

УДК 582.594.2:581.162.32(292.471)

РЕПРОДУКТИВНОЕ УСИЛИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ТАКТИКИ ВИДОВ РОДА *DACTYLORHIZA* NECK. EX NEVSKY В КРЫМУ

Кучер Е. Н., Мишнев В. Г.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, evgenia.kucher@gmail.com

Приведены результаты исследования особенностей репродуктивного усилия и характера аллокации фитомассы у видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevsky в фазах цветения и плодоношения. Установлена вариабельность средних значений изучаемых показателей, обусловленная различиями в успешности привлечения насекомых-опылителей и результативности опыления орхидей. Низкая результативность плодообразования у особей *D. romana* определяет незначительный вклад фитомассы в цветки и большую потенциальную семенную продуктивность. Развитие соцветия и вспомогательных репродуктивных структур *D. incarnata* сопряжено с высокой эффективностью опыления.

Ключевые слова: репродуктивное усилие, репродуктивная тактика, орхидеи, *Dactylorhiza*, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Репродуктивный процесс у орхидных характеризуется многочисленными уникальными особенностями, встречающимися исключительно в этом семействе. Виды орхидей, принадлежащие к одному роду, часто имеют выраженные различия в параметрах репродукции (Кучер, 2014; 2015). Исследования в области репродуктивной биологии растений позволили установить обусловленность механизмов регуляции репродуктивной способности и характерных черт репродуктивной стратегии различных видов специфичностью черт их биологии и экологии (Abrahamson, 1973; Primack, 1981). Уникальные особенности жизненного цикла и окружающей среды оказывают значимое влияние на формирование индивидуальных репродуктивных тактик, показателями которых служат репродуктивное усилие и характер аллокации фитомассы (Марков, 1987; Голубец, 2001).

С целью изучения вариабельности репродуктивного усилия среди видов одного рода и установления особенностей их репродуктивных тактик нами определены значения восьми аллометрических параметров у двух видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevsky в фазах цветения и плодоношения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в популяциях *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo и *D. romana* (Seb.) Soo на территории Горного Крыма.

Особи из популяций изымались в фазах цветения и плодоношения методом полной откопки и отмывки (Тарановская, 1957). 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 (Назаров, 1989). Репродуктивное усилие оценивалось согласно Ю. А. Злобину (Злобин, 1989).

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 , см²).

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

Сравнение средних значений потенциального репродуктивного усилия *D. incarnata* и *D. romana* (табл. 1) выявило превышение этого показателя у первого вида. Особенно резко отличаются числа семязачтков, приходящихся на единицу фитомассы и площади фотосинтезирующей поверхности.

Таблица 1

Значение аллометрических параметров у видов рода *Dactylorhiza* в фазе цветения

Параметры	<i>D. incarnata</i>	<i>D. romana</i>
$RE_I = W_{fl}/W$, г/г	0,080±0,004	0,078±0,003
$RE_I = W_g/W$, г/г	0,335±0,011	0,214±0,007
$RE_{II} = W_{fl}/A$, г/см ²	0,0010±0,0001	0,0011±0,0001
$RE_{II} = W_g/A$, г/см ²	0,0040±0,0002	0,0032±0,0001
$RE_{III} = N_{sm}/W$, шт/г	135749,0±3892,5	53917,8±2528,6
$RE_{IV} = N_{sm}/A$, шт/см ²	1593,2±85,1	794,9±34,5
LWR = W_{fl}/W , г/г	0,315±0,008	0,199±0,006
LAR = A/W , см ² /г	86,5±4,1	65,7±1,9

Фотосинтетическое усилие и площадь фотосинтезирующей поверхности, относящаяся к единице фитомассы особи, также выше у *D. incarnata*, тогда как относительный вклад фитомассы в подземные запасующие органы больше у *D. romana* (рис. 1). Диаграммы аллокации фитомассы показывают, что для особей *D. incarnata* и *D. romana* характерен приблизительно одинаковый относительный вклад фитомассы в формирование цветков, но относительный вклад в генеративный побег у *D. incarnata* значительно больше. В результате резко возрастает значение относительного вклада в генеративные органы. Относительная фитомасса листьев *D. incarnata* больше, чем *D. romana*, поэтому фитомасса репродуктивных органов, относящаяся к площади фотосинтезирующей поверхности, различается не так сильно, как относительные вклады фитомассы в репродуктивные органы. Больше в 2,5 раза количество цветков в соцветии у *D. incarnata* (25,2±1,6 цветков у *D. incarnata* и 10,0±0,5 у *D. romana*) и более высокое значение потенциальной семенной продуктивности его цветка (7478±333 семязачтков в цветке у *D. incarnata* и 4091±0241 у *D. romana*) определяют резкое отличие видов по числу семязачтков, приходящихся на единицу фитомассы и площади фотосинтезирующей поверхности.

В фазе плодоношения различия между видами по аллометрическим параметрам репродукции увеличиваются (табл. 2 и рис. 2). Это происходит в результате неодинаковой эффективности опыления соцветий исследуемых видов. У особей *D. incarnata* коэффициент завязываемости плодов составляет 0,75±0,06, а у особей *D. romana* – всего 0,42±0,04.

Таким образом, виды рода *Dactylorhiza* четко различаются по репродуктивной тактике. У каждого из них она тесно связана с особенностями опыления. Л. Нильссон предположил, что *D. incarnata* эволюционировала в направлении увеличения числа цветков в соцветии под воздействием способа привлечения опылителей (Nilsson, 1980). Генеративные особи этой орхидеи большую часть питательных веществ распределяют в надземные органы: органы фотосинтеза и репродукции. Высокие побеги и многоцветковые соцветия играют важную роль в привлечении насекомых в густом травянистом ярусе лугов. По мнению того же автора, такой тип соцветия характерен для видов, которые опыляются главным образом

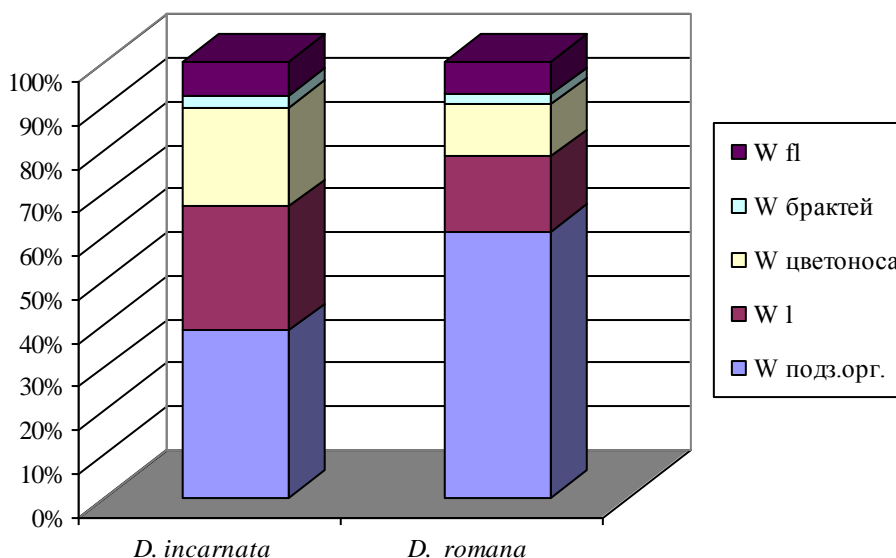


Рис. 1. Аллокация фитомассы у видов рода *Dactylorhiza* в фазе цветения

«неопытными» насекомыми. Опылители привлекаются растением с помощью визуальных аттрактантов. Процент опыления цветков коррелирует с величиной соцветий и числом цветков на оси соцветия (Назаров, 1995). Большая фотосинтезирующая поверхность обеспечивает органы репродукции необходимыми органическими веществами. Приблизительно такой же, как и у *D. romana*, вклад фитомассы в цветки сочетается с высокой потенциальной семенной продуктивностью генеративного побега. Для безнектарной *D. incarnata* характерна значительная степень сходства с «вознаграждающими» растениями. В целом, для вида отмечается высокая результативность опыления (опыляется от 60 до 90 % цветков), а коэффициент продуктивности генеративного побега (0,818) – один из самых высоких среди орхидных Крыма (Вахрамеева, 1991). Интересно также отметить, что массулы в поллинии практически не различаются по размеру, что, по мнению В. В. Назарова (1995), свидетельствует о приспособленности растения к опылению широким кругом опылителей. В итоге затраты растения на формирование надземных органов «окупаются» значительной реальной семенной продуктивностью. У генеративных особей *D. romana* в надземную часть вкладывается меньшая часть биомассы. В различных популяциях процент завязываемости плодов у этой орхидеи, по данным В. В. Назарова (Назаров, 1995), сильно колеблется (от 27 до 90 %) в связи с различной степенью сходства с кормовыми растениями и особенностями поведения и морфологии опылителей. Например, самцы пчел *Anthophora acervorum* F. часто обследуют содержимое шпоры в полете, не присаживаясь на цветок, и при этом они едва касаются поллиниями поверхности рыльца. Поэтому на рыльце остается ограниченное число массул, что приводит к недоопылению цветка (не все семязачатки развиваются в семена). В среднем коэффициент продуктивности побега составляет 0,240. «Экономичность» репродукции *D. romana* сокращает длительность периода между двумя репродуктивными эпизодами.

Из всего вышесказанного следует, что различия в репродуктивных тактиках видов рода *Dactylorhiza*, выражающиеся во вкладе фитомассы в репродуктивные и вегетативные органы, в потенциальном и реальном репродуктивном усилии, в величине соцветий и количестве цветков в них, а также в периодичности цветения, определяются особенностями их биоценологических связей.

Таблица 2

Значение аллометрических параметров у видов рода *Dactylorhiza* в фазе плодоношения

Параметры	<i>D. incarnata</i>	<i>D. romana</i>
$RE_I = W_{fr}/W$, г/г	0,110±0,015	0,064±0,005
$RE_{II} = W_g/W$, г/г	0,423±0,031	0,203±0,009
$RE_{III} = W_{fr}/A$, г/см ²	0,0018±0,0002	0,0017±0,0002
$RE_{IV} = W_g/A$, г/см ²	0,0071±0,0008	0,0060±0,0004
$RE_{III} = N_{sm}/W$, шт/г	51313,1±5916,9	14608,1±1283,0
$RE_{IV} = N_{sm}/A$, шт/см ²	810,7±89,9	364,7±43,7
$LWR = W_{ф/c}/W$, г/г	0,225±0,010	0,114±0,005
$LAR = A/W$, см ² /г	63,9±4,5	40,7±1,7

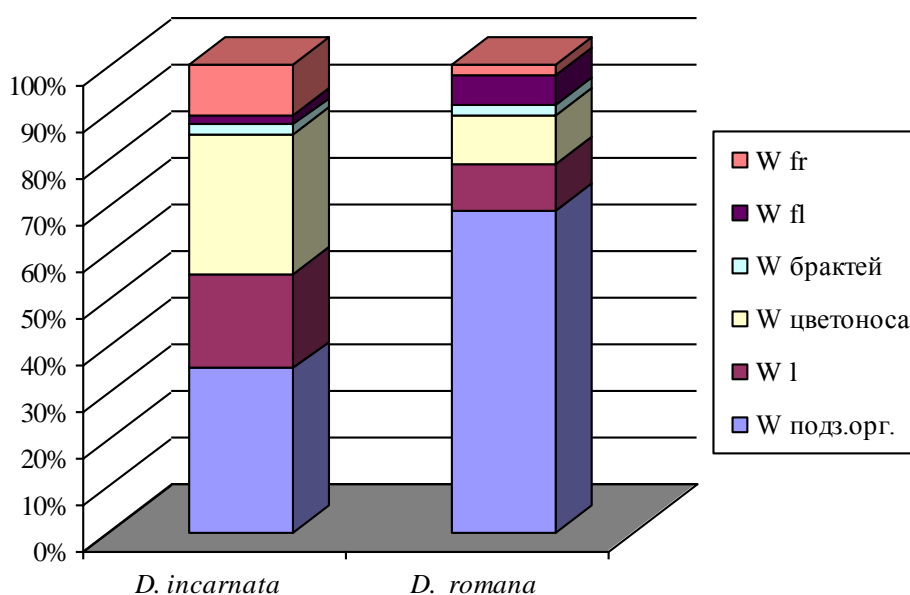


Рис. 2. Аллокация фитомассы у видов рода *Dactylorhiza* в фазе плодоношения

ВЫВОДЫ

1. Проведенный анализ репродуктивного усилия и аллокации фитомассы двух видов рода *Dactylorhiza* позволил установить различия в величине средних значений показателей как в фазе цветения, так и плодоношения.

2. Выявленные отличия исследуемых видов в особенностях репродукции обусловлены разной эффективностью привлечения насекомых-опылителей и результативностью опыления орхидей. Низкая результативность плодообразования у особей *D. romana* определяет незначительный вклад фитомассы в цветки и большую потенциальную семенную продуктивность. Высокая эффективность опыления *D. incarnata* сопряжена с развитием соцветия и вспомогательных репродуктивных структур.

Список литературы

- Вахрамеева М. Г. Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов // М.: Наука, 1991. – 224 с.
Голубец М. Стратегия популяций растений у природных и антропогенноизмененных экосистемах Карпат / М. Голубец, Й. Царик. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.

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.

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.

Кучер Е. Н. Репродуктивное усилие и репродуктивные тактики видов рода *Epipactis* Zinn в Крыму / Е. Н. Кучер // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2015. – Т. 1 (67), № 4. – С. 19–25.

Марков М. В. Репродуктивное усилие у растений / М. В. Марков, Е. Н. Плещинская // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48, № 1. – С. 77–83.

Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. *Orchidaceae*) / В. В. Назаров // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 5. – С. 1194.

Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: дис. ... на соиск. учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника / В. В. Назаров. – СПб.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова, 1995. – 123 с.

Тарановская М. П. Методы изучения корневых систем / М. П. Тарановская. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 215 с.

Abrahamson W. G. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, *Compositae*) / W. G. Abrahamson, M. D. Gadgil // Amer. Natur. – 1973. – Vol. 107, No 6. – P. 651–661.

Nilsson L. A. The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (*Orchidaceae*) / L. A. Nilsson // Bot. Not. – 1980. – Vol. 133. – P. 367–387.

Primack R. B. Components of reproductive effort and yield in goldenrods / R. B. Primack, A. R. Rittenhouse, P. V. August // Amer. J. Bot. – 1981. – Vol. 68, No 6. – P. 855–858.

Kucher E.N., Mishnev V.G. Reproductive effort and reproductive tactics species of the genus *Dactylorhiza* Neck. ex Nevsky in Crimea // Ekosystemy. 2016. Iss. 8 (38). P. 78–82.

Investigation's results of the peculiarities of the reproductive effort and the allocation of phytomass nature at species of the genus *Dactylorhiza* Neck. ex Nevsky in the phases of flowering and fruiting are presented.

The variability of the mean values of the studied indicators was established. It was caused by the differences in the success of pollinating insects attracting and the effectiveness of orchids pollination. The low productivity of fruit formation at *D. romana* determines the insignificant contribution of phytomass to flowers and a large potential seed productivity. Development of the inflorescence and auxiliary reproductive structures of *D. incarnata* is associated with high pollination efficiency.

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

Поступила в редакцию 09.12.2016 г.