

УДК 582.594:581.16(470.13)

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.
(ORCHIDACEAE, MONOCOTYLEDONES)
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**

И. А. Кириллова¹, С. В. Пестов^{1,2}, Д. В. Кириллов¹

¹ *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Россия, 167982, Республика Коми, Сыктывкар, Коммунистическая, 28*

² *Вятский государственный университет
Россия, 610000, Киров, Московская, 36
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.05.16 г.

Репродуктивная биология *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) на северной границе ареала. – Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В. – Приводятся данные по изучению репродуктивной биологии *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) в Республике Коми, где вид находится на северной границе ареала. Опылителями *C. guttatum* в регионе являются пчелы *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*. Эффективность опыления составляет 21%. Семена *C. guttatum* – одни из наиболее крупных среди семян орхидных региона (1.11×0.22 мм). Размеры семян зависят от условий произрастания материнских растений. Семенная продуктивность особей этого вида довольно высокая: одна коробочка содержит в среднем 5 тыс. семян, причем более 88% семян – полноценные. Урожай семян составляет 2 – 22.6 тыс. шт./м².

Ключевые слова: *Cypripedium guttatum*, Orchidaceae, плод, опыление, семена, ценопопуляции.

Reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of its habitat. – Kirillova I. A., Pestov S. V., and Kirillov D. V. – The paper presents data on the reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) in the Komi Republic, at the northern border of its habitat. Bees (*Lasioglossum calceatum* and *L. brevicorne*) are pollinators of *C. guttatum* in the region. The pollination efficiency is 21%. *C. guttatum* seeds are the largest ones among those of other orchid species in the region (1.11×0.22 mm). The size of seeds depends on the growing conditions of mother plants. The seed productivity of *C. guttatum* is rather high: every fruit contains 5 thousand seeds on the average, and more than 88% of them are of high quality. The seed crop is 2 – 22.6 thousand seeds per square meter.

Key words: *Cypripedium guttatum*, Orchidaceae, fruit, pollination, seeds, coenopopulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-117-127

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Orchidaceae – одно из интереснейших с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений, но наши знания об орхидных северных территорий до сих пор остаются неполными, особенно это касается некоторых аспектов их репродуктивной биологии. Существует дефицит информации о семенной продуктивности отдельных видов орхидных из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке

(Блинова, 2008; Arditti, Ghani, 2000), об опылителях определенных видов, а для большинства орхидных умеренных широт вообще отсутствуют сведения об их репродуктивных характеристиках (Блинова, 2009).

Объектом нашего исследования стал *Cypripedium guttatum* Sw. (башмачок пятнистый) – многолетнее длиннокорневищное растение. Голарктический бореальный вид. Общий ареал его охватывает Восточную Европу, Азию и Северную Америку. В России встречается в центральных, восточных и северо-восточных районах европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке, Камчатке и Сахалине (Аверьянов, 1999). В Республике Коми проходит северо-западная граница его ареала, он встречается в южных районах региона, на Тимане и Урале (Мартыненко, 1976). Кальцефил, растет в хвойных и смешанных лесах, часто заболоченных, по низинным и переходным болотам, на облесенных и осыпных известняковых склонах. *C. guttatum* включен в Красную книгу Республики Коми (2009) и других 42 регионов России (Вахрамеева и др., 2014). Вид размножается в основном вегетативным способом (Татаренко, 1996), но способен и к семенному размножению.

Целью нашей работы стало изучение репродуктивных характеристик вида на северной границе его ареала (Республика Коми), где до этого подобных работ не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России. Протяженность ее с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина).

Исследования проводили в 2004 – 2015 гг. в разных частях региона. Изучено 25 ценопопуляций (ЦП) *C. guttatum*, часть из них – в течение ряда лет. За счетную единицу принимали парциальный побег. Условные онтогенетические состояния побегов выделяли по ранее разработанным для данного вида ключам (Тетерюк, 2003).

Состав опылителей изучали на выходах известняков Южного Тимана в 2009 – 2010 гг. Для сбора насекомых в период активного цветения применяли метод ручного сбора. Помимо отлова активных опылителей, учитывали насекомых, обнаруженных в губе-ловушке цветков *C. guttatum*.

Процент плодообразования, семенную продуктивность и морфометрию семян изучали в 7 ЦП вида: ЦП 1 – заболоченный сосново-берёзовый хвощово-осоково-сфагновый лес на притеррасном участке поймы р. Сысола (Вычегодско-Мезенская равнина (ВМР)); ЦП 2 – облесенная крайка хвощово-вахтovo-сфагнового болота в пойме р. Дырнос (ВМР); ЦП 3 – край ельника разнотравного и болота хвощово-вахтovo-сфагнового в пойме р. Тылаю (ВМР); ЦП 4 – сосняк разнотравно-зеленомошный в окрестностях д. Коччойяг (ВМР); ЦП 5 – выходы известняков по левому берегу р. Сойва, еловое редколесье разнотравно-зеленомошное на склоне юго-западной экспозиции (Южный Тиман); ЦП 6 – выходы известняков по право-

му берегу р. Омра, травяно-моховые сообщества на северо-западном склоне (Южный Тиман); ЦП 7 – выходы известняков на левому берегу р. Печора, напротив устья р. Большой Шежим, еловое разнотравно-зеленомошное редколесье (Северный Урал).

Для изучения морфометрии семян был использован световой микроскоп МСП-2 с цифровой видеокамерой ТС-500 («ЛОМО», Россия). Измерения проводили в программе TopView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS), как было предложено ранее (Arditti et al., 1979; Nealey et al., 1980), цвет и форму семенной кожуры у 40 – 50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян была взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП) и произведена оценка на предмет наличия (отсутствия) зародыша. Неполноценными считали семена без зародыша. Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением оригинальной методики (Кириллова, Кириллов, 2015). В каждой ЦП подсчитаны семена в 5 – 10 коробочках. В работе использовали такие показатели, как реальная семенная продуктивность (Вайнагий, 1974; Левина, 1981) и урожай семян (Работнов, 1960).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

C. guttatum представлен в Республике Коми ЦП с разной численностью побегов – от нескольких десятков до нескольких тысяч. Вид размножается в основном вегетативно, за счет интенсивного ветвления корневища формируются обширные клоны-куртины, насчитывающие десятки или сотни побегов, которые могут достигать размера нескольких десятков квадратных метров. Средняя плотность таких скоплений в регионе составляет от 12 до 100 побегов на 1 м².

Начало вегетации *C. guttatum* в Республике Коми приходится на конец мая. Разворачивание листьев происходит в начале июня, цветение приходится на конец июня. *C. guttatum* цветет позднее *Cypripedium calceolus* L., поэтому поздние весенние заморозки, которые оказывают основное отрицательное воздействие на семенную репродукцию *C. calceolus* в регионе, повреждая бутоны или уже раскрытые цветы (Кириллова и др., 2012), не оказывают такого влияния на *C. guttatum*.

Цветки *C. guttatum* одиночные. Прицветники (брактеи) листовидные или продолговато-ланцетные, в Республике Коми их длина составляет 3 (1.0 – 6.0) см, ширина – 1 (0.3 – 2.3) см. Губа – розовая, 2 (0.8 – 2.5) см длиной, 1.3 (0.8 – 2.5) см шириной и 1.5 (1.0 – 2.8) см высотой. Наружный верхний листочек околоцветника яйцевидный, заостренный, в среднем 2.5 (1.6 – 3.8) см длиной и 2 (0.8 – 2.5) см шириной, с фиолетово-розовыми пятнами. Два листочка внутреннего круга околоцветника продолговатые, голые, белые, с крупными фиолетово-розовыми крапинками, 1.8 (1.1 – 2.5) см длиной и 0.7 (0.4 – 1.3) см шириной. Синсепалум 1.5 (1.0 – 2.2) см длиной и 0.7 (0.4 – 1.1) см шириной. Морфометрические признаки цветка практически не меняются в разных частях региона. Цветки *C. guttatum* относятся к типу гомогамных полулушшек с обманной аттракцией (Фегри, Пейл, 1982). Развитие такого типа цветков сопровождалось размерным отбором наиболее эффек-

тивных опылителей, так как попавшие в цветок-ловушку насекомые должны выбраться через боковые отверстия определенного размера.

Сведения о составе опылителей *C. guttatum* носят противоречивый характер. В Китае и Северной Америке его опыляют мелкие пчелы семейства Halictidae рода *Lasioglossum* и мухи-журчалки (Bänzinger et al., 2005; Argue, 2012). Однако исследователи на Южном Урале отмечают преобладание настоящих мух (Ишмуратова и др., 2005) и мошек (Кривошеев, Ишмуратова, 2012). К второстепенным посетителям цветков *C. guttatum* отнесены листоеды без указания вида, что не позволяет определить их роль в жизни растения. Вполне вероятно это могли быть случайные посетители, потому что питание листоедов орхидными не отмечено (Беньковский, 2011).

Наиболее частыми посетителями *C. guttatum* на Южном Тимане по материалам наших наблюдений в 2009 – 2010 гг. являлись мухи-журчалки из семи видов (табл. 1). Изредка в цветках встречались пчелы-галикты *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*. Однако именно представители этого рода, вероятно, являются специализированным опылителем башмачков в таёжной зоне Республики Коми. На цветках *C. calceolus* в регионе отмечены еще *Andrena lapponica* (Кириллова и др., 2012), однако они крупнее по размерам и вряд ли могут проникать внутрь цветка *C. guttatum*. Журчалки являются второстепенными опылителями, поскольку отмечено большое число случаев обнаружения мертвых особей в губе цветка, что указывает на трудности в ориентации мух в замкнутом пространстве (Кириллова и др., 2012; Bänzinger et al., 2005). Комплекс опылителей *C. guttatum* в Республике Коми существенно отличается от состава посетителей, выявленных в Башкирии (Кривошеев, Ишмуратова, 2012), и сходен с данными по Китаю и Северной Америке (Bänzinger et al., 2005; Argue, 2012). Можно отметить, что размер особей насекомых посетителей *C. guttatum* меньше, чем у *C. calceolus*, что связано с размерами входного отверстия цветка (рис. 1).

Таблица 1

Видовой состав посетителей цветков *Cypripedium guttatum*

Виды опылителей	Длина тела, мм	Ширина тела, мм
Hymenoptera		
<i>Lasioglossum calceatum</i> Scopoli, 1763	8.5–10	1.75
<i>Lasioglossum brevicorne</i> Schenck, 1870	5–6	1.5
Diptera		
<i>Dasysyrphus venustus</i> Meigen, 1822	8–10	2
<i>Epistrophe nitidicollis</i> Meigen, 1822	8–10	2.5
<i>Eupeodes luniger</i> Meigen, 1822	8	2.5
<i>Melanostoma mellinum</i> Linnaeus, 1758	5–7	1.75
<i>Parasyrphus annulatus</i> Zetterstedt, 1838	6–8	1.5
<i>Pipizella varipes</i> Meigen, 1822	5.5	1.25
<i>Sphaerophoria scripta</i> Linnaeus, 1758	7.25	2

Процент завязавшихся плодов *C. guttatum* в регионе составляет от 3.0 до 60.5% (в среднем 21.0%) (рис. 2). В целом по ареалу вида отмечены следующие

показатели: на Южном Урале – 5.0 – 8.5% (Ишмуратова и др., 2005), в Приморском крае – 26% (Татаренко, 1996), в Якутии – 0 – 44% (Афанасьева и др., 2013), в Прибайкалье – 1 – 7% (Быченко, 2009). Самая высокая доля завязавшихся плодов отмечена на выходах известняков южной экспозиции Южного Тимана в 2010 г. Вероятно, там сложились наиболее благоприятные условия для опыления растений. Иногда наблюдается повреждение уже завязавшихся коробочек ранними осенними заморозками. Такой случай был отмечен на самом севере региона (скалы по р. Уса) (Тетерюк, Паршукова, 2011), коробочки успели завязаться, но не успели созреть.

Плод *C. guttatum* – трехгранная коробочка, с многочисленными мельчайшими семенами. Длина коробочки варьирует в регионе от 15.3 до 27.6 мм, составляя в среднем по популяциям от 18.9 до 22.5 мм; ширина – 3.8 – 10.8 мм (в среднем 5.4 – 8.4 мм). Самые маленькие коробочки отмечены в ЦП 7 с Северного Урала, где условия для произрастания растений более суровые. Величина коробочек изменяется и по годам, так, в 2014 г. их размер был больше, чем в 2015 г. (табл. 2). Это может быть связано с тем, что август 2014 г. был очень теплым. В юго-западной Якутии длина коробочек этого вида варьирует от 16 до 30 мм, ширина – от 3.0 до 17.0 мм (Пестерова, Мыреева, 2011), в Центральной Якутии – длина коробочек составляет в среднем 18.6 мм, ширина – 8.26 мм (Хомутовский, Галкина, 2015).

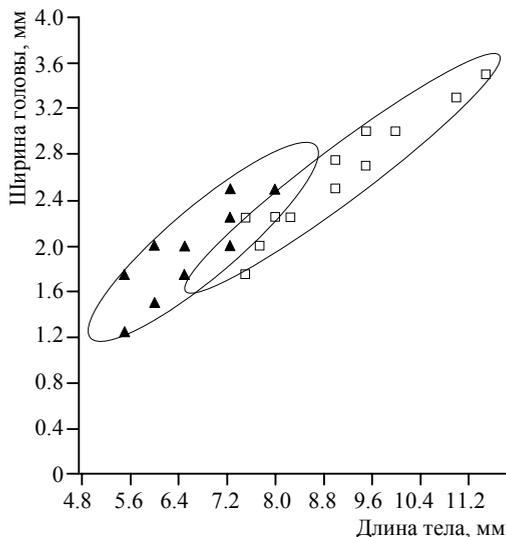


Рис. 1. Размеры тела насекомых посетителей цветков *Cypripedium guttatum* (▲) и *Cypripedium calceolus* (□) на Южном Тимане

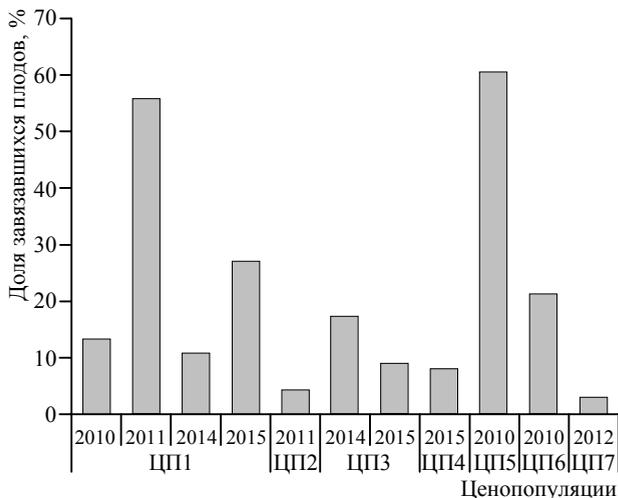


Рис. 2. Плодообразование *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

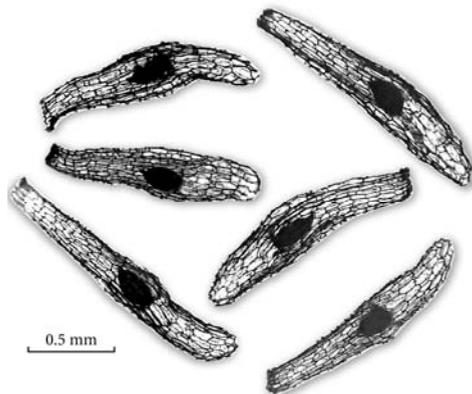
Таблица 2

Размеры плодов *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Длина коробочки, мм	Ширина коробочки, мм
1	2011	21.3±0.3 (20.5–21.7)	6.1±0.3 (5.2–6.7)
	2014	22.5±0.5 (17.4–27.6)	8.2±0.3 (5.2–10.8)
	2015	19.6±0.73 (15.3–22.8)	7.0±0.36 (5.1–8.6)
3	2014	21.4±0.8 (17.4–25.5)	6.6±0.4 (5.2–8.3)
	2015	20.8±0.74 (17.6–24.8)	7.3±0.33 (5.1–8.3)
4	2014	22.3±0.6 (19.4–26.1)	8.4±0.2 (6.9–9.9)
	2015	19.1±0.34 (17.9–20.7)	6.7±0.16 (5.8–7.3)
6	2010	20.0±0.10 (16.0–22.0)	–
7	2012	18.9±0.86 (16.6–21.5)	5.4±0.61 (3.8–7.6)

Примечание. Приведены среднее значение, стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения признаков.

Семена *C. guttatum* темно-коричневого цвета, одни из самых крупных среди семян орхидных Республики Коми (Kirillova, 2012). Форма семян – сильно вытянутая удлинённая веретеновидная (индекс семени 5.15). По классификации R. L. Dressler (1993) они относятся к *Limodogum*-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 3). Длина семян в регионе составляет в среднем 1.11 мм (от 0.75 до 1.43 мм), ширина – 0.22 мм (0.14 – 0.31 мм). Для

Рис. 3. Семена *Cypripedium guttatum*

Якутии приведены подобные параметры семян (Хомутовский, Галкина, 2015), в Предуралье они такой же ширины, но более короткие – 0.68 мм (Шибанова, Долгих, 2010). Зародыш семян *C. guttatum* удлинённой формы (индекс зародыша – 1.84), в регионе его размеры составляют в среднем 0.20×0.11 мм. В семени содержится в среднем 91% пустого воздушного пространства.

Размеры семян отличаются в разных частях региона (табл. 3). Наиболее крупные семена (объем семени 16.6 – 17.9×10⁻³) отмечены в ЦП 6 и 7, находящихся на выходах известняков северной экспозиции Южного Тимана и

Северном Урале. Размер зародыша при этом не увеличился, а увеличилась лишь доля пустого воздушного пространства в семени. Такая же закономерность, когда при ухудшении условий для произрастания растений в семени увеличивалась доля пустого воздушного пространства, была обнаружена нами и для семян другой орхидеи – *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. в Республике Коми (Кириллова, Кириллов, 2015). Можно предположить, что пустое воздушное пространство как своеобразная термостатическая прослойка защищает зародыш от низких температур. Кроме того, чем выше этот показатель, тем больше у семян парусность и плавучесть.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.

честь, тем на более дальние расстояния они могут распространяться с помощью воды и ветра (Arditti et al., 1980).

Таблица 3

Характеристика семян *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Семя		Зародыш		ИС	ИЗ	VS, ×10 ⁻³ мм ³	VE, ×10 ⁻³ мм ³	AS, %
		Длина, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Ширина, мм					
1	2010	1.21±0.02	0.22±0.01	0.21±0.01	0.11±0.01	5.5	1.9	15.33	1.33	91.3
		1.02–1.39	0.15–0.27	0.17–0.25	0.09–0.15					
	2011	1.19±0.01	0.19±0.01	0.20±0.01	0.10±0.01	6.5	2.0	11.24	1.05	90.7
		1.07–1.31	0.14–0.23	0.15–0.26	0.08–0.13					
	C _{St}	0.9	5.8*	2.4*	5.0*	4.7*	2.6*	–	–	–
	2014	1.05±0.01	0.23±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.6	1.8	14.54	1.27	91.3
0.83–1.20		0.16–0.30	0.17–0.23	0.08–0.16						
C _{St}	8.1*	6.9*	0.1	3.8*	9.4*	3.6*	–	–	–	
2015	1.00±0.02	0.21±0.01	0.18±0.01	0.10±0.01	4.8	1.7	11.54	0.94	91.8	
	0.81–1.21	0.18–0.26	0.13–0.23	0.08–0.13						
C _{St}	2.3*	3.3*	6.4*	3.1*	0.9	1.6				
3	2014	1.12±0.01	0.23±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	5.0	1.8	15.51	1.27	91.8
		0.83–1.28	0.18–0.29	0.17–0.23	0.09–0.14					
	C _{St}	5.5*	3.1*	6.1*	4.4*	1.5	0.7	–	–	–
2015	1.11±0.02	0.21±0.01	0.17±0.01	0.10±0.01	5.3	1.7	12.81	0.89	93.1	
	0.85–1.26	0.13–0.23	0.13–0.23	0.08–0.13						
C _{St}	0.22	2.7*	8.3*	5.3*	1.9	0.9	–	–	–	
4	2014	1.08±0.01	0.22±0.01	0.21±0.01	0.11±0.01	5.0	1.9	13.36	1.34	90.0
		0.92–1.25	0.18–0.28	0.18–0.25	0.09–0.14					
	C _{St}	1.4	0.9	9.3*	3.9*	1.7	3.0*	–	–	–
	2015	0.99±0.02	0.21±0.01	0.19±0.01	0.11±0.01	4.9	1.7	11.42	1.20	89.5
0.75–1.27		0.15–0.27	0.12–0.24	0.07–0.13						
C _{St}	3.8*	1.9	4.6*	0.9	0.9	3.1*	–	–	–	
5	2010	1.07±0.01	0.22±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.9	1.7	13.55	1.27	90.6
		0.90–1.20	0.18–0.28	0.16–0.23	0.09–0.14					
	C _{St}	3.6*	2.4*	1.9	2.0	0.3	0.1	–	–	–
6	2010	1.19±0.01	0.24±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.9	1.9	17.94	1.27	92.9
		0.88–1.37	0.19–0.29	0.15–0.25	0.06–0.13					
	C _{St}	6.7*	5.2*	1.7	1.5	0.1	2.8*	–	–	–
7	2012	1.20±0.02	0.23±0.01	0.21±0.01	0.10±0.01	5.2	2.0	16.62	1.10	93.4
		0.96–1.43	0.19–0.31	0.17–0.25	0.07–0.12					
	C _{St}	0.1	2.1*	0.7	2.5*	1.9	2.9*	–	–	–

Примечание. В числителе – среднее значение и стандартная ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальное значения признаков; ИС – индекс семени (отношение длины семени к ширине), ИЗ – индекс зародыша, VS – объем семени, VE – объем зародыша, AS – доля пустого воздушного пространства в семени; * – значения критерия Стьюдента, достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

Размеры семян отличаются и по годам. Семена в трех ЦП с Вычегодско-Мезенской равнины были изучены в 2014 – 2015 гг. В 2015 г. размер семян и зародышей несколько уменьшился.

Коробочка *C. guttatum* в Республике Коми содержит в среднем 5000 семян (минимально 178 шт., максимально 15963 шт.). В Прибайкалье (Быченко, 2009) и

Якутии (Хомутовский, Галкина, 2015) отмечено сходное количество семян в коробочке этого вида – 5636 и 4885 шт. соответственно. На Южном Урале этот показатель выше – 7728 шт. (от 3904 до 11154 шт.) (Кривошеев и др., 2014). Данный показатель меняется в зависимости от типа местообитания и погодных условий вегетационного периода (табл. 4). Так, в ЦП 1 в 2010 г. было в среднем 7.3 тыс. семян в коробочке, а в 2014 – 2015 г. – почти в три раза меньше.

Таблица 4

Семенная продуктивность *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Число семян в одном плоде, шт.			Доля неполноценных семян, %	Реальная семенная продуктивность, шт.		Урожай семян, шт./м ²
		Среднее	min	max		Плода	Генеративного побега	
1	2010	7373.7	3751	10789	4.2	7064.3	946.6	5490.3
	2011	4316.4	2789	5388	0.9	4277.2	2378.1	18311.4
	2014	2269.6	335	5298	12.4	1988.5	216.7	1972.0
	2015	2303.3	437	3777	8.6	2104.9	568.3	3523.5
3	2014	2959.2	469	4988	1.8	2905.7	502.7	4675.1
	2015	4482.0	178	7416	2	4392.4	395.3	–
4	2014	9698.2	4637	15963	5.3	9184.0	–	–
	2015	5107.8	1070	12219	3	4954.8	396.4	2180.2
5	2010	5097.5	1629	9822	2.2	4985.8	3016.4	22623.0
6	2010	5489.5	4856	6493	3.6	5292.4	1116.7	5806.8
7	2012	–	–	–	4.7	–	–	–

Доля неполноценных семян в коробочках *C. guttatum* в Республике Коми невелика – в среднем 4.4% (от 0.9 до 12.4%) (см. табл. 4). Неполноценность семян у орхидных связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша (Андропова, 2011). Максимальное число семян без зародышей отмечено в ЦП 1 в 2014 г. – 12.4%. Это может быть связано с холодным началом лета этого года, третья декада июня, на которую приходится массовое цветение *C. guttatum* в регионе, была холодной и сырой, неблагоприятной для опыления.

Число полноценных семян в коробочке *C. guttatum* в регионе составляет в среднем 4715 шт. На Южном Урале (Кривошеев и др., 2014) этот показатель немного выше – 5255 шт., в Центральной Якутии (Хомутовский, Галкина, 2015) близок к нашему значению – 4834 шт. Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративного побега *C. guttatum* составил 1059 шт. Наивысшая реальная семенная продуктивность генеративного побега отмечена в ЦП 5 (на выходах известняков южной экспозиции Южного Тимана) – 3016 семян на побег. Минимальный показатель (216 семян) зафиксирован в ЦП 1 в 2014 г.

Урожай семян в ЦП вида определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности побега на среднее число генеративных побегов на 1 м². Данный показатель составил в ЦП региона от 1.97 до 22.63 тыс. семян/м² (в среднем 8 тыс. шт./м²).

Несмотря на то, что семян образуется много, прорастают далеко не все. Семена орхидных не содержат питательных веществ и для прорастания им необходима

встреча с совместимым микосимбионтом. Но и это не является достаточным условием прорастания, так как для семян *C. guttatum* характерны некоторые структурные особенности, препятствующие прорастанию: плотный кутинизированный слой и наличие абсцизовой кислоты, являющейся ингибитором прорастания (Куликов, Филиппов, 2000). Поскольку сочетание условий, благоприятствующих прорастанию, встречается редко, процент прорастающих семян обычно незначителен.

В Республике Коми доля особой семенной происхождения в разных ЦП варьирует от 0.4 до 15.6%. Анализ онтогенетических спектров показал, что доля ювенильных особей несколько выше в ЦП Северного Урала (рис. 4). Надо отметить, что данный вид на Вычегодско-Мезенской равнине и Северном Урале произрастает в различных местообитаниях. На Вычегодско-Мезенской равнине он приурочен к избыточно увлажненным лесным сообществам (Тетерюк, 2003), а на Северном Урале встречается на облесенных елью или открытых склонах в составе разнотравно-зеленомошных сообществ (Кириллова, 2010). Большое количество проростков в ЦП на Северном Урале может объясняться тем, что данные местообитания отличаются более высоким коэффициентом проникновения света и меньшим общим покрытием трав, что позволяет большему количеству проростков достигнуть поверхности после этапа протокорма.

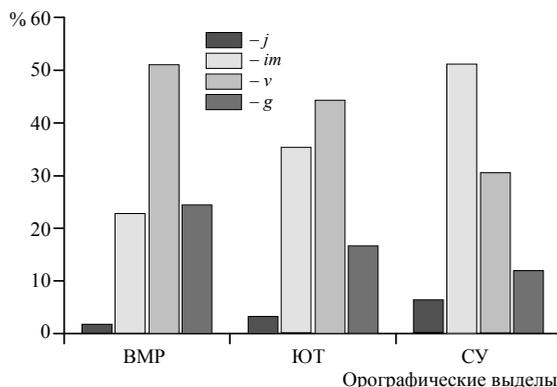


Рис. 4. Базовые онтогенетические спектры популяций *Cypripedium guttatum* для разных орографических выделов Республики Коми: ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина, ЮТ – Южный Тиман, СУ – Северный Урал; *j* – ювенильный, *im* – имматурный, *v* – взрослый вегетативный, *g* – генеративный

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что основными опылителями *C. guttatum* на северной границе ареала являются пчелы *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*, второстепенными – мухи-журчалки 7 видов. Эффективность опыления – 22.7%. Семена *C. guttatum* веретеновидной формы, в среднем 1.11 мм длиной и 0.22 мм шириной. Размеры семян зависят от условий произрастания растений. Семенная продуктивность вида на северной границе ареала довольно высокая, одна коробочка содержит в среднем 5 тыс. семян, причем более 88% семян – полноценные. Урожай семян составляет 2 – 22.6 тыс. шт./м². Несмотря на большое количество образующихся семян, лишь небольшая доля находит благоприятные условия и прорастает. Воспроизведение *C. guttatum*, основанное на сочетании семенного и вегетативного размножения, обеспечивает устойчивое существование вида на северной границе ареала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-44-110167 p_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л. В. Род Башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaniowia. 1999. Т. 2, № 2. С. 5 – 40.
- Андропова Е. В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 16 – 26.
- Афанасьева Е. А., Галкина М. А., Казанцева Е. С. Ценопопуляции *Cypripedium guttatum* Sw. в Центральной Якутии // Вестн. Сев.-Вост. федер. ун-та им. М. К. Аммосова. 2013. Т. 10, № 4. С. 11 – 18.
- Беньковский А. О. Жуки-листоеды (Coleoptera : Chrysomelidae) европейской части России. Saarbrücken : Lambert Academic Publishing, 2011. 544 с.
- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, № 1. С. 39 – 47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76 – 83.
- Быченко Т. М. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, № 1. С. 22 – 35.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Ишмуратова М. М., Журнова Т. В., Иибирдин А. Р., Суюндуков И. В., Магафуров А. М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биологический. 2005. Т. 110, № 6. С. 40 – 46.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) / Ин-т биологии Коми науч. центра УРО РАН. Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 4. С. 617 – 629.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на европейском Северо-Востоке России // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516 – 1532.
- Красная книга Республики Коми / Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 2009. 791 с.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М. Структура и дифференциация состава опылителей растений видов рода *Cypripedium* (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1767 – 1770.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы Image j // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49 – 57.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 510 – 513.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.

Мартыненко В. А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 2. С. 118 – 133.

Пестерова Т. А., Мыреева Л. П. Состояние ценопопуляций корневищных орхидных (*Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw. и *C. guttatum* Sw.) в Юго-Западной Якутии // Охрана культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 329 – 336.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. II. С. 20 – 40.

Татаренко И. В. Орхидные России : жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Аргус, 1996. 207 с.

Тетерюк Л. В. Башмачок пятнистый // Биология и экология редких растений Республики Коми / Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН. Екатеринбург, 2003. С. 43 – 58.

Тетерюк Л. В., Паришкова Т. В. К вопросу о качестве семян орхидных на северной границе распространения // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 412 – 415.

Фегри К., Пейл Л. Основы экологии опыления. М. : Мир, 1982. 344 с.

Хомутовский М. И., Галкина М. А. К репродуктивной биологии *Cypripedium guttatum* Sw. (*Orchidaceae* Juss.) в Якутии // Бюл. Брянск. отд-ния Рос. бот. о-ва. 2015. Т. 5, № 1. С. 3 – 7.

Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Перм. гос. ун-та. 2010. Вып. 2. С. 4 – 6.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // American J. of Botany. 1979. Vol. 66, № 10. P. 1128 – 1137.

Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145. P. 367 – 421.

Argue Ch. L. The Pollination Biology of North American Orchids. Vol. 1. North of Florida and Mexico. New York : Springer Science+Business Media, LLC, 2012. 232 p.

Bänzinger H., Sun H., Luo Y. Pollination of a slippery lady slipper orchid in southwest China : *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) // Botanical J. of the Linnean Society. 2005. Vol. 148. P. 251 – 264.

Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon : Dioscorides Press, 1993. 278 p.

Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes // American J. of Botany. 1980. Vol. 67, № 4. P. 508 – 518.

Kirillova I. A. Some characteristics of seeds of the *Orchidaceae* species in the Komi Republic // Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. 2012. Vol. 29, № 2. P. 64 – 77.