

УДК 582.594:581.41+581.522.4(571.14)

Экологическая зависимость морфологических признаков генеративных побегов *Cypripedium macranthos* от типа фитоценоза

Герасимович Л. В.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН
Новосибирск, Россия
gerasimovitch77@mail.ru

Статья посвящена исследованию *Cypripedium macranthos* Sw., занесённому в Красную книгу Российской Федерации. Изучалась адаптационная реакция особей на морфологическом уровне в зависимости от типа фитоценоза в пределах одной популяции. Были сделаны замеры некоторых экологических показателей фитогенных полей особей в двух фитоценозах и выявлены их значительные отличия. Проведён сравнительный анализ морфологических и морфометрических признаков у генеративных особей и выявлены значительные отличия у побегов в луговом фитоценозе. Выявлено, что коэффициент корреляции между шириной листа и числом жилок значительно выше у лесных особей. Вычисленный коэффициент корреляции между длинами междоузлий показал, что сильная связь наблюдается между средним междоузлием и «прицветным» междоузлием. Особое внимание было уделено морфологии листа, был проведен стоматографический анализ нижней поверхности листа и изучена морфология устьичного аппарата. Установлено, что количество устьиц на мм² больше у луговых, здесь они крупнее и имеют более округлую форму. Устьица имеют направленный характер расположения, щель устьица направлена параллельно жилкам. Форма устьичного аппарата может быть трех типов: 1 – вытянутая параллельно щели, 2 – круглая, 3 – вытянута поперёк щели, у таких устьиц длина меньше чем ширина.

Ключевые слова: *Cypripedium macranthos*, адаптация, адаптационная изменчивость, морфометрия, морфология, стоматография листа, устьичный аппарат.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Cypripedium* L., относится к семейству Orchidaceae L. На территории Новосибирской области (НСО) произрастает четыре вида – *Cypripedium calceolus* L., *C. × ventricosum* Sw., *C. macranthos* Sw. и *C. guttatum* Sw. Исследуемое местообитание башмачков расположено на территории Искитимского района НСО, на левом берегу реки Койниха и включает два типа фитоценозов – лесной и луговой. Здесь произрастают три первых видов башмачков. Из них *C. calceolus* и *C. × ventricosum* по приуроченности к фитоценозам, относятся к лесным видам, а *C. macranthos* к лесо-луговым. Так данная популяция *C. macranthos* включает две ценопопуляции – в берёзовом лесу и на разнотравно-злаковом лугу, при этом ценопопуляции имеют одну генетическую основу.

Много внимания уделяется исследованию адаптации организмов в стрессовых ситуациях, мы же обращаем внимание на изучение «естественной» адаптации, где нет прямых антропогенных нагрузок, а происходит естественный процесс ответа организма на изменения условий местообитания. Поэтому полученные нами данные можно использовать при сравнительном мониторинге в других условиях среды обитания (стрессов) данного вида.

Целью нашей работы стало проведение сравнительного анализа морфологических и морфометрических признаков у генеративных особей *C. macranthos* для выявления адаптационных возможностей вида на морфологическом уровне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект наших исследований – *Cypripedium macranthos* Sw. Изначальное название вида *Cypripedium macranthos* было предложено Шварцем (Swartz, 1800) в 1800 году, позже Линдли (Lindley, 1840) ссылаясь на О. Шварца использует название *Cypripedium macranthos* Sw., в

современных зарубежных базах данных используется название вида *Cypripedium macranthos* Sw. (Govaerts, 2017; Missouri..., 2019). Отечественные ботаники П. Н. Крылов (1929) и С. А. Невский (1935) использовали – *Cypripedium macranthum* Sw., мы использовали название вида по С. К. Черепанову (1995) *Cypripedium macranthos* Sw.



Рис. 1. Группа цветущих растений *Cypripedium macranthos*
в берёзово-разнотравном лесу

При описании ценопопуляций частично использовались методики предложенные Т. А. Работновым (1975), Л. В. Денисовой (Денисова и др., 1986) и Л. Б. Заугольной с соавторами (1988).

Исследования проводились в 2017–2018 годы, были описаны по три генеративной особи с каждого фитоценоза вблизи их общей границы, морфометрические замеры были собраны со всех генеративных побегов у особи. Все описания и замеры проводили в период цветения растений. Экологические параметры (табл. 1) измерены прибором комбинированным «ТКА-ПКМ» комплектации (41) в сухую, ясную погоду в пределах фитогенного поля особи (Уранов, 1965) – середина высоты побега между листьями, для контроля были сделаны замеры на открытом месте на высоте от земли два метра.

Для стоматографии листа брали пробу с верхнего листа, четвертый сантиметр от верхушки с правой стороны от центральной жилки. Всего по четыре пробы с каждой ценопопуляцией, фотографировали три разных участка на пробе. Фотографии сделаны при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000, измерения на фотографиях сделаны в программе SIAMS Photolab на базе «Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН». При анализе использовали методики С. Ф. Захаревича (1954). Статистический анализ сделан с использованием программы Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоценозы с ценопопуляциями *C. macranthon* располагаются на территории аграрного фермерского хозяйства. Антропогенная нагрузка минимальная, выпас животных и сенокошение отсутствуют.

Исследуемые малочисленные ценопопуляции *C. macranthon* имеют общие границы местообитаний и один генофонд. Одна ценопопуляция располагается в двурусном берёзовом разнотравно-злаковом лесу со средневозрастным древостоем и степенью сомкнутости крон 0,6, где общие проективное покрытие травостоя составляет 70 % высотой 40–45 см. Другая ценопопуляция располагается на суходольном разнотравно-злаковом лугу, где общие проективное покрытие травостоя составляет 95 %, высотой 45–50 см.

Из данных таблицы 1 видно как растения с другими участниками фитоценоза участвуют в формировании своего фитогенного поля. Например, освещенность (Е) контроля 35000–41000 лк, это в десятки раз выше, чем в пределах фитогенного поля растений. Различия наблюдаются также между фитогенными полями в разных фитоценозах, не только в освещенности и яркости, но и в температуре воздуха и влажности.

Таблица 1

Сравнение экологических характеристик фитогенных полей

Экологические характеристики	Тип фитоценоза		Контроль
	Лес	Луг	
Е	1000–1200	3400–3600	35000–41000
L	700	700–1200	2000–2200
t	24	26	25
RH	75	65	60

Примечание к таблице. Е – освещенность в видимой области спектра (лк); L – яркость протяженных самосветящихся объектов видимой области спектра (кд/м²); t – температура воздуха (°C); RH – относительная влажность воздуха (%).

Отличия в экологии фитоценозов нашли своё отражение в изменениях фенотипических признаков (табл. 2). Так, например, метрия морфологических признаков генеративной части побегов, кроме завязи (которая крупнее у лесных особей), сильно отличаются в сторону увеличения у луговых особей. Значительные отличия наблюдаются при сравнении метрических параметров цветка, где большинство максимальных значений на 1,5–2,0 см больше у луговых особей. Большинство метрических показателей вегетативной части у лесных растений входит в диапазон луговых. Количество трехлистных генеративных побегов преобладает в луговом сообществе. Длина междоузлий в значительной степени определяет высоту генеративного побега. Многократно наблюдалась определенная тенденция, взаимосвязи высоты побегов башмачков от высоты травостоя, так все башмачки, не зависимо от вида, вырастают в его высоту. Это достигается увеличением роста междоузлий. Для удобного описания и учитывая особенности самого верхнего междоузлия (расстояние между настоящим листом и прицветником) мы назвали его прицветное междоузлие. Из данных таблицы 3 видна корреляционная связь между длиной междоузлий и длиной прицветного междоузлия. Сильная связь наблюдается между средним междоузлием и прицветным междоузлием.

Отдельное внимание следует уделить листьям. В размерах сильно отличаются нижние листья. Так, при примерно одинаковых стандартных отклонениях, средние значения (длина / ширина) на 0,75 см / 2 см, и максимальные значения на 4 см / 3 см больше у луговых особей, чем у лесных. Рассчитанные значения коэффициента корреляции между шириной листа и прицветника с количеством жилок представлены в таблице 4. Где видно, что корреляционная сила связи имеет сильный характер у лесных особей, как по формациям отдельно, так и

вместе. У луговых особей верхняя и средняя формации имеют среднюю силу, а нижняя – сильную силу связи. Прицветники имеют одинаковую силу связи – заметная средняя. Общая сила связи сильная высокая.

При проведении нами стоматографического анализа нижней поверхности листа было выявлено, что клетки нижнего эпидермиса имеют крупно-волнистые очертания со сложной распластанной проекцией площади эпидермальных клеток, при острых и тупых углах в смежных их границах (рис. 2). На жилках клетки имеют прямолинейное очертание и располагаются параллельно направлению самих жилок. Также нижний эпидермис, главным образом, на жилках, имеет покровные трихомы.

Таблица 2
Сравнение морфометрических параметров у *Cypripedium macranthon*

№	Морфологические признаки	Лес	Луг	Лес	Луг
1	Высота генеративного побега, см	39,0–42,0	37,0–48,0	40,33±0,53	40,58±4,18
2	Длина прицветного междоузлия, см	9,0–11,0	10,5–15,5	10,00±1,00	12,42±2,08
3	Число листьев + чешуй	3–4+1–2	3–4+1		
4	Длина верхнего листа, см	14,5–17,5	12,0–18,5	15,67±1,61	14,92±2,56
5	Ширина верхнего листа, см	6,5–7,5	6,0–11,0	7,00±0,50	7,75±1,89
6	Длина среднего листа, см	14,5–18,0	13,0–19,0	18,00±1,80	15,17±1,81
7	Ширина среднего листа, см	7,0–8,5	7,0–11,5	7,83±0,76	8,75±1,81
8	Длина нижнего листа, см	7,5–11,0	10,0–15,0	9,83±2,02	12,00±2,35
9	Ширина нижнего листа, см	3,5–6,0	5,0–9,0	5,00±1,32	5,75±1,60
10	Число жилок верхнего листа	7–9	6–10		
11	Число жилок среднего листа	7–9	7–9		
12	Число жилок нижнего листа	5–7	7–9		
13	Длина верхнего междоузлия, см	3,5–4,0	5,0–7,0	3,83±0,29	6,08±0,80
14	Длина среднего междоузлия, см	3,0–4,0	4,0–5,5	3,67±0,58	4,75±0,61
15	Длина нижнего междоузлия, см	4,0–5,5	4,5–5,0	4,67±0,76	4,83±0,29
16	Длина прицветника, см	10,5–15,0	7,5–12,0	12,0±2,60	10,58±2,29
17	Ширина прицветника, см	4,5–5,5	4,0–8,5	5,17±0,58	5,83±1,72
18	Число жилок прицветника	6–8	6–10		
19	Длина верхнего листочка наружного круга, см	4,0–4,5	4,5–6,5	4,17±0,29	5,08±0,80
20	Ширина верхнего листочка наружного круга, см	3,0	3,0–4,5	3,00±0,00	3,58±0,58
21	Длина нижних листочков наружного круга, см	3,0–3,5	3,5–5,0	3,33±0,29	4,17±0,61
22	Ширина нижних листочков наружного круга, см	2,0–2,5	2,5–4,0	2,17±0,29	3,08±0,66
23	Длина листочка внутреннего круга, см	5,0–5,5	5,0–7,0	5,17±0,29	5,50±0,77
24	Ширина листочка внутреннего круга, см	1,5–2,0	2,0–3,0	1,67±0,29	2,17±0,41
25	Длина губы, см	3,0–4,0	4,0–5,0	3,50±0,50	4,75±0,52
26	Ширина губы, см	2,5–3,5	3,5–4,0	3,17±0,58	3,83±0,41
27	Длина завязи, см	3,5–5,0	2,5–4,0	4,33±0,76	3,17±0,52
28	Ширина завязи, см	0,5–0,7	0,5	0,57±0,12	0,50±0,00
Стоматография листа					
29	Число устьиц на мм ² (среднее значение)	26	39		

Устьица имеют направленный характер расположения (щель устьица направлена параллельно жилкам). Число их на 1 мм² у луговых особей больше (табл. 2 и рис. 2), при этом следует отметить, что влажность воздуха фитогенного поля у растений на лугу ниже, чем в

лесу. Форма устьичного аппарата (рис. 2) может быть трех типов: 1 – вытянутая параллельно щели, 2 – круглая, 3 – вытянута поперёк щели (у таких устьиц длина меньше чем ширина). Минимальные и максимальные метрические значения и статистические данные по размеру устьиц предложены в таблице 5.

Таблица 3

Значение коэффициента корреляции между длиной междоузлий и прицветного междоузлия *Cypripedium macranthon*

Формация	Значение коэффициента
Верхнее междоузлие	0,43
Среднее междоузлие	0,84
Нижнее междоузлие	0,31

Примечание к таблице. Характеристика силы связи r (по шкале Чеддока): средняя (0,3–0,5 умеренная и 0,5–0,7 заметная), сильная (0,7–0,9 высокая и 0,9–1,0 весьма высокая).

Таблица 4

Значение коэффициента корреляции (r) между шириной листа, прицветника и количеством жилок у *Cypripedium macranthon*

Листорасположение	Лес	Луг	Общая
Верхняя формация	0,75	0,57	0,65
Средняя формация	0,72	0,36	0,53
Нижняя формация	0,89	0,81	0,83
Все формации	0,83	0,61	0,71
Прицветник	0,63	0,67	0,65

Примечание к таблице. Характеристика силы связи r (по шкале Чеддока) средняя (0,3–0,5 умеренная и 0,5–0,7 заметная), сильная (0,7–0,9 высокая и 0,9–1,0 весьма высокая).

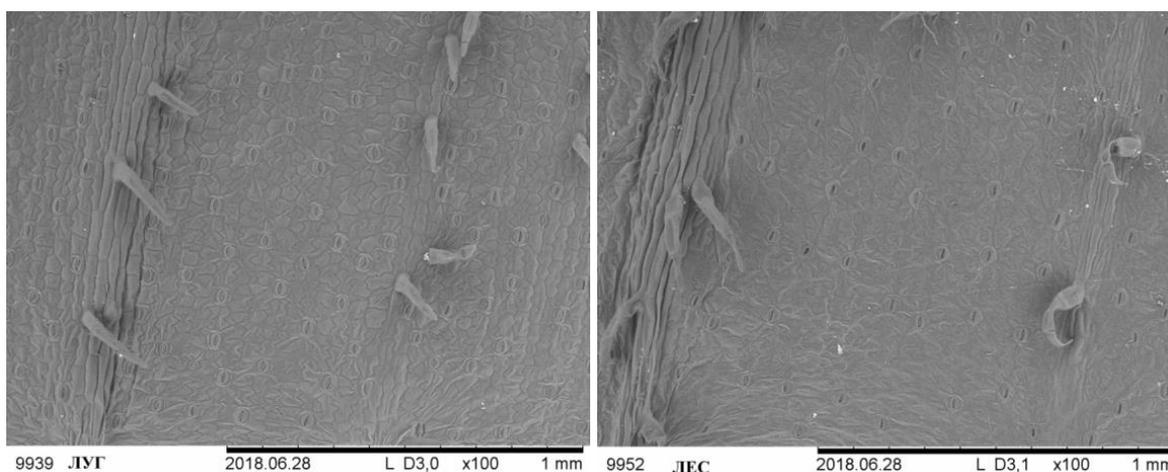
Рис. 2. Нижний эпидермис листа *Cypripedium macranthon*

Таблица 5

Статистические и метрические данные по размеру устьичного аппарата *Cypripedium macranthon*

Параметры	Лес		Луг		min – max (мкм)	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
$\bar{x} \pm S$ (мкм)	56,63±7,4	45,55±4,8	58,29±5,7	57,05±6,2	лес	
S_x	0,8	0,5	0,6	0,6	35–73	33–59
V (%)	13	11	10	11	луг	
r		-0,14		-0,25	45–72	41–71

Примечание к таблице. \bar{x} – среднее арифметическое значение признака и S – стандартное отклонение; S_x – ошибка среднего арифметического значения; V (%) – коэффициент вариации (до 10 % – незначительная изменчивость, 10–20 % – средняя, выше 20 % – значительная); r – коэффициент корреляции.

Из данных таблицы видно, что различия в длине не значительные, а вот в ширине они сильно разнятся. Коэффициент вариации указывает на средний характер изменчивости длины и ширины устьичного аппарата, а отрицательный коэффициент корреляции со слабой силой связи указывает на то, что взаимосвязь между длиной шириной ничтожно мала.

ВЫВОДЫ

При проведении сравнительного анализа морфологических признаков у генеративных особей *Cypripedium macranthon* были выявлены адаптационные изменения, связанные с ответом на естественные экологические условия. Так были выявлены отличия морфометрических параметров у вида для двух типов фитоценозов в пределах одной популяции.

1. Морфометрические показатели значительно смещены в сторону увеличения у особей в луговом фитоценозе.

2. Коэффициент корреляции между шириной листа и числом жилок значительно выше у лесных особей.

3. Коэффициент корреляции между длинами междоузлий и прицветного междоузлия показал, что сильная связь наблюдается между средним междоузлем и прицветным междоузлем.

4. Количество устьиц на мм² больше у луговых, здесь они крупнее и имеют более округлую форму, при этом влажность воздуха фитогенного поля ниже чем в лесу.

Полученные результаты могут быть использованы для формирования понятия адаптационной реакции организма и для проведения мониторинговых исследований в других частях ареала с одинаковыми или отличающимися условиями.

Исследования выполнены в рамках проекта VI. 52. 1. 3. «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях» АААА-А17-117012610053-9 (номер государственной регистрации).

Список литературы

Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. – М. – 1986. – 36 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 180 с.

- Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского университета. – 1954. – №4. – С. 65–75.
- Крылов П. Н. Семейство Orchidaceae // Флора Западной Сибири. – Томск: Томское отделение Русского ботанического общества. – 1929. Вып. 3. – С. 627–718.
- Невский С. А. Ятрышниковые – Orchidaceae Lindl. // Флора СССР. – М. – Л.: АН СССР. – 1935. – Т. 4. – С. 589–730.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1975. – Т. 80. – Вып. 2. – С. 5–17.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. – М. – Л.: Наука, 1965. – Т. 2. – С. 251–254.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – Русское издание СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Govaerts R. *Cypripedium macranthos* Sw. [Electronic resource]. – 2017. Available at: <http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/d86d88c72ac806156273ed7a78cc8eb9> (accessed 07.02.2019).
- Lindley J. Genera and species of orchidaceous plants. – London: Ridgways, Piccadilly, 1840. – 555 p.
- Missouri Botanical Garden. *Cypripedium macranthos* Sw. [Electronic resource]. – 2019. Available at: <http://www.tropicos.org/Name/100351517> (accessed 07.02.2019).
- Swartz O. Orchidernes // Kongl. Vetenskaps Academiens Nya Handlingarpp, 1800. – Т. 21. – P. 202–254.

Gerashimovich L.V. Ecological dependence of morphological features of the generative shoots of *Cypripedium macranthos* from the type of phytocenosis // Ekosistemy. 2019. Iss. 19. P. 71–84.

The article is devoted to the study of *Cypripedium macranthos* Sw., listed in the Red Data Book of the Russian Federation. The authors studied the adaptation reaction of individuals at the morphological level, depending on the type of phytocenosis within one population. Some ecological indicators of the phytogenic fields of individuals were measured in two phytocenoses and their significant differences were revealed. A comparative analysis of morphological and morphometric features in generative specimens was carried out and significant differences of shoots in the meadow phytocenosis were identified. It was revealed that forest specimens have significantly higher correlation ratio between leaf width and the number of veins. The calculated correlation ratio between the lengths of internodes showed that there was a strong connection between the middle internode and the bracts internode. Special attention is paid to the morphology of the leaf: a stomatographic analysis of the lower surface of the leaf was conducted and the morphology of the stomatal apparatus was studied. It is determined that meadow specimens have greater number of stomata per mm², moreover, they are larger and have a more rounded shape. The stomata have a directional character of location; the stomata pore are parallel to veins. The form of the stomatal apparatus can be of three types: 1 – elongated parallel to the slit, 2 – round, 3 – elongated across the slit (the length is less than the width).

Key words: *Cypripedium macranthos*, adaptation, adaptive variability, morphometry, morphology, leaf stomatography, stomatal apparatus.

Поступила в редакцию 20.02.19