

УДК 581.522+582.594

РЕПРОДУКТИВНОЕ УСИЛИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ТАКТИКИ ВИДОВ РОДА *EPIPACTIS* ZINN В КРЫМУ

Кучер Е. Н., Чмелёва С. И.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: evgenia.kucher@gmail.com*

Приведены результаты исследования особенностей репродуктивного усилия и характера аллокации фитомассы у видов рода *Epipactis* Zinn в фазах цветения и плодоношения.

Выявлена вариабельность средних значений изучаемых показателей, обусловленная различиями в особенностях биоценологических связей орхидей. Автогамный *E. microphylla* характеризуется меньшим значением числа семязачатков, приходящихся на единицу фитомассы особи, чем аллогамный *E. helleborine*. Такой же, как и у *E. microphylla* относительный вклад фитомассы в цветки у *E. helleborine* обеспечивается поступлением пластических веществ и за счет фотосинтеза, и за счет переваривания гиф гриба. Высокая степень микотрофности *E. microphylla* обуславливает также превышение у этого вида показателей отношения к площади фотосинтезирующей поверхности репродуктивных органов и числа семязачатков.

Ключевые слова: репродуктивное усилие, репродуктивная тактика, орхидей, *Epipactis*, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Все представители семейства *Orchidaceae* Juss. флоры Крыма относятся к редким и исчезающим растениям. Разработка эффективных мер охраны и защиты уязвимых видов должна основываться на глубоком знании их биологии и экологии. Своеобразие консортивных связей с микоризными грибами и насекомыми-опылителями определяет актуальность изучения влияния биоценологических связей орхидных на репродуктивное усилие, оценка которого служит инструментом при установлении репродуктивной тактики и стратегии видов [1–3].

В связи с этим несомненный интерес представляет изучение особенностей среды обитания и жизненного цикла орхидей в взаимосвязи с их репродуктивным усилием у видов, принадлежащих к одному роду. Ранее нами уже проводилось исследование вариабельности репродуктивного усилия среди видов рода *Cephalanthera* Rich. [4]. В данной работе приводятся результаты изучения изменчивости восьми аллометрических параметров у двух видов рода *Epipactis* Zinn в фазах цветения и плодоношения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованные популяции *Epipactis helleborine* (L.) Crantz и *E. microphylla* (Ehrh.) Sw. располагаются на территории Горного Крыма в ассоциации *Fagetum (sylvatica) lithospermum*.

Особи из популяций изымались в фазах цветения и плодоношения методом полной откопки и отмывки [5]. Фракции особей (корни, листья, цветонос, цветки, плоды, брактей) усушивались до абсолютно сухого состояния. Вес фракций определялся взвешиванием на аналитических весах типа «W» Metnonex. Поверхность листьев и брактей измерялась по верхней стороне. Подсчет семязачатков и семян производился по методике, специально разработанной для орхидей [6]. Репродуктивное усилие оценивалось согласно Ю. А. Злобину [7].

Определены значения параметров фитомассы: общая (W , г), подземных органов ($W_{\text{подз. орг.}}$, г), фотосинтезирующих органов ($W_{\text{ф/с}}$, г), листьев (W_l , г), цветоноса ($W_{\text{цветоноса}}$, г), брактей ($W_{\text{брактей}}$, г), репродуктивных структур (W_g , г), всех цветков или плодов ($W_{\text{п}}$ или $W_{\text{фр}}$, г), а также такие параметры как число семязачатков, семян ($N_{\text{см}}$, шт), площадь фотосинтезирующей поверхности (A , см^2).

В качестве аллометрических параметров оценивались: репродуктивное усилие I–IV (RE_I , г/г; RE_{II} , г/см²; RE_{III} , шт/г; RE_{IV} , шт/см²), фотосинтетическое усилие (LWR) и площадь фотосинтезирующей поверхности на единицу фитомассы (LAR, см²/г).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование аллометрических параметров у видов рода *Epipactis* позволило установить, что цветущие особи *E. helleborine* и *E. microphylla* обладают близким по значению относительным вкладом фитомассы в цветки и все генеративные органы (табл. 1). Однако значения репродуктивного усилия, в вычислении которого используется площадь фотосинтезирующей поверхности (RE_{II} и RE_{IV}), существенно ниже у *E. helleborine*. *E. microphylla* имеет меньшие значения интенсивности семенной продуктивности (RE_{III}), фотосинтетического усилия и площади фотосинтезирующей поверхности, относящейся к фитомассе особи.

Таблица 1

Значение аллометрических параметров у видов рода *Epipactis* Zinn в фазе цветения

Параметры	<i>E. helleborine</i>	<i>E. microphylla</i>
$RE_I = W_{\text{п}}/W$, г/г	0,036±0,004	0,039±0,004
$RE_I = W_g/W$, г/г	0,175±0,017	0,164±0,016
$RE_{II} = W_{\text{п}}/A$, г/см ²	0,0006±0,0001	0,0046±0,0004
$RE_{II} = W_g/A$, г/см ²	0,0030±0,0003	0,0171±0,0013
$RE_{III} = N_{\text{см}}/W$, шт/г	21584,9±1973,1	13469,0±1326,7
$RE_{IV} = N_{\text{см}}/A$, шт/см ²	393,9±36,4	1316,3±128,7
LWR = $W_{\text{ф/с}}/W$, г/г	0,126±0,012	0,033±0,003
LAR = A/W , см ² /г	47,7±4,7	10,2±1,0

В фазе плодоношения *E. microphylla* характеризуется большими значениями не только RE_{II} и RE_{IV} , но и относительного вклада фитомассы в плоды (табл. 2).

В данном случае на значения 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 [8–10]. Эта орхидея содержит нектар и опыляется различными видами насекомых, имеются сведения и об ее автогамии [11, 12].

Таблица 2
Значение аллометрических параметров у видов рода *Epipactis* Zinn в фазе плодоношения

Параметры	<i>E. helleborine</i>	<i>E. microphylla</i>
$RE_I = W_{fr}/W$, г/г	0,055±0,006	0,078±0,008
$RE_{II} = W_g/W$, г/г	0,222±0,024	0,203±0,020
$RE_{II} = W_{fr}/A$, г/см ²	0,0014±0,0002	0,0124±0,0013
$RE_{II} = W_g/A$, г/см ²	0,0043±0,0006	0,0310±0,0030
$RE_{III} = N_{sm}/W$, шт/г	16136,1±1864,4	11266,4±1810,6
$RE_{IV} = N_{sm}/A$, шт/см ²	360,8±36,7	1716,1±188,5
$LWR = W_{ф/c}/W$, г/г	0,096±0,011	0,029±0,003
$LAR = A/W$, см ² /г	44,3±5,4	8,3±0,9

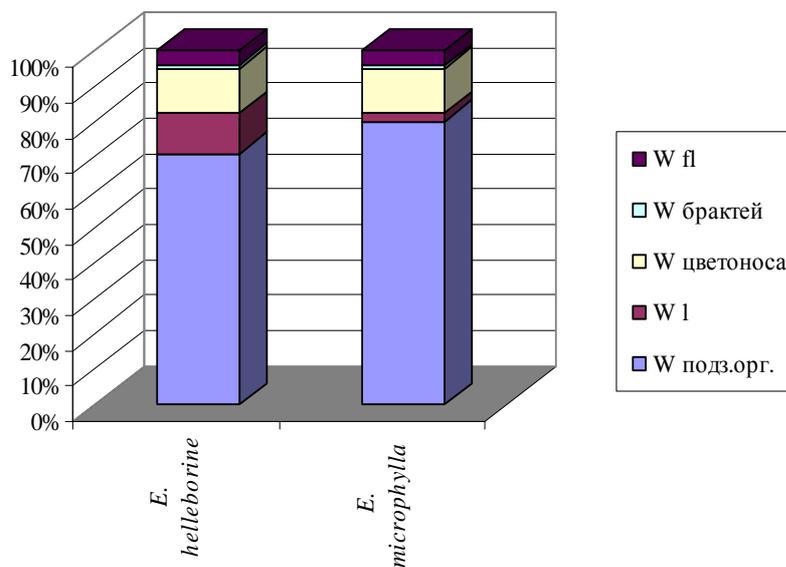


Рис. 1. Аллокация фитомассы у видов рода *Epipactis* Zinn в фазе цветения.

E. microphylla – автогамный вид [13] и в гораздо большей степени зависит от микоризного гриба [14], о чем свидетельствует незначительный вклад фитомассы в листья (рис. 1 и 2), их небольшая поверхность, бурый цвет, а также степень развития подземных органов.

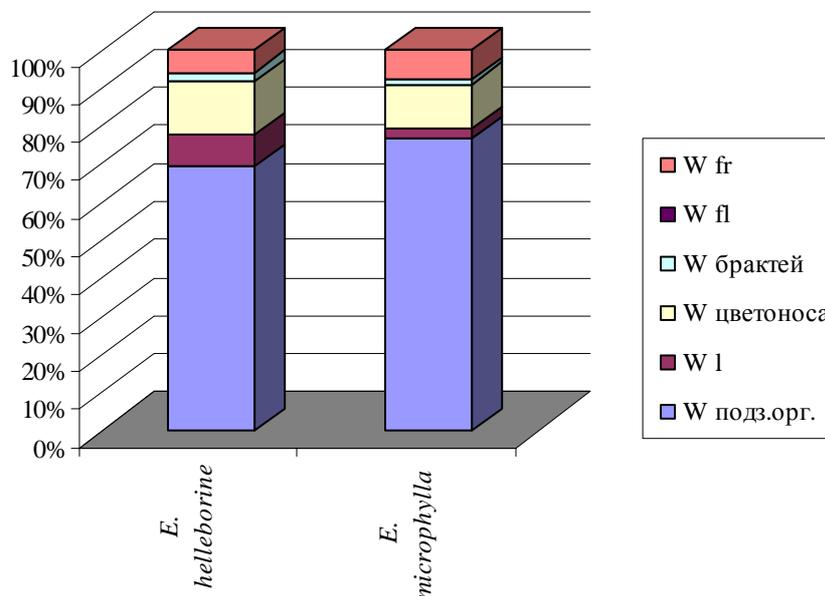


Рис. 2. Аллокация фитомассы у видов рода *Epipactis* Zinn в фазе плодоношения.

Различия в степени микотрофности видов отражаются на значениях отношения репродуктивных органов к площади фотосинтезирующей поверхности и отношении числа семязачатков к площади фотосинтезирующей поверхности, в то время как способ опыления влияет на развитие вспомогательных репродуктивных структур (у *E. helleborine* доля генеративного побега больше, чем у *E. microphylla*), а также на повышение потенциальной семенной продуктивности у *E. helleborine*. Значение отношения числа семян к общей фитомассе у *E. helleborine* оказалось выше, чем у автогамного *E. microphylla*, что связано с высокой эффективностью опыления *E. helleborine* в исследованной нами популяции (плоды образовывали $57,9 \pm 5,7$ процентов цветков). В целом же для всего вида, по данным исследователей, процент плодообразования широко колеблется от 2 до 91 % [10, 15]. 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 микобионтом.

Таким образом, основное отличие в репродуктивной тактике исследованных видов рода *Epipactis* заключается в интенсивности потенциальной семенной продуктивности (RE_{III}), связанной со способом опыления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Установлены отличия двух видов рода *Epipactis* по величине репродуктивного усилия и аллокации фитомассы как в фазе цветения, так и плодоношения.
2. Выявленные особенности репродукции исследуемых видов определяются как системой скрещивания, так и типом питания. Автогамный *E. microphylla* характеризуется меньшим значением числа семязачатков, приходящихся на единицу фитомассы особи, чем аллогамный *E. helleborine*. Такой же, как и у *E. microphylla* относительный вклад фитомассы в цветки у *E. helleborine* обеспечивается поступлением пластических веществ и за счет фотосинтеза, и за счет переваривания гиф гриба. Высокая степень микотрофности *E. microphylla* обуславливает также превышение у этого вида показателей отношения к площади фотосинтезирующей поверхности репродуктивных органов и числа семязачатков.

Список литературы

1. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
2. Harper J. L. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgare* L. / J. L. Harper, J. Ogden // J. Ecol. – 1970. – Vol. 58, No 2. – P. 681–698.
3. Ogden J. The reproductive strategy of higher plants: II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. / J. Ogden // J. Ecol. – 1974. – Vol. 62, No 1. – P. 291–324.
4. Кучер Е. Н. Репродуктивное усилие и репродуктивные тактики видов рода *Cephalanthera* Rich. в Крыму / Е. Н. Кучер // // Ученые записки Таврического национального университета имени В. И. Вернадского. Серия: Биология, химия. – 2014. – Т. 27 (66), № 1. – С. 93–101.
5. Тарановская М. П. Методы изучения корневых систем / М. П. Тарановская. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 215 с.
6. Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семяпочек (на примере сем. *Orchidaceae*) / В. В. Назаров // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 5. – С. 1194.
7. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-методическое пособие / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
8. Ziegenspeck H. *Orchidaceae* / H. Ziegenspeck. – Stuttgart: Ulmer. Verlag fur Landwirtschaft und Naturwissenschaften, 1936. – 740 s.
9. Summerhaes V. S. *Willd Orchids of Britain* / V. S Summerhaes. – London: Collins, 1951. – 366 p.
10. Вахрамеева М. Г. Род дремлик / М. Г. Вахрамеева, Т. И. Варлыгина, А. Е. Баталов, И. А. Тимченко, Т. И. Богомолова // Биол. флора Моск. области. – М.: Аргус. – 1977. – Вып. 13. – С. 50–87.
11. Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореферат на соискание учен. степени кандидата биол. наук / В. В. Назаров. – СПб: РАН, 1995. – 26 с.
12. Nilsson S. *Orhids of Northern Europe* / S. Nilsson. – Harmondsworth (Middlesex, England) ect.: Penguin Book Ltd, 1979. – 146 p.
13. Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дисс... канд. биол. наук: 03.00.05. / Назаров В. В. – СПб, 1995. – 123 с.

14. Вахрамеева М. Г. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
15. Тимченко І. А. Стан ценопопуляцій видів роду (*Orchidaceae*) флори України / І. А. Тимченко// Укр. бот. журн. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 102–107.

REPRODUCTIVE EFFORT AND REPRODUCTIVE TACTICS OF SPECIES *EPIPACTIS ZINN* IN CRIMEA

Kucher E. N., Chmeleva S. I.

V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russian Federation
E-mail: evgenia.kucher@gmail.com

All members of the family *Orchidaceae* Juss. of Crimean flora are rare and endangered plants. The development of effective security measures and the protection of endangered species should be based on a thorough knowledge of their biology and ecology. The plant species, belonging to the same genus, often are dramatically different in reproduction. Important indicators of plant reproductive strategy and tactics are the reproductive effort and the character of a phytomass allocation.

In order to study the variability of reproductive effort among species of the same genus, we defined the values of eight allometric parameters in three species of the genus *Epipactis* Zinn in the phases of flowering and fruiting.

The populations under consideration *Epipactis helleborine* (L.) Crantz and *E. microphylla* (Ehrh.) Sw. are located on the territory of the Crimean Mountains in the association of *Fagetum (sylvaticae) lithospermosum*. We evaluated as allometric parameters: reproductive effort I–IV (RE_I , RE_{II} , RE_{III} , RE_{IV}), photosynthetic effort (LWR) and photosynthetic surface area per unit of a phytomass (LAR).

Flowering specimens *E. helleborine* and *E. microphylla* have close in value relative contribution of phytomass in the flowers and all generative organs. However, values of reproductive effort, where in calculation the area of photosynthetic surface (RE_{II} and RE_{IV}) is used, is significantly lower in *E. helleborine*. *E. microphylla* has smaller seed production intensities (RE_{III}), photosynthetic efforts and photosynthetic surface area, related to the phytomass of individual.

In the phase of fruiting, *E. microphylla* is characterized by high values of not only RE_{II} and RE_{IV} , but by relative contribution of phytomass in fruits, relations of the reproductive organs to photosynthetic surface area and the number of seeds to the area of photosynthetic surface. The ratio value of the number of seeds to the total phytomass in *E. helleborine* was higher than that of *E. microphylla*.

Variability in the mean values of the studied parameters has been revealed, due to differences in the characteristics of biocenotic ties of orchids. Autogamous *E. microphylla* is characterized by a lower value of the number of ovules per unit of individual's phytomass than allogamous *E. helleborine*. The same relative contribution of phytomass in flowers of *E. helleborine* as in the *E. microphylla* is provided by intake of plastic substances by photosynthesis, and by digestion of fungal hyphae. The high degree of

mycotrophy of *E. microphylla* also causes excess in this type of indicators related to the area of photosynthesizing surface of the reproductive organs and the number of ovules.

Keywords: reproductive effort, reproductive tactics, orchids, *Epipactis*, Crimea.

References

1. Pianka E., *Evolutionary ecology*, 400 p. (Mir, Moscow, 1981).
2. Harper J. L. and Ogden J., The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgare* L., *J. Ecol.*, **58** (2), 681 (1970).
3. Ogden J., The reproductive strategy of higher plants: II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L., *J. Ecol.* **62** (1), 291 (1974).
4. Kucher E. N., Reproductive effort and reproductive tactics of species of genus *Cephalanthera* Rich. In Crimea, *Scientific notes of Taurida National V.I. Vernadsky University. Series: Biology, Chemistry*, **27** (66), **1**, 93 (2014).
5. Taranovskaya M. P., *Methods of studying root systems*, 215 p. (Selkhozgiz, Moscow, 1957).
6. Nazarov V. V., Methods of counting small seeds and ovules (by the example of the family of Orchidaceae), *Bot. Zh.*, **74** (5), 1194 (1989).
7. Zlobin Yu. A., *Principles and methods for the study of cenotic plant populations*, 146 p. (Kazan University Press, Kazan, 1989).
8. Ziegenspeck H., *Orchidaceae*, 740 s. (Ulmer. Verlag fur Landwirtschaft und Naturwissenschaften, Stuttgart, 1936).
9. Summerhaes V. S., *Wild Orchids of Britain*, 366 p. (Collins, London, 1951).
10. Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Batalov A.E., Timchenko I.A. and Bogomolov T.I., Genus *Epipactis*, *Biol. flora of Moscow region*, **13**, 50 (Argus, Moscow, 1977).
11. Nazarov V.V., Reproductive biology of orchids of Crimea, Abstract of diss... cand. of biol. sci., 26 p (Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 1995).
12. Nilsson S., *Orhids of Northern Europe*, 146 p. (Penguin Book Ltd, Harmondsworth, Middlsex, England, 1979).
13. Nazarov V. V., Reproductive biology of orchids Crimea, Diss ... cand. biol. sci. 03.00.05, 123 p. (St. Petersburg, 1995).
14. Vakhrameeva M. G., Denisova L., Nikitin S. V. and Samsonov S. K., *Orchids of our country*, 224 p. (Nauka, Moscow, 1991).
15. Timchenko I. A., Condition of species cenopopulations of genus (Orchidaceae) of Ukrainian flora, *Ukr. Botan. J.*, **50** (1), 102 (1993).