

УДК 582.594.2:581.48+581.141+581.145+581.162

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКИХ ОРХИДНЫХ. II. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЯ У ВИДОВ *CEPHALANTHERA* В КРЫМУ

*Истинной наукой можно признавать  
только такое собрание знаний, в котором  
все знания равномерно распределены  
и равномерно обработаны.  
Лев Толстой*

*Памяти моего учителя – профессора В. Г. Мишинёва посвящается*

**Назаров В. В.**

*Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, vvn22222@mail.ru*

Установлена потенциальная и реальная семенная продуктивность цветка, соцветия и особи у трех видов *Cephalanthera* в Крыму. Число семязачатков в цветке сильно варьировало в пределах даже у одного соцветия. Коэффициент вариации колебался от 30 до 52 %. ПСП цветка и особи возрастала в ряду *C. rubra* → *C. longifolia* → *C. damasonium*, но ПСП генеративного побега увеличивалось по направлению *C. rubra* → *C. damasonium* → *C. longifolia*. Коэффициент семенификации цветка составил 0,931 у *C. damasonium*, 0,768 у *C. longifolia* и 0,528 у *C. rubra*. Коэффициент семенификации генеративного побега у этих видов был: 0,764, 0,088 и 0,217. Установлено снижение семенной продуктивности в ходе созревания семян различными факторами. У автогамной *C. damasonium* семенную продуктивность сильно снижали (> 10%) насекомые-фитофаги – гусеницы листовертки *Lobesia crimea* и личинки мухи *Chyliza vittata*. У ксеногамных видов *Cephalanthera* главными факторами снижения семенной продуктивности были: недоопыление цветков и соцветий и высокий уровень абортрованного развития семян. У всех изученных видов установлена тесная корреляция между внешним объемом коробочки и числом семян. Эту зависимость можно использовать для оценки степени недоопыленности цветка.

**Ключевые слова:** семязачаток, семя, потенциальная семенная продуктивность, реальная семенная продуктивность, система опыления, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera longifolia*, *Cephalanthera rubra*, Крым.

### ВВЕДЕНИЕ

Род *Cephalanthera* Rich. охватывает 15 видов орхидных, которые распространены преимущественно в умеренных широтах Евразии. По одному виду обнаружено в Индокитае и Северной Америке (Nuraliev, 2014). Представители *Cephalanthera* относятся к наземным микотрофным эотофильным представителям специализированного подсемейства Epidendroideae. Для Крыма известно три вида этого рода: *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch и *C. rubra* (L.) Rich., которые произрастают почти по всей его Горной части. Однако их ареалы имеют отчетливый дизъюнктивный характер и состоят скорее из локальных ценопопуляций, численность особей в которых колеблется в пределах нескольких десятков единиц.

Цель работы – определить потенциальную и реальную семенную продуктивность цветка и генеративного побега для установления взаимосвязей этих показателей с особенностями репродуктивной биологии у видов рода *Cephalanthera* в Крыму.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирался в Горном Крыму в 1987–1988 гг. Его обработка и анализ проходили под руководством профессора В. Г. Мишнёва. Количество изученных растений, завязей и коробочек по каждому виду приведены в таблицах 1, 3. Подсчет числа семязачатков в завязи и числа семян в коробочках производился по специально разработанной для этого методике (Назаров, 1989). Методика определения внешнего объема коробочек с точностью до 0,002 см<sup>3</sup> при помощи особого устройства детально описана ранее (Nazarov, 1998). Объем зародыша и тесты у семян определяли по методике, которая была специально разработана для орхидных (Arditti et al., 1979). Математическая обработка данных проводилась согласно Г. Ф. Лакину (1990). Измерения семязачатков и семян выполнены при помощи микроскопа БИОЛАМ М-1 и бинокулярной лупы МБС-10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) цветка.** Семязачатки в завязях у изученных видов *Cephalanthera* на момент раскрытия лепестков цветка достигали лишь стадии недифференцированных примордиев. Поэтому ПСП цветка у них оценивалась по общему количеству примордиев на трех плацентах геницея. Количество примордиев было подсчитано у 33 завязей распустившихся неопыленных цветков. Пределы варьирования и средние показатели этого параметра приведены в таблице 1. Число семязачатков в завязи сильно варьировало у изученных видов. Даже в пределах отдельного соцветия число семязачатков в завязи многократно уменьшалось от нижних цветков к верхним. При этом средние значения ПСП цветка возрастали в ряду *C. rubra* → *C. longifolia* → *C. damasonium*.

Таблица 1

Потенциальная семенная продуктивность цветка у трех видов  
*Cephalanthera* в Крыму

Вид	Число изученных растений, шт.	Число изученных завязей, шт.	Средняя длина завязи, мм	Число семязачатков в завязи (ПСП цветка), шт.					Число семязачатков на 1 мм длины завязи, шт./мм
				min–max	x	Sx	V(%)	t	
<i>Cephalanthera damasonium</i>	5	12	14,1	4280–11601	7501,1	581	30,0	12,9	532,0
<i>C. longifolia</i>	5	10	12,2	3521–12793	7496,4	775	32,7	9,7	614,5
<i>C. rubra</i>	4	11	11,5	2967–12943	5634,0	881	51,9	6,4	489,9

**Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) генеративного побега и особи.** ПСП генеративного побега и особи рассчитывались исходя из среднего значения ПСП цветка, среднего числа цветков на генеративном побеге и среднего значения числа генеративных побегов на особи. Эти показатели и пределы их варьирования в изученных популяциях представлены в таблице 2. Число цветков на генеративном побеге у изученных видов сильно варьировало. При этом у видов *C. longifolia* и *C. rubra* обнаружилась более высокая степень изменчивости этого показателя по сравнению с *C. damasonium*. В этой связи следует отметить, что разница в числе примордиев семязачатков в завязи между нижними и верхними цветками у *C. longifolia* и *C. rubra* была существенно выше, чем у *C. damasonium* (табл. 1).

Интересно рассмотреть смену лидерства по значениям ПСП цветка, генеративного побега и особи у изученных видов *Cephalanthera*. На уровне цветка по уровню ПСП лидирует *C. damasonium*. Однако на уровне генеративного побега ее опережает с более 20 % отрывом *C. longifolia*. Это происходит за счет более сильной метамеризации соцветия. На

уровне особи в лидеры с 8% отрывом выходит опять *C. damasonium*. *Cephalanthera rubra* является явным аутсайдером, значительно уступая остальным видам по всем трем показателям. При этом по числу цветков отдельные экземпляры этого вида превосходили два другие вида пыльцеголовников (табл. 1 и 2).

Таблица 2

Потенциальная семенная продуктивность генеративного побега и особи у трех видов  
*Cephalanthera* в Крыму

Вид	Среднее ПСП цветка, шт.	Число изученных генеративных побегов, шт.	Число цветков на генеративном побеге, шт					Число семязачатков на ген. побеге (ПСП ген. побега), шт.	Сред. число ген. побегов у особи, шт	Сред. число семязачатков у особи (ПСП особи), шт.
			min-max	x	Sx	V(%)	t			
<i>Cephalanthera damasonium</i>	7501,1	50	1-16	7,8	0,52	47,3	15,0	58509	1,4	81913
<i>C. longifolia</i>	7496,4	34	1-23	10,0	0,98	57,4	10,2	74964	1,0	74964
<i>C. rubra</i>	5634,0	44	1-24	7,4	0,63	56,5	11,7	41692	1,0	41692

**Реальная семенная продуктивность (РСП) плода (цветка).** Реальная семенная продуктивность плода (цветка) определялась по числу зрелых неповрежденных семян в коробочке. Количество семян было определено у 68 неповрежденных коробочек. Пределы варьирования и средние показатели этого параметра приведены в таблице 3.

Таблица 3

Реальная семенная продуктивность плода (коробочки) у трех видов  
*Cephalanthera* в Крыму

Вид	Число изученных растений, шт.	Число изученных коробочек, шт.	Средний объем коробочки, мм <sup>3</sup>	Число семян в коробочке (РСП плода), шт					Число семян на 1 мм <sup>3</sup> объема коробочки, шт./мм <sup>3</sup>
				min-max	x	Sx	V(%)	t	
<i>Cephalanthera damasonium</i>	7	14	710,7	2872-10447	6980,6	732	39,3	9,5	9,8
<i>C. longifolia</i>	12	41	414,4	1425-12865	5993,0	512	54,7	11,7	14,5
<i>C. rubra</i>	6	13	189,0	427-5389	3224,3	451	46,4	7,1	17,1

Регрессионный анализ показал, что у всех изученных видов существует тесная связь между внешним объемом коробочки и числом семян в ней (рис. 1). Коэффициент корреляции убывал в следующей последовательности: *Cephalanthera damasonium* (0,93) → *C. rubra* (0,91) → *C. longifolia* (0,82). Изученные виды так же отчетливо различались по числу семян на единицу объема коробочки. Наиболее высокое значение отмечено у *C. rubra*. Интересно, что этот вид имеет самые мелкие семена по размеру тесты, однако по размеру зародыша он значительно опережает два другие пыльцеголовника (табл. 4 и 5).

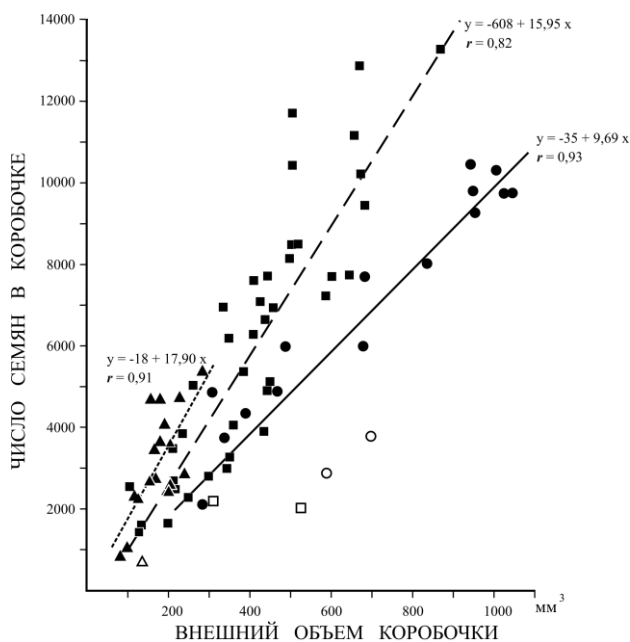


Рис. 1. Диаграмма соотношения числа семян в коробочке с её объемом у *Cephalanthera domasonium* (●, ○), *C. longifolia* (■, □) и *C. rubra* (▲, △)

Значками без заливки обозначены коробочки с незначительным количеством семян в них. Эти коробочки не использовались при составлении уравнений и расчете коэффициентов корреляции.

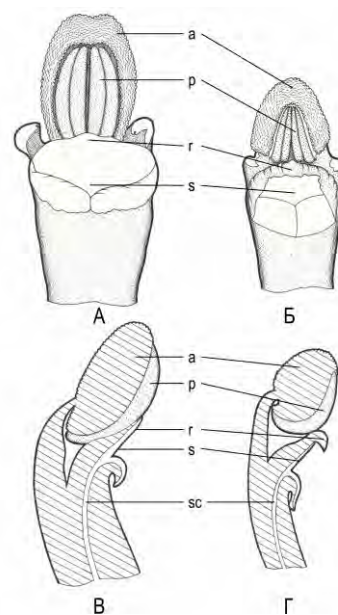


Рис. 2. Морфолого-анатомические различия в строении колонки у видов *Cephalanthera*

Внешний вид спереди: А – *C. domasonium*, Б – *C. longifolia* и *C. rubra*. Продольный срез колонки: В – *C. domasonium*, Г – *C. longifolia* и *C. rubra*. а – пыльник, р – поллиний, г – ростеллум, s – рыльце, sc – рыльцевый канал.

Таблица 4

Размеры семенной кожуры (тесты) зрелого семени у трех видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Длина, мм				Ширина, мм				Объем тесты, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>2</sup>
	min-max	x	Sx	V(%)	min-max	x	Sx	V(%)	
<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,96–1,26	1,171	0,022	9,1	0,18–0,28	0,219	0,005	11,6	14,70
<i>C. longifolia</i>	0,79–1,78	1,312	0,042	15,7	0,16–0,26	0,203	0,005	12,9	14,15
<i>C. rubra</i>	0,65–1,08	0,802	0,025	15,4	0,18–0,25	0,217	0,005	10,6	9,89

Таблица 5

Размеры зародыша зрелого семени у трех видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Длина, мм				Ширина, мм				Объем зародыша, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>2</sup>
	min-max	x	Sx	V(%)	min-max	x	Sx	V(%)	
<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,18–0,25	0,213	0,003	7,9	0,10–0,16	0,130	0,003	11,8	1,88
<i>C. longifolia</i>	0,16–0,28	0,204	0,006	13,4	0,10–0,15	0,131	0,003	10,3	1,83
<i>C. rubra</i>	0,16–0,26	0,244	0,004	8,8	0,12–0,17	0,147	0,004	12,7	2,53

**Коэффициент семенификации цветка.** Реальная семенная продуктивность (РСП) цветка является производным показателем от потенциальной семенной продуктивности

(ПСП) цветка и связана с ней через коэффициент продуктивности цветка (Левина, 1981). Поэтому число неповрежденных семян в коробочке также сильно варьировало у изученных видов, как и число семязачатков в завязи (табл. 1 и 3). Самый низкий коэффициент продуктивности цветка установлен для *C. rubra* – 0,528. У этого вида обнаружены наиболее высокие потери в семенной продуктивности отдельного цветка в ходе опыления, оплодотворения и эмбриогенеза. При этом наиболее сильное снижение потенциальной семенной продуктивности приходилось на долю опыления (табл. 6).

Таблица 6

Некоторые показатели семенной продуктивности цветка  
у трех видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Среднее ПСП цветка, шт.	Среднее число семязачатков в завязи цветков, шт.	Процент неоплодотворен- ных семязачатков в завязи, (%)	Среднее число и процент абортированных семян в коробочке		РСП цветка, шт.	Коэффициент семинализации цветка
				шт.	(%)		
<i>Cephalanthera damasonium</i>	7501,1	7501,1	6,9	6,0	0,1	58509	0,931
<i>C. longifolia</i>	7496,4	7803,1	20,8	179,5	2,9	74964	0,768
<i>C. rubra</i>	5634,0	6108,5	43,7	213,8	6,2	41692	0,528

**Реальная семенная продуктивность (РСП) генеративного побега и его коэффициент семинализации.** Реальная семенная продуктивность генеративного побега рассчитывалась исходя из РСП плода и среднего числа зрелых неповрежденных плодов на побеге. Среднее число завязавшихся плодов и процент опыленных цветков на соцветии представлены в таблице 7. Эти показатели сильно варьировали у изученных видов *Cephalanthera*, что было обусловлено, прежде всего, значительными различиями между ними в системе опыления. Средний процент опыленных цветков у видов *Cephalanthera* в изученных ценопопуляциях резко снижался в ряду *C. damasonium* (93,3) → *C. rubra* (37,8) → *C. longifolia* (11,0). В дополнение к этому у *C. damasonium* существенное влияние на РСП генеративного побега и особи оказывали специализированные насекомые-фитофаги, которые питались развивающимися семенами из незрелых коробочек. Они повреждали (полностью или частично) в среднем до 11 % незрелых плодов у этого вида (табл. 7). Как результат у всех изученных видов *Cephalanthera* коэффициент семинализации генеративного побега был значительно ниже коэффициента семинализации цветка (табл. 6, 7).

**Факторы, снижающие семенную продуктивность видов *Cephalanthera* в ходе семенного размножения.** Репродуктивный процесс у высших растений состоит из целого ряда взаимосвязанных между собой сложных и многоступенчатых этапов. Особенно это верно в отношении орхидных, у которых длительная параллельная эволюция репродуктивных процессов в направлении энтомофилии, микопаразитизма и эпифитизма привела к множественной коэволюции морфологических структур и целых органов. В узком смысле слова процесс семенного размножения у цветковых растений принято связывать лишь с закладкой новых генеративных побегов, метамеризацией соцветий и цветков, а также увеличением числа семязачатков в цветке. В ходе воспроизведения, которое состоит из опыления, оплодотворения и эмбриогенеза происходит снижение потенциала, изначально заложенного в ходе метамеризации. Качественное и количественное изучение факторов, снижающих уровень семенной продуктивности, имеет «первостепенное значение при изучении репродуктивной биологии вида» (Левина, 1981, стр. 50). Ниже рассматривается качественная и количественная оценка снижения семенной продуктивности в ходе опыления

отдельного цветка и соцветия, оплодотворения и эмбриогенеза, а также в результате повреждения репродуктивных органов фитофагами.

Таблица 7

Некоторые показатели семенной продуктивности генеративного побега у трех видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Среднее ПСП генеративного побега, шт.	Среднее число завязавшихся плодов на генеративном побеге		Среднее число поврежденных плодов, шт.	РСП генеративного побега, шт.	Коэффициент семенификации и генеративного побега
		шт.	(%)			
<i>Cephalanthera damasonium</i>	58509	7,2	93,3	11,1	44676	0,764
<i>C. longifolia</i>	74964	1,1	11,0	0,4	6592	0,088
<i>C. rubra</i>	41692	2,8	37,8	единичный случай	9028	0,217

**ПСП цветка и его архитектура.** Были изучены размеры примордиев семязачатков на момент раскрытия цветка. Данные представлены в таблице 8. Интересно, что размеры примордиев и степень их дифференцировки на момент раскрытия цветка возрастали в ряду *C. rubra* → *C. longifolia* → *C. damasonium* в том же порядке, как и значения ПСП цветка (табл. 1). У всех видов наблюдалась одинаковая архитектура упаковки примордиев семязачатков на плаценте, поэтому плотность примордиев на 1 мм длины завязи была существенно выше у *C. longifolia* по сравнению с *C. rubra* (табл. 1).

Таблица 8

Размеры примордиев семязачатков на момент раскрытия цветка у трех видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Длина примордия, мм		Ширина примордия, мм	
	min-max	x	min-max	x
<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,060–0,092	0,077	0,050–0,072	0,061
<i>C. longifolia</i>	0,054–0,088	0,064	0,045–0,064	0,056
<i>C. rubra</i>	0,049–0,081	0,058	0,033–0,058	0,047

Толщина стенок завязи и фитомасса плаценты у *C. damasonium* была значительно выше, чем у *C. rubra* и *C. longifolia*. С учётом различий в размерах примордиев на момент начала цветения этих видов оказалось, что у *C. longifolia* на единицу фитомассы колонки (без учета поллиnaireв) приходилось в 3 раза больше семязачатков, чем у *C. damasonium* (табл. 9). Ранее нами было показано, что у крымских видов орхидных степень дифференцированности семязачатков на начало раскрытия цветка тесно связана с системой аттракции опылителей, и как следствие, с частотой опыления/плодоношения цветка (Назаров, 1995 а, б).

Таблица 9

Некоторые метрические и аллометрические показатели потенциальной семенной продуктивности (ПСП) цветка у двух видов *Cephalanthera* в Крыму

Вид	Средняя масса цветка и его отдельных частей, мг			ПСП цветка, шт.	Na/Wc шт. на 1 мг	Na/Wf шт. на 1 мг
	Wc	Wp	Wf			
<i>Cephalanthera damasonium</i>	8,2	6,8	15,0	7501,1	914,8	500
<i>C. longifolia</i>	2,5	6,0	8,5	7496,4	2998,4	881,9

Примечание к таблице. Число семязачатков – No; фитомасса колонки без поллиnaireв – Wc, цветка – Wf, околоцветника – Wp.

**Влияние системы опыления на уровень семенификации цветка.** Количественная оценка влияния опыления на уровень семенификации цветка у орхидных значительно затруднена из-за большого числа семязачатков в завязи. Мы предлагаем использовать для количественной оценки неоплодотворенных семязачатков выявленную нами тесную связь между числом семян и внешним объемом коробочки у этих растений. У всех изученных нами видов коэффициент корреляции между числом семян и внешним объемом коробочки достигал высоких значений, убывая в ряду: *Cephalanthera damasonium* (0,93) → *C. rubra* (0,91) → *C. longifolia* (0,82).

Значительная вариабильность уровня семенификации цветка (табл. 7) у изученных видов орхидных, на наш взгляд, кроется в особенностях их системы опыления и скрещивания. Внешний объем коробочки у орхидных зависит с одной стороны от размеров завязи, а с другой – от количества и качества развивающихся в них семян. В этом орхидные не являются уникальными растениями. Их отличие от других растений заключается лишь в том, что второй фактор оказывает у них гораздо большее влияние на размеры развивающейся коробочки, так как до опыления семязачатки представлены недифференцированными примордиями. Более того, у некоторых тропических видов, в завязях у которых отсутствует даже сама плацентарная ткань, длина завязи на момент раскрытия цветка вообще не влияет на размер будущей коробочки. Число семязачатков, которые начинают дифференцироваться на плаценте спустя несколько недель или даже месяцев после опыления, как и размер коробочки, определяются у них количеством пыльцы, поступившей на рыльце (Nazarov, Gerlach, 1997).

Количество семязачатков у видов *Cephalanthera* было детерминировано до распускания цветков, хотя на тот момент они находились в завязи еще в виде небольших слабо дифференцированных примордиев. Дальнейшая их дифференциация происходила уже только после опыления (Назаров, 1995 б). При попадании пыльцы на рыльце таких цветков наблюдалось заметное увеличение размеров завязи уже на 2–3-й день после опыления. Если на рыльце поступала пыльца в количестве недостаточном для оплодотворения всех изначально заложенных семязачатков, то развивались полупустые коробочки. Они были примерно такой же длины, что и коробочки от хорошо опыленных цветков, но их ширина при этом была значительно меньше. Такие полупустые коробочки, попавшие в изучаемую выборку, могли существенно снизить коэффициент корреляции между внешним объемом коробочки и числом семян. Некоторые из этих недоопыленных коробочек у изученных видов *Cephalanthera* при вскрытии оказались практически пустыми. В этом случае они были исключены из регрессионного анализа. На диаграмме они обозначены незаштрихованными символами соответствующей формы (рис. 1).

Причину существования пустых и полупустых коробочек у видов *Cephalanthera* нужно искать, прежде всего, в системе их опыления. Как было показано ранее, наиболее важным фактором, обеспечивающим гарантированный перенос пыльцы на рыльце у орхидных, является характер агрегации пыльцы в поллинии/поллинарии и способ ее рецепции структурами рыльца (Назаров, 1995а, 1995б; Nazarov, Gerlach, 1997). Относительно высокий коэффициент корреляции между числом семян и внешним объемом коробочки у *Cephalanthera damasonium* (0,93) обусловлен, прежде всего, тем, что для этого вида характерно факультативно автогамное опыление, которое происходит уже на 2–3 день после раскрытия цветка из-за того, что между поллиниями и секретом рыльца отсутствует барьер в виде ростеллюма. Только в первые два дня при относительно сухой и солнечной погоде в ценопопуляциях опушечного типа в присутствие таких одновременно цветущих с *C. damasonium* модельных растений как некоторые виды *Fragaria* L. и *Rubus caesius* L. крупные самки пчел из рода *Halictus* способны извлекать поллинии из цветков *C. damasonium* и переносить их на рыльце других цветков. При этом эффективная рецепция рыльцем переносимых опылителем поллиний не может произойти из-за отсутствия у этого орхидного ростеллюма, который ответственен за соскребание практически всей пыльцы с тела опылителя за одно посещение цветка. В отсутствие ростеллюма на рыльце может попасть, в лучшем случае, только одна треть пыльцевых зёрен поллиния, что неизбежно

приведет к образованию полупустых коробочек. Погодные условия, такие как длительная жаркая и сухая погода, также способствуют образованию полупустых коробочек у факультативно автогамной *C. damasonium*. В отдельные экстремально сухие и жаркие годы в Крыму на рыльцах этого орхидного образовывалось недостаточное количество секрета, что не позволяло ему достигнуть капиллярным путем до поллиниев в пыльниках, расположенных над рыльцем.

У цветков *C. rubra* и *C. longifolia* имеется хорошо развитый ростеллум, который надежно препятствует попаданию секрета рыльца на поллинии (рис. 2). Поэтому они опыляются исключительно при помощи насекомых. При этом оба вида являются безнектарными и не вознаграждают опылителей пыльцой, из-за ее недоступности для насекомых-опылителей. Привлечение насекомых-опылителей на цветки *C. rubra* и *C. longifolia* происходит за счет различных способов обманной аттракции (Dafni, Ivri, 1981; Nilsson, 1983; Назаров, Иванов, 1990; Vöth, 1992; Назаров, 1995 б). Система опыления у *C. rubra* достаточно детально изучена во многих точках ареала этого вида. Практически во всех случаях было установлено, что основными опылителями были дикие пчелы из рода *Chelostoma*. Эти олиголектные одиночные пчелы трофически тесно привязаны к различным видам *Campanula*.

Цветки *C. rubra* имеют сходство с цветками *Campanula* и по окраске, и форме. На нижней губе расположены желто-белые папиллярные выросты, имитирующие ложную пыльцу колокольчиков. В результате такого сходства самки и самцы *Chelostoma* охотно посещают цветки *C. rubra*, если последние произрастают в одной и той же ценопопуляции с цветущими колокольчиками. Кроме того, цветки *C. rubra* представляют пчелам надежное убежище от непогоды и для ночевки. Мы неоднократно находили в цветках этого орхидного спящих самцов в утреннее и вечернее время. В результате процент плодоношения у *C. rubra* был из года в год относительно высоким и стабильным.

Система опыления *C. longifolia* изучена значительно слабее. Хотя именно у этого вида впервые в Израиле был описан сбор ложной пыльцы с папиллярных выростов губы самками пчел из рода *Halictus* (Dafni, Ivri, 19981). Однако цветки модельного растения (белоцветковый *Cistus*) внешне мало похожи на цветки *C. longifolia*. В результате это орхидное опылялось хуже, чем *C. rubra*. В крымских ценопопуляциях плодоношение *C. longifolia* было более низким и эпизодическим, чем в Израиле. Мы пока не смогли однозначно установить какое-либо подходящее модельное растение для *C. longifolia* в Крыму. В качестве возможных кандидатов, по аналогии с *C. damasonium*, можно рассматривать раннецветущие виды *Potentilla*.

**Влияние фитофагов на коэффициент семенификации генеративного побега и особи.** В ходе исследований установлено три вида фитофагов, которые регулярно повреждают репродуктивные органы у видов *Cephalanthera* в Крыму. Наибольшее влияние на семенную продуктивность оказывали гусеницы листовертки *Lobesia crimea* Flkv. (Lepidoptera, Tortricidae) и личинки мухи *Chyliza vittata* Meig (Diptera, Psilidae). Незрелые коробочки наиболее часто повреждались фитофагами у *C. damasonium*. В свежих грабинниковых дубравах и буковых лесах в этом принимали участие оба вышеназванных фитофага. В этом случае процент поврежденных плодов мог превышать 45 %, хотя в среднем по изученным участкам он составлял только 11 % (табл. 7). Экземляры *C. damasonium*, произрастающие на открытых участках, не имели внутри коробочек личинок мухи, а повреждение коробочек гусеницами листовертки наблюдалось лишь в отдельные годы и никогда не превышало 3 %. В повреждении незрелых коробочек *C. longifolia* были замечены только гусеницы листовертки. Частота повреждения при этом была незначительной во всех изученных ценопопуляциях. В отдельные годы нам не удавалось обнаружить фитофагов в коробочках у этого вида. Интересно, что за период многолетних наблюдений нам удалось обнаружить только однажды погибшую гусеницу листовертки в коробочке у *C. rubra* (табл. 7).

Значительные различия в проценте поврежденных коробочек у изученных видов были обусловлены в первую очередь уровнем плодоношения. У факультативно автогамной



*C. damasonium* наблюдалось регулярное обильное плодоношение, что обеспечивало двум специализированным фитофагам достаточную кормовую базу. Их численность могла быть еще больше, однако в буковых лесах и свежих дубравах мы регулярно находили на гусеницах листовертки и личинках мухи личинок различных наездников-ихнеумонид (Ichneumonidae), которые мы, к сожалению, не смогли идентифицировать. При выведении бабочек *L. crimea* в лабораторных условиях мы часто наблюдали выход наездников из гусениц и куколок этой листовертки. Высокий процент поражения коробочек *C. damasonium* фитофагами был установлен ранее и для других автогамных орхидных (Назаров, 1987).

Особенности фенологии цветения *Cephalanthera* также оказывают существенное влияние на уровень повреждения коробочек. Цветение и период раннего развития коробочек *C. longifolia* завершался до начала массового лёта листоверток. К моменту появления в цеополуляциях *C. longifolia* личинок мух *C. vittata* семена этого орхидного были уже не пригодны для питания из-за сформированной объемной тесты и резкого снижения питательных веществ в зародыше. Период цветения и оплодотворения (когда семязачатки становились пригодными для их поедания) у *C. rubra* приходился на вторую половину июня – начало июля. В это время в популяциях уже накапливалось достаточно большое количество наездников-ихнеумонид, что снижало повреждение коробочек у *C. rubra* практически до нуля, несмотря на стабильно высокий уровень плодоношения у этого вида.

**Компенсаторные механизмы, сглаживающие резкие падения уровня семенификации.** Данные таблицы 7 свидетельствуют, что *C. damasonium* имеет значительно более высокий коэффициент семенификации. Однако это орхидное встречается в Горном Крыму примерно с такой же частотой, что и два других пыльцеголовника. Это могло быть обусловлено тем, что существенное количество репродуктивных ресурсов у этого орхидного уничтожалось насекомыми. Два других вида пыльцеголовника избегали давления со стороны насекомых-фитофагов за счет низкого нерегулярного плодоношения. Более низкая семенная продуктивность в ходе одного сезона у них компенсируется более регулярным многолетним цветением в ходе жизненного цикла, так как большинство не плодоносящих особей цветут ежегодно на протяжении нескольких лет. Этому способствует крайне слабая дифференциация семязачатков на момент цветения, что позволяет избежать напрасных репродуктивных затрат в случае неопыления цветков. Еще больших напрасных репродуктивных затрат эти пыльцеголовники избегают за счет ухода от массового повреждения плодов насекомыми. Таким образом, переход орхидных к обманной аттракции можно рассматривать в качестве механизма, направленного на защиту от насекомых-фитофагов.

## ВЫВОДЫ

1. Наличие полупустых коробочек у *Cephalanthera* обусловлено двумя факторами: недостаточным поступлением пыльцы на рыльце в ходе опыления и различными нарушениями в процессе оплодотворения и эмбриогенеза.

2. Оба эти фактора снижают коэффициент семенификации цветка гораздо сильнее у ксеногамных видов – *C. longifolia* и *C. rubra*, чем у факультативно автогамного вида – *C. damasonium*

3. Объем коробочки у изученных видов *Cephalanthera* определяется двумя факторами: размерами завязи цветка и количеством семян в коробочке. При этом длина будущей коробочки в большей степени определяется размерами завязи, а ее ширина – количеством семян.

4. На уровень семенификации генеративного цветка, побега и растения изученных видов *Cephalanthera* существенное влияние оказывают насекомые-фитофаги. Состав вредителей и уровень повреждения коробочек в ценопопуляциях зависит от обилия и регулярности плодоношения вида орхидного, а также сроков его цветения.

5. Автогамный вид *C. damasonium* повреждаются более широким кругом вредителей и значительно интенсивнее, чем нерегулярно плодоносящие ксеногамные виды – *C. longifolia* и *C. rubra*.

6. Семенная репродукция у ранне-весеннего вида *C. longifolia* и летне-осеннего *C. rubra* подвергается гораздо меньшему давлению со стороны насекомых-фитофагов.

7. Уровень потенциальной пыльцевой продуктивности у орхидных невозможно оценить без всестороннего изучения строения цветка, системы функциональных взаимосвязей его составляющих частей и экологических связей в фитоценозе.

### Список литературы

- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 350 с.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
- Назаров В. В. О повреждении плодов орхидных гусеницами листовертки *Lobesia crimea* Flkv. (Lepidoptera, Tortricidae) в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1987. – Т. 66, № 3. – С. 519–520.
- Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. Orchidaceae) // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 8. – С. 1194–1196.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук / В. В. Назаров. – Санкт-Петербург: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 1995 а. – 26 с.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: дис. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.05 – Ботаника / Санкт-Петербург: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 1995 б. – 294 с.
- 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 // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
- Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. – Л.: Наука, – 1977. – 219 с.
- Arditti J. J., Michaud J. D., Patrick L. H. Morphometry of Orchid Seeds. I. Paphiopedilum and Native California and Related Species of Cypripedium // American Journal of Botany – 1979. – Vol. 66, N. 10. – P. 1128–1137.
- Dafni A., Ivri Y. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – Pollen imitation and facultative floral mimicry // Pl. Syst. Evol. – 1981. – Vol. 137, N. 4 – P. 229–240.
- Nazarov V. V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // Journal Europäischer Orchideen. – 1998. – Bd. 30, N 3. – S. 591–602.
- Nazarov V. V., Gerlach G. The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems // Lindleyana. – 1997. – Vol. 12, N 4. – P. 188–204.
- Nilsson L. A. Mimesis od bellflower (Campanula) by the red helleborine orchid (*Cephalanthera rubra*) // Nature. – 1983, Vol. 305, – P. 799–800.
- Nuraliev M. S., Efimov P. G., Averyanov L. V., Kuznetsov A. N. & Kuznetsova S. P. *Cephalanthera exigua* (Orchidaceae), a new species and genus in the flora of Vietnam // Wulfenia – 2014. – Vol. 21, – P. 95–102.
- Vöth W. Über die Abhängigkeit der *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., Orchidaceae, von *Campanula persicifolia* L., Campanulaceae // Mitteilungsbl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württemberg. – 1992. – Vol. 24, – N. 4 – P. 652–668.

#### **Nazarov V. V. Seed productivity of european orchids. II. Seed productivity of flower and the inflorescence at *Cephalanthera* species in the Crimea // Ekosystemy. 2016. Iss. 8 (38). P. 49–58.**

Potential (PSP) and real (RSP) seed productivity of a flower, an inflorescence and plant exemplar at three species of *Cephalanthera* in the Crimea is established. The ovule number in an ovary varied in broad limits even at one inflorescence. The coefficient of variation fluctuated from 30 to 52%. PSP of a flower and a plant specimen increased among *C. rubra* → *C. longifolia* → *C. damasonium*, but PSP of a generative shoot increased among *C. rubra* → *C. damasonium* → *C. longifolia*. The coefficient of seed ripening of a flower was 0,931 at *C. damasonium*, 0,768 at *C. longifolia* and 0,528 at *C. rubra*. The coefficient of seed ripening of inflorescence at these species was: 0,764, 0,088 and 0,217, correspondently. Decrease in the seed productivity during maturing of seeds is caused by various factors. Seed productivity at autogamous *C. damasonium* was strongly reduced (> 10%) by insects phytophages – the larvae of tortricid moth *Lobesia crimea* and the larva of psilid fly *Chyliza vittata*. Two other xenogamous species of *Cephalanthera* the main factors of decrease of seed productivity were: a low degree of pollination of the flowers and of the inflorescences and high level of seed abortivity in the development. At all studied species a close correlation between the external volume of a capsule and number of seeds is established. This dependence can be useful for the estimation of the flower pollination degree.

**Keywords:** ovule, seed, potential seed productivity, real seed productivity, system of pollination, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera longifolia*, *Cephalanthera rubra*, Crimea.

Поступила в редакцию 11.12.2016 г.