

## ВЛИЯНИЕ КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ НА РЕПРОДУКТИВНОЕ УСИЛИЕ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОРХИДЕЙ

*В работе приводятся результаты исследования особенностей репродуктивного усилия у пяти видов орхидей в связи со специфичностью их консортивных взаимосвязей с микоризными грибами и насекомыми-опылителями.*

Одной из важнейших задач аутоэкологии является определение роли консортов в жизнедеятельности организмов. Особый интерес, по мнению Э. Пианки [12], представляет выяснение особенностей среды обитания, делающих выгодной трату большей или меньшей части ресурсов на размножение. Для характеристики метаболической цены репродукции растений с 70-х годов XX ст. используется понятие "репродуктивное усилие" т. е. доля материально-энергетических ресурсов организма, затрачиваемых на процесс репродукции [4, 17, 20, 22, 23].

Имеющиеся данные позволяют описать изменения репродуктивного усилия в зависимости от вида растений и условий обитания [6], тогда как аспекты влияния консортивных связей на репродуктивное усилие практически не освещены. На наш взгляд, большой интерес как объекты такого исследования представляют орхидные растения. Они отличаются своеобразием и специфичностью взаимоотношений со своими консортами (микоризными грибами и насекомыми-опылителями) сформировавшимися в ходе эволюции, и сложным, достаточно уязвимым процессом репродукции.

На основании вышеизложенного целью нашего исследования было определение особенностей репродуктивного усилия у пяти видов орхидей в связи со специфичностью их консортивных взаимоотношений.

Объектами исследования являлись три вида орхидей из рода *Cephalanthera* Rich.

(*C. damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich.) и два вида из рода *Epipactis* Zinn (*E. helleborine* (L.) Crantz, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw.), произрастающие в Горном Крыму. Изъятие особей из популяций производилось в фазах цветения и плодоношения методом полной раскопки и отмывки [13]. В лабораторных условиях особи расчленялись на фракции (корни, корневища, листья, цветонос, цветки, плоды, брактей), каждая из которых высушивалась до абсолютно сухого состояния. Вес фракции определяли взвешиванием на аналитических весах типа "W" Mettler. Измерения поверхности листьев и фотосинтезирующих брактей производили по их верхней стороне. Подсчет семязачатков и семян осуществляли по методике, специально разработанной для орхидных [8].

Репродуктивное усилие ( $RE$ ) определялось несколькими способами [5]: 1) репродуктивное усилие I ( $RE_I$ ) – как фитомасса цветков ( $W_{fl}$ ) или плодов ( $W_{fr}$ ), а также как фитомасса всей совокупности репродуктивных структур ( $W_g$ ), на единицу общей фитомассы особи ( $W$ ), г/г; 2) репродуктивное усилие II ( $RE_{II}$ ) – как фитомасса цветков, плодов или всей совокупности репродуктивных структур на единицу фотосинтезирующей поверхности ( $A$ ), г/см<sup>2</sup>; 3) репродуктивное усилие III ( $RE_{III}$ ) – как количество семязачатков или семян ( $N_{sm}$ ) на единицу фитомассы, шт./г; 4) репродуктивное усилие IV ( $RE_{IV}$ ) – как количество семязачатков или семян на единицу фотосинтезирующей поверхности, шт./см<sup>2</sup>.

Кроме того, были вычислены значения фотосинтетического усилия (LWR), т.е. относительного вклада фитомассы особи в фотосинтезирующие органы ( $W_{ф/с}$ ), г/г, и площадь фотосинтезирующей поверхности на единицу фитомассы (LAR), см<sup>2</sup>/г.

Исследование аллометрических параметров у видов рода *Cephalanthera* показало довольно широкую вариабельность средних значений репродуктивного усилия (табл. 1). В фазе цветения наименьшие значения  $RE_I$  и  $RE_{II}$  имеет *C. longifolia*, а наименьшее  $RE_{III}$  и  $RE_{IV}$  – *C. damasonium*. *C. longifolia* характеризуется самыми высокими значениями LWR и LAR.

В фазе плодоношения в зависимости от способа определения репродуктивного усилия наибольшие значения имеет *C. damasonium*, тогда как LWR и LAR у этого вида самые низкие.

Отсутствие единообразия в иерархии видов по величинам аллометрических параметров объясняется в разные фазы годового цикла особенностями консортивных

связей каждого вида. *C. longifolia* отличается наименьшим вкладом пластических веществ в органы репродукции и во всю надземную часть (рис. 1). В то же время потенциальная семенная продуктивность у него самая высокая [9]. Такая ситуация обусловлена исключительно аллогамной системой скрещивания орхидеи, характеризующейся факультативной мимикрией. Изучение экологии опыления этого вида в Израиле [16] показало, что орхидея привлекает насекомых из рода *Halictus* Latr., кормовым растением которых служит *Cistus salviifolius* L. Цветки ладанника и орхидного обнаруживают определенное сходство по форме, размерам и окраске. При совместном произрастании с *Cistus salviifolius* процент плодоношения *C. longifolia* увеличивается с 0–5 (в отсутствие кормового растения) до 68. В Крыму *Cistus salviifolius* не произрастает. Возможно, опыление обеспечивается за счет аттракции "неопытных" самок насекомых. Поэтому процент плодоношения *C. longifolia* в Кры-

Таблица 1. Значения аллометрических параметров у видов рода *Cephalanthera* Rich.

Параметры	<i>C. damasonium</i>	<i>C. longifolia</i>	<i>C. rubra</i>
<i>Фаза цветения</i>			
$RE_I = W_{fl}/W$ , г/г	0,052 ± 0,005	0,027 ± 0,003	0,041 ± 0,004
$RE_I = W_g/W$ , г/г	0,147 ± 0,013	0,087 ± 0,007	0,150 ± 0,013
$RE_{II} = W_{fl}/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0014 ± 0,0001	0,0006 ± 0,0001	0,0013 ± 0,0001
$RE_{II} = W_g/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0041 ± 0,0004	0,0020 ± 0,0002	0,0052 ± 0,0005
$RE_{III} = N_{sm}/W$ , шт./г	26368,7 ± 2485,8	40388,5 ± 3263,0	34282,7 ± 3371,0
$RE_{IV} = N_{sm}/A$ , шт./см <sup>2</sup>	689,1 ± 60,3	762,4 ± 69,6	1064,1 ± 104,2
LWR = $W_{ф/с}/W$ , г/г	0,095 ± 0,007	0,126 ± 0,009	0,113 ± 0,010
LAR = $A/W$ , см <sup>2</sup> /г	37,9 ± 2,4	50,9 ± 3,8	38,1 ± 4,0
<i>Фаза плодоношения</i>			
$RE_I = W_{fr}/W$ , г/г	0,108 ± 0,010	0,042 ± 0,005	0,039 ± 0,004
$RE_I = W_g/W$ , г/г	0,216 ± 0,016	0,128 ± 0,012	0,294 ± 0,030
$RE_{II} = W_{fr}/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0050 ± 0,0005	0,0010 ± 0,0002	0,0005 ± 0,0001
$RE_{II} = W_g/A$ , г/см <sup>2</sup>	0,0110 ± 0,0011	0,0028 ± 0,0003	0,0042 ± 0,0004
$RE_{III} = N_{sm}/W$ , шт./г	18443,5 ± 1831,4	7638,7 ± 854,6	12077,5 ± 1614,6
$RE_{IV} = N_{sm}/A$ , шт./см <sup>2</sup>	879,3 ± 88,9	159,0 ± 17,5	147,1 ± 15,9
LWR = $W_{ф/с}/W$ , г/г	0,066 ± 0,003	0,142 ± 0,013	0,285 ± 0,028
LAR = $A/W$ , см <sup>2</sup> /г	22,7 ± 2,0	51,8 ± 4,9	86,1 ± 8,4

му (от 0 до 4) близок к таковому в случае произрастания орхидеи в Израиле без модельного растения. Коэффициент продуктивности его генеративного побега (отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной) значительно ниже, чем у *C. damasonium* и *C. rubra*, и составляет всего 0,088 [10]. В целом для этого вида плодообразование колеблется в зависимости от условий освещенности и погоды в момент цветения от 0 до 82%, в среднем – 26% [2, 16]. Особи *C. longifolia* "экономят" на образовании генеративных органов, развитии семязачатков, поскольку вероятность опыления невелика, а семенное размножение обеспечивается высокой реальной семенной продуктивностью одного плода (коэффициент продуктивности цветка – 0,768 [9]). Низкая эффективность опыления определяет и низкие значения реального репродуктивного усилия. Таким образом, репродуктивная тактика *C. longifolia* характеризуется невысоким репродуктивным усилием одного репродуктивного эпизода, но число репродуктивных эпизодов в онтогенезе значительно (по нашим данным, периодичность цветения составляет 1,3 года) [7].

*C. damasonium* – факультативно автогамный вид, продолжительность цветения его цветка значительно короче, чем у *C. longifolia* и *C. rubra* [10]. На третий-четвертый день с момента раскрытия цветка наблюдается прорастание пыльцы непосредственно в гнездах пыльника и околоцветник закрывается, то есть аллогамное опыление *C. damasonium* возможно лишь в течение двух-трех дней.

Поскольку процент плодообразования у этой орхидеи выше, чему у остальных видов рода, наибольший относительный вклад фитомассы в формирование цветков (рис. 1) "оправдывается" высоким значением реального репродуктивного усилия. Поскольку вероятность опыления близка к 100%, количество семязачатков, образующихся на единицу фитомассы и площади фотосинтезирующей поверхности, наименьшее, но каждый из них хорошо развит.

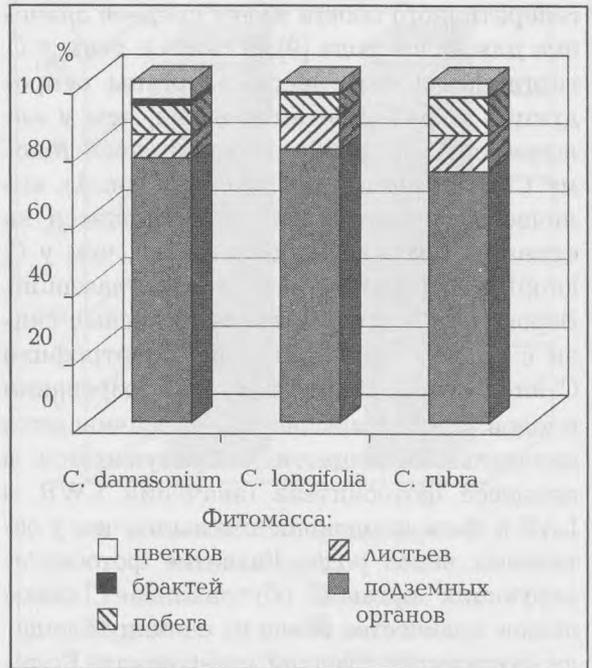


Рис. 1. Аллокация фитомассы у видов рода *Cephalanthera*

*C. rubra* так же, как и *C. longifolia*, – аллогамный безнектарный вид, но эффективность опыления у него выше, что связано с присутствием опылителей. Цветки *C. rubra* сходны с цветками видов *Campanula* L. В Швеции эта орхидея опыляется самцами двух видов пчел: *Chelostoma fuliginosum* Pz. и *Ch. campanularum* Kirby за счет имитации кормового растения *Campanula persicifolia* L. [18]. Отмечается не только морфологическое сходство орхидеи с колокольчиком, но и идентичность спектрального состава отражаемого лепестками света в видимом для пчел диапазоне. В Крыму *C. rubra* посещается тремя видами пчел: *Chelostoma distinctum* Stockhert., *Ch. fuliginosum* и *Ch. florissomne* L. Насекомые трофически связаны с тремя видами колокольчиков: *Campanula taurica* Juz., *C. bononiensis* L. и *C. trachelium* L. [11].

В результате значительного сходства с цветками "вознаграждающих" растений в соцветии *C. rubra* может опыляться до 90% цветков, а коэффициент продуктивности

генеративного побега имеет среднее значение для видов рода [9]. В связи с этим у *C. rubra* вклад фитомассы в органы репродукции в фазе цветения выше, чем у аллогамной *C. longifolia*, и почти равен такому *C. damasonium* (см. табл. 1, рис. 1), количество семян, приходящееся на единицу фитомассы особи, ниже, чем у *C. longifolia*, и выше, чем у *C. damasonium*. Вероятно, *C. rubra* имеет менее тесные связи с грибом, чем облигатно микотрофная *C. longifolia* [2, 15], поэтому для созревания плодов преимущественно затрачиваются питательные вещества, образующиеся в процессе фотосинтеза (значения LWR и LAR в фазе плодоношения выше, чем у остальных видов рода). Развитие фотосинтезирующих органов обуславливает самое низкое количество семян на единицу площади фотосинтезирующей поверхности. Количество семян на единицу фитомассы в результате высокой эффективности перекрестного опыления больше, чем у *C. longifolia*.

Цветущие особи *Epipactis helleborine* и *E. microphylla* обладают приблизительно одинаковым относительным вкладом фитомассы в цветки и во все генеративные органы (табл. 2). Однако значения RE<sub>II</sub> и RE<sub>IV</sub> существенно ниже у *E. helleborine*. *E. microphylla* имеет меньшие величины RE<sub>III</sub>, LWR и LAR. В фазе плодоношения *E. microphylla* характеризуется большими значениями RE<sub>II</sub> и RE<sub>IV</sub> и относительного вклада фитомассы в плоды.

В данном случае на величину аллометрических параметров оказывают влияние два фактора: система скрещивания и степень микотрофности вида. *E. helleborine*, как и все виды рода, микотроф, но интенсивность микоризной инфекции зависит от экологических условий и может изменяться в течение сезона [1, 21, 24]. Эта орхидея содержит нектар и опыляется различными видами насекомых, имеются сведения и о наличии у нее автотгамии [9, 19].

Таблица 2. Значения аллометрических параметров у видов рода *Epipactis* Zinn.

Параметры	<i>E. helleborine</i>	<i>E. microphylla</i>
<i>Фаза цветения</i>		
RE <sub>I</sub> = W <sub>fl</sub> / W, г/г	0,036 ± 0,004	0,039 ± 0,004
RE <sub>I</sub> = W <sub>g</sub> / W, г/г	0,175 ± 0,017	0,164 ± 0,016
RE <sub>II</sub> = W <sub>fl</sub> / A, г/см <sup>2</sup>	0,0006 ± 0,0001	0,0046 ± 0,0004
RE <sub>II</sub> = W <sub>g</sub> / A, г/см <sup>2</sup>	0,0030 ± 0,0003	0,0171 ± 0,0013
RE <sub>III</sub> = N <sub>sm</sub> / W, шт./г	21584,9 ± 1973,1	13469,0 ± 1326,7
RE <sub>IV</sub> = N <sub>sm</sub> / A, шт./см <sup>2</sup>	393,9 ± 36,4	1316,3 ± 128,7
LWR = W <sub>ф/с</sub> / W, г/г	0,126 ± 0,012	0,033 ± 0,003
LAR = A/W, см <sup>2</sup> /г	47,7 ± 4,7	10,2 ± 1,0
<i>Фаза плодоношения</i>		
RE <sub>I</sub> = W <sub>fr</sub> / W, г/г	0,055 ± 0,006	0,078 ± 0,008
RE <sub>I</sub> = W <sub>g</sub> / W, г/г	0,222 ± 0,024	0,203 ± 0,020
RE <sub>II</sub> = W <sub>fr</sub> / A, г/см <sup>2</sup>	0,0014 ± 0,0002	0,0124 ± 0,0013
RE <sub>II</sub> = W <sub>g</sub> / A, г/см <sup>2</sup>	0,0043 ± 0,0006	0,0310 ± 0,0030
RE <sub>III</sub> = N <sub>sm</sub> / W, шт./г	16136,1 ± 1864,4	11266,4 ± 1810,6
RE <sub>IV</sub> = N <sub>sm</sub> / A, шт./см <sup>2</sup>	360,8 ± 36,7	1716,1 ± 188,5
LWR = W <sub>ф/с</sub> / W, г/г	0,096 ± 0,011	0,029 ± 0,003
LAR = A/W, см <sup>2</sup> /г	44,3 ± 5,4	8,3 ± 0,9

*E. microphylla* – автогамный вид [10] и в гораздо большей степени зависит от микоризного гриба [3], о чем свидетельствуют незначительный вклад фитомассы в листья (рис. 2), их небольшая поверхность, бурый цвет, а также степень развития подземных органов.

Различия в степени микотрофности видов отражаются на величинах  $RE_{II}$  и  $RE_{IV}$ , в то время как тип опыления влияет на развитие вспомогательных репродуктивных структур (у *E. helleborine* доля генеративного побега больше, чем у *E. microphylla* (рис. 2)), а также на повышение потенциальной семенной продуктивности на единицу фитомассы ( $RE_{III}$ ) у *E. helleborine*. Отношение числа семян к общей фитомассе у *E. helleborine* оказалось выше, чем у автогамного *E. microphylla*, что связано с высокой эффективностью опыления *E. helleborine* в исследуемой нами популяции (плоды образовывали  $57,9 \pm 5,7\%$  цветков). Процент плодообразования этого вида в условиях Украины колеблется от 2 до 91% [1, 14]. Поэтому высокое значение числа семязачатков на единицу фитомассы особи следует считать "гарантией" семенного размножения в случае недоопыления. У *E. helleborine* хорошо развитая листовая поверхность снабжает растение дополнительными питательными веществами и позволяет цвести практически ежегодно, тогда как почти все необходимое для репродукции у *E. microphylla* поставляется микосимбионтом.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что репродукция орхидей обусловлена связью с микоризным грибом и типом опыления. Высокой степенью микотрофности, приведшей к редукции фотосинтезирующей поверхности, объясняется длительный период накопления необходимого количества питательных веществ для акта репродукции. Значительные "затраты" сапротрофных растений на формирование генеративных органов "окупаются" успешностью автогамного опыления. Для автогамных видов характерны следующие черты: значительный вклад фитомассы в

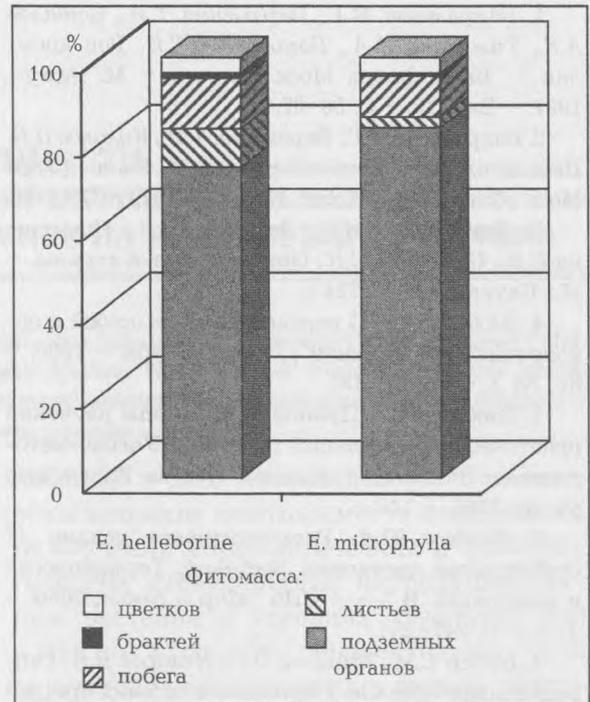


Рис. 2. Аллокация фитомассы у видов рода *Epipactis*

цветки, при этом количество семязачатков, приходящееся на единицу фитомассы особи, невелико; наличие вспомогательных репродуктивных органов (генеративный побег и брактей), слабое развитие органов фотосинтеза. Репродуктивные тактики аллогамных орхидей различаются в зависимости от эффективности опыления. Низкая результативность плодообразования определяет незначительный вклад фитомассы в цветки и большую потенциальную семенную продуктивность. Успешность опыления коррелирует с развитием соцветия и вспомогательных репродуктивных структур.

Автор выражает свое глубокое уважение Татьяне Михайловне Черевченко и восхищение ею как ученым в самом высоком понимании этого слова. Работы Т.М. Черевченко и ее личный пример послужили четкими ориентирами в становлении научной позиции автора, который признателен Татьяне Михайловне за щедрый дар – участие, поддержку и душевную теплоту.

1. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род дремлик // Биол. флора Моск. области. – М.: Аргус, 1997. – Вып. 13. – С. 50–87.
2. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Кумиков П.В. Пыльцеголовник длиннолистный // Биол. флора Моск. области. – М.: Аргус, 1996. – Вып. 12. – С. 48–60.
3. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
4. Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ботан. журн. – 1980. – 65, № 3. – С. 311–322.
5. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-методическое пособие. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
6. Злобин Ю.А. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 т. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 247–251.
7. Кучер С.М., Мишнев В.Г., Назаров В.В. Репродуктивне зусилля у кримських лісових орхідей у зв'язку з їх мікотрофічністю // Екологія та ноосферологія. – 1999. – 8, № 4. – С. 37–47.
8. Назаров В.В. Методика подсчета мелких семян и семян (на примере сем. Orchidaceae) // Ботан. журн. – 1989. – 74, № 8. – С. 1194–1196.
9. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Санкт-Петербург, 1995. – 26 с.
10. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дис... канд. биол. наук. – СПб., 1995. – 123 с. – Машинопись.
11. Назаров В.В., Иванов С.П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомол. обозр. – 1990. – 69, № 3. – С. 534–537.
12. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
13. Тарановская М.П. Методы изучения корневых систем. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 215 с.
14. Тимченко И.А. Стан ценопопуляцій видів роду *Epipactis* Zinn. (Orchidaceae) флори України // Укр. ботан. журн. – 1993. – 50, № 1. – С. 102–107.
15. Burgeff H. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. – Jena: Fischer, 1936. – 312 S.
16. Dafni A., Ivri Y. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen

imitation and facultative floral mimicry // Plant Syst. and Evol. – 1981. – 137, No 4. – P. 529–542.

17. Harper J.L., Ogden J. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. // J. Ecol. – 1970. – 58, No 2. – P. 681–698.

18. Nilsson L.A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red orchid *Cephalanthera rubra* // Nature. – 1983. – 305, No 5937. – P. 799–800.

19. Nilsson S. Orchids of Northern Europe. – Harmondsworth (Middlesex, England): Penguin Book Ltd, 1979. – 146 p.

20. Reekie E.G., Bazzaz F.A. Reproductive effort in plants. I. Carbon allocation to reproduction // Amer. Natur. – 1987. – 129, No 6. – P. 876–896.

21. Summerhayes V.S. Wild Orchids of Britain. – London: Collins, 1951. – 366 p.

22. Thompson K., Stewart A.J. The measurement and meaning of reproductive effort in plants // Amer. Natur. – 1982. – 117, No 2. – P. 205–210.

23. Willson M.F. Plant reproductive ecology. – New York: John & sons, 1983. – 279 p.

24. Ziegenspeck H. Orchidaceae. – Stuttgart: Ulmer Verlag fur Landwirtschaft und Naturwissenschaften, 1936. – 740 S.

С.М. Кучер

Таврійський екологічний інститут  
Україна, м. Сімферополь

#### ВПЛИВ КОНСОРТИВНИХ ЗВ'ЯЗКІВ НА РЕПРОДУКТИВНЕ ЗУСИЛЛЯ У ДЕЯКИХ ВИДІВ ОРХІДЕЙ

У роботі наводяться результати дослідження особливостей репродуктивного зусилля у п'яти видів орхідей у зв'язку зі специфічністю їх консортивних взаємовідносин з мікоризними грибами і комахами-запилувачами.

E.N. Kucher

Tavric Ecological Institute,  
Ukraine, Simpheropol

#### CONSORTIVE CONNECTIONS INFLUENCE ON THE REPRODUCTIVE EFFORT OF SOME ORCHID SPECIES

The research results of five orchids reproductive effort features in connection with its specific consortive links with mycorrhizal fungi and insects-pollinators are mentioned in this article.