

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *ORCHIS MILITARIS* L. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

**В условиях Южного Урала выявлен широкий спектр консортов *O. militaris*. Опылителями являются *Antophora borealis* и *Epicometis hirta*. Для вида характерен высокий процент плодоношения (65%) и высокая реальная семенная продуктивность. 91,2% семян оказались с зародышем. Численность и плотность популяций высокие.**

**Ключевые слова:** *Orchis militaris*, опылители, семенная продуктивность.

Несмотря на интенсификацию в последние десятилетия популяционных исследований растений сем. *Orchidaceae*, вопросам их репродуктивной биологии и выявлению лимитирующих семенное размножение факторов уделяется недостаточное внимание [1-4 и др.]. Особую актуальность такие исследования приобретают в связи с тем, что абсолютное большинство орхидей умеренной зоны относятся к категории редких и исчезающих.

*Orchis militaris* L. – редкий вид сем. *Orchidaceae*, численность и ареал его в последние годы неуклонно сокращаются [5]. Размножается только семенами.

Видовой состав опылителей, особенности плодоношения, семенная продуктивность и качественный состав семян у этого вида на Южном Урале до недавнего времени оставались не исследованными.

### Материалы и методы

Исследования проводили в 2008 году в степном Зауралье Республики Башкортостан, в 2 км к северу от г. Сибай.

Отлов посетителей и опылителей для последующего их определения проводили на генеративных особях *O. militaris*.

Изучение динамики посещения *O. militaris* пчелами *Antophora borealis* проводили в начале цветения (7 июня) с 8 до 20 часов. Наблюдения проводили за 3 особями *O. militaris* при ясной солнечной погоде.

При подсчете семян применена методика В.В. Назарова [6] с нашими модификациями. Семена, содержащиеся в одной зрелой коробочке, равномерно распределяли по поверхности листа бумаги, разделенного для удобства на четыре равных поля, затем с помощью цифровой

фотокамеры делали снимок каждого поля с семенами, используя режим макросъемки. Полученные фотографии обрабатывали в ПК с помощью программы для редактирования изображений Adobe Photoshop (возможно применение другой альтернативной программы), при этом каждое подсчитанное семя маркировали черным цветом, а каждое сотое – красным. Затем производили подсчет красных точек и таким образом определяли реальную семенную продуктивность.

Для определения выполненности семян *O. militaris* брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных особей растений в пределах одной популяции (выборка составляла 500 семян). Семена просматривали под световым микроскопом при сорокакратном увеличении.

### Фитоценология и фенология

Исследованная популяция обитает на влажном разнотравно-злаковом лугу, где доминантом выступает *Molinia caerulea*. В этом фитоценозе в одно время с *O. militaris* цветли: *Salix* sp., *Sanguisorba officinalis*, *Polygonum bistorta*, *Geum rivale*, *Ranunculus acris*, *Anemone sylvestris*, *Falcaria vulgaris*.

Первые бутоны появлялись над землей 24 мая, к 9 июня цветли 85% генеративных особей, при этом доля раскрытых цветков в популяции составила 17%. К 11 июня доля раскрывшихся цветков в среднем по популяции составила более 70%, а уже к 17 июня почти 90% генеративных растений завязали плоды.

### Посетители и опылители

Известно, что *O. militaris* посещается опылителями из различных групп насекомых (*Diptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* и др.). В ка-

честве наиболее реальных опылителей изучаемого вида W. Vçth [1987, цит. по: 5, с. 73] рассматривает шмелей и пчел, самоопыление отсутствует. Однако К. Фегри и Л. ван дер Пэйл [7] подвергают сомнению стабильность состава опылителей рода *Orchis* и приводят примеры опыления некоторых видов этого рода дневными и ночными бабочками, а также мухами.

Нами выявлен достаточно широкий спектр консортов *O. militaris*: представители отрядов насекомых (*Diptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera* и *Hymenoptera*), а также отряда паукообразных (*Aranei*).

Представители отр. *Diptera* довольно часто встречаются на цветках *O. militaris*, однако находятся там очень непродолжительное время и поэтому вряд ли участвуют в опылении изучаемого вида. Так же в процессе переноса поллиналиев не были замечены виды отр. *Lepidoptera*, часто интересовавшиеся соцветиями изучаемого вида, но редко контактирующие с репродуктивными органами цветка.

Представители отр. *Aranei*, часто присутствующие на цветках *O. militaris* (до 6 особей на одном растении), могут косвенно влиять на эффективность опыления – они поджидают других посетителей в соцветии *O. militaris* либо непосредственно в губе цветка. Возможно, некоторые виды отр. *Aranei* в действительности участвуют в опылении *O. militaris*, однако вопрос нуждается в дальнейшем исследовании.

Виды отр. *Coleoptera*, такие как *Pachyta quadrimaculata* и *Oedemera nobilis*, и представители сем. *Elateridae* являются активными посетителями цветков *O. militaris*. Эти жуки часто повреждали цветки и плоды изучаемого растения, но процесс переноса ими поллиналиев не был зафиксирован.

В период массового цветения *O. militaris* наблюдали лет жуков *Epicometis hirta* (сем. *Scarabaeidae*). На одном соцветии *O. militaris* одновременно могут находиться до четырех особей жука. Был зафиксирован процесс переноса поллиналиев, при этом одна особь *Epicometis hirta* переносила до трех поллиналиев. Поллиналии чаще всего прикрепляются к концу головной капсулы, в непосредственной близости от челюстей насекомого. Совпадение лета *Epicometis hirta* и сроков цветения *O. militaris* позволяет предположить достаточно большую

роль этого насекомого в опылении изучаемого растения.

Несколько особей *Epicometis hirta* с поллиналиями *O. militaris* было отловлено на цветущих в это же время *Falcaria vulgaris*, *Polygonum bistorta* и *Sanguisorba officinalis*.

Считается [7], что жуки являются примитивными опылителями, посещающими простые, не сложно устроенные цветки. Установлено, что у типичных жуков-опылителей на теле развиваются волоски и чешуйки, к которым могут прилипать пыльцевые зерна. Волоски характерны и для *Epicometis hirta*, хотя поллиналии, как установлено нами, прикрепляются не к волоскам, а к гладкой головной части насекомого. Некоторые авторы не исключают, что жуки могут являться опылителями и более развитых цветков, даже цветков орхидных. Отмечалось [8, 4], что жесткокрылые являются посетителями и опылителями таких видов орхидных умеренной зоны, как *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis atrorubens*, *Cypripedium calceolus*.

Еще одним опылителем *O. militaris* является представитель отр. *Hymenoptera*. На протяжении всего периода цветения *O. militaris* пчелы *Anthophora borealis* являлись наиболее активными посетителями и входили внутрь цветка. Нами был зафиксирован процесс переноса поллиналиев этими насекомыми, при этом на одной пчеле насчитывалось до четырех поллиналиев. Поллиналии *O. militaris* прикреплялись чаще всего к основанию хоботка, либо к верхним челюстям насекомого. В условиях Крыма у вида со сходным строением цветка – *Dactylorhiza romana* – большой вклад в опыление вносили особи *Anthophora acervorum* [9].

Динамика посещения *O. militaris* пчелами *Anthophora borealis* представлена на рисунке. Наибольшее число посещений приходилось на середину дня, с 13 до 16 часов, когда температура воздуха поднималась до 24–27 °С. За этот отрезок времени цветки *O. militaris* посетили 19 особей. В утренние и вечерние часы число посещений небольшое, после 19 часов посещения прекращаются.

Подсчет поллиналиев у 14 особей *O. militaris* в период массового цветения показал, что у 51% цветков оба поллиналия отсутствовали. Это позволяет говорить об отсутствии дефицита в опылителях для *O. militaris*. Как показатель эффек-

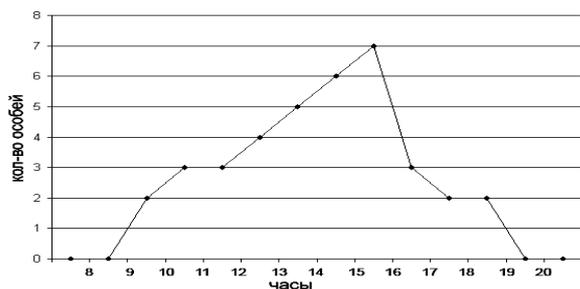


Рисунок 1. Динамика посещения цветков *Orchis militaris* пчелами *Antophora borealis*

тивности опыления *O. militaris* мы подсчитали долю завязавшихся плодов, она составила 65%.

Важным аспектом в синдроме опыления орхидей является фактор аттракции. Для *O. militaris* характерна аттракция второго порядка – визуальная (в большей степени привлекающая пчел) и обонятельная (привлекающая менее чувствительных к цветовому спектру жесткокрылых). Скорее всего, фактором привлечения жуков к цветкам *O. militaris* является обонятельная аттракция, т.к. у жуков обоняние развито гораздо сильнее зрения. По данным С.А. Мамаева с соавторами [10], цветки у этого вида имеют приятный запах. Возможно, движению жуков внутрь цветка способствуют и ряды волосков, расположенные вдоль губы цветка и выполняющие роль указательных бороздок.

Таким образом, кроме широко известной для видов рода *Orchis* мелиттофилии для *O. militaris* возможна также кантарофилия, что показывает отсутствие выраженной монофилии у данного вида.

#### Семенная продуктивность и выполненность семян

В среднем в коробочке *O. militaris* в исследованной популяции содержится 12 690 семян, максимально – 17 144, минимально – 7648. На Украине в условиях Волыно-Подольи этот показатель ниже: в среднем – 3232 шт. [5].

Многие исследователи указывают на то, что в большинстве семян орхидных отсутствует зародыш. Так у *Dactylorhiza incarnata* доля семян

без зародыша доходит до 60% [3], у *Corallorhiza trifida* – до 21% [11], у *Dactylorhiza maculata* – до 80% [2]. В исследованной нами популяции *O. militaris* доля семян в выборке (500 шт.), не содержащих зародыш, составила лишь 8,8%. Наши данные согласуются с результатами исследований других авторов. Так, А.И. Широков с соавт. [12] относят *O. militaris* к группе видов, регулярно образующих полноценные семена (90-100%).

#### Некоторые демографические характеристики популяции

Для нас представлял большой интерес вопрос, как отражаются высокий уровень плодоношения, высокая реальная семенная продуктивность и большая доля выполненности семян на демографических характеристиках популяции. Популяция произрастала на площади около 4000 м<sup>2</sup>, средняя плотность составила 10 особей на 1 м<sup>2</sup>. Известно, что у орхидных умеренных широт редко когда образуются популяции из нескольких тысяч особей [10]. Возрастной спектр популяции полночленный, правосторонний, с преобладанием виргинильных и генеративных особей. Доля ювенильных особей составила 17%, иматурных – 18%, виргинильных – 32%, генеративных – 33%. Таким образом, высокие репродуктивные показатели вида в условиях Южного Урала хорошо соотносятся с высокими демографическими характеристиками популяции.

#### Заключение

В условиях Южного Урала выявлен широкий спектр консортов *O. militaris*: представители отрядов *Diptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera* и *Aranei*. Опылителями *O. militaris* являются *Antophora borealis* и *Epicometis hirta*. Для вида характерна аттракция второго порядка – визуальная и обонятельная. Эффективности опыления *O. militaris* в условиях Южного Урала высокая, доля завязавшихся плодов в популяции составила 65%. Для вида характерна высокая реальная семенная продуктивность, причем 91,2% семян оказались с зародышем. Высокие репродуктивные показатели *O. militaris* хорошо соотносятся с высокими демографическими характеристиками популяции.

#### Список использованной литературы:

1. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма. Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб, 1995. 26 с.

2. Андропова Е.В. Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s.l. (*Orchidaceae*) in situ // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 63-71.
3. Виноградова Т.Н., Пегова А.Н., Осипьянц А.И., Пугачева П.В., Савченко А.С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясо-красного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo // Биол. вестник Харьк. нац. ун-та 2003. Т. 7. № 1-2. С. 64-66.
4. Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 1. С. 39-47.
5. Вахрамеева М.Г., Загумский М.Н., Быченко Т.М. Ятрышник шлемоносный // Биол. флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 64-74.
6. Назаров В.В. Методика подсчета мелких семян и семяпочек (на примере сем. *Orchidaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. №8. С. 1194-1196.
7. Фегри К., ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.
8. Шибанова Н.Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала // Бот. журн. 2006. Т. 91. №9. С. 1354-1368.
9. Лагутова О.И., Назаров В.В., Шевченко С.В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (*Orchidaceae*) в Крыму // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 56-69.
10. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.
11. Виноградова Т.Н., Пегова А.Н. Гетероспермия у орхидных (*Orchidaceae*) на примере *Corallorhiza trifida* Chatel. // Тез. Докл. II Межд. конф. по анатомии и морфологии растений (14-18 октября 2002, г. СПб). 2002. С. 132.
12. Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. Морфометрический анализ изменчивости семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник Тверского гос. ун-та. 2007. № 8. Вып.4. С. 205-208.

**Работа выполнена при частичной поддержке гранта  
РФФИ 08-04-97037-р\_поволжье\_а «Популяционные и онтогенетические аспекты  
стратегий жизни травянистых растений».**