005. № 2. С. 120–127.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960; Т. II. С. 20–40.
- Семена орхидей: развитие, структура, прорастание / под ред. Г. Л. Коломейцевой, В. А. Антипина, А. И. Ши рокова, М. И. Хомутовского, А. В. Бабоша, А. С. Рябченко. М.: ГЕОС, 2012. 352 с.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Изд-во “Аргус”, 1996. 207 с.
- Ходачек Е. А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1009.
- Хомутовский М. И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с.
- Шибанова Н. Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 9. С. 1354–1369.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Перм. ун-та. 2010. Вып. 2. С. 4–6.
- Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 4, № 8 (36). С. 205–208.
- Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. 2000. Vol. 145. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, N 10. P. 1128–1137.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // Ibid. 1980. Vol. 67. P. 347–365.
- Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Vit Bojnansky, Agata Fargasova. 2007. 1046 p.
- Bateman R., Rudall P. Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: a case-study using European Orchids // Ann. Bot. 2006. N 98(5). P. 975–993.
- Claessens J., Kleynen J. The flower of the European Orchid. Form and Function. Schrijen-Lippertz, Voerendaal/Stein, The Netherlands. 2011. 440 p.
- Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. 278 p.
- Ehlers B. K., Olesen J. M., Agren J. Floral morphology and reproductive success in the orchid Epipactis helleborine: regional and local across-habitat variation // Plant Syst. Evol. 2002. Vol. 236, N 1–2. P. 19–32.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, N 4. P. 508–518.
- Huber F., Kaiser R., Sauter W., Schiestl F. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (Orchidaceae) // Oecologia. 2005. Vol. 142. P. 564–575.
- Kirillova I. A. Some characteristics of seeds of the Orchidaceae species in the Komi Republic // Berichte

- aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. 2012. Vol. 29, N 2. P. 64–77.
- Meekers T., Hutchings M. J., Honnay O., Jacquemyn H. Biological Flora of the British Isles: *Gymnadenia conopsea* s.l. // J. of Ecol. 2012. Vol. 100. P. 1269–1288.
- Nilsson S. Orchids of Northern Europe. Middlesex, 1979. 146 p.
- Rasmussen H. N. Terrestrial orchids, from seed to mycotrophic plant. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 1995. 444 p.
- Salisbury E. J. The Reproductive capacity of plants. L., 1942. 244 p.
- Sletvold N., Agren J. Pollinator-mediated selection on floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea* // Int. J. Plant Sci. 2010. Vol. 171, N 9. P. 999–1009.

Reproduction Biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on Its Northern Distribution Border

I. A. KIRILLOVA, D. V. KIRILLOV

*Institute of Biology Komi Scientific Centre
167000, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: plotnikova@ib.komisc.ru*

The article contains data on reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) in the Komi Republic, on the northern border of the species' habitat. Morphometric characteristics of flowers, fruits and seeds in different coenopopulations of this species in the region were studied. Fruit set, seed productivity and seed quality were also defined.

Key words: Orchidaceae, reproductive biology, seed morphometry, seed productivity.