

УДК 582.594:581.16(470.13)

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ (ORCHIDACEAE)

© 2020 г. И. А. Кириллова<sup>а</sup>, \*, Д. В. Кириллов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Республика Коми,  
г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

\*e-mail: kirillova\_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 08.10.2019 г.

После доработки 28.10.2019 г.

Принята к публикации 18.12.2019 г.

**Ключевые слова:** орхидные, *Epipactis helleborine*, репродуктивный успех, семенная продуктивность, плодозавязываемость, степень затенения

**DOI:** 10.31857/S0367059720040095

Репродуктивный успех растений связан с их плодovitостью (количеством и качеством произведенных диаспор). В качестве меры его оценки на уровне особи используют такие показатели, как число цветков, плодов и семян, на уровне популяций — количество появившихся и закрепившихся молодых растений [1]. На репродуктивный успех влияют различные факторы, одним из которых является свет. Обнаружено, что степень затенения оказывает воздействие на репродуктивный процесс растений [2–4], например влияя на количество и активность опылителей [3, 5]. Это касается и представителей семейства Орхидные [6–10]. Так, Jасquetun et al. [11] выявлено, что в тени затраты на размножение у клубневых орхидей выше, а плодозавязываемость ниже, чем на открытых участках. На примере некоторых видов лесных орхидей показано положительное влияние доступности света на репродуктивный успех и выживаемость растений [10, 12–14]. Однако влияние факторов окружающей среды на репродукцию орхидей исследовано недостаточно, а разные виды могут сильно различаться по своей толерантности и чувствительности к солнечному свету [15].

Объектом нашего исследования стала редкая орхидея — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. Мы изучили признаки, определяющие репродуктивный успех этого вида, а также влияние на них степени затенения. У нас не было однозначной гипотезы о влиянии данного фактора на репродуктивный успех *E. helleborine*, так как, с одной стороны, большая доступность света может оказывать на него положительную роль из-за увеличения количества опылителей и улучшения ресурсных условий, а с другой — отрицательную из-за повышенной изменчивости микроклимата на откры-

тых участках, которая приводит к большему риску морозных ночей весной и засухи летом [16], а также из-за усиления конкуренции с другими растениями [17]. Репродуктивная биология *E. helleborine* на Европейском Северо-Востоке России не изучена, поэтому наши данные будут первыми для данной территории.

*Epipactis helleborine* — многолетнее травянистое короткокорневищное растение. В Республике Коми вид редок, находится здесь на северной границе своего распространения. Встречается в основном на юге региона, в бассейнах рек Вычегда, Сысола, Луза, в верхнем течении р. Печора и окрестностях оз. Синдорское [18]. Произрастает в сырых смешанных лесах и на облесенных болотах. Цветет в июле. Размножается преимущественно семенным путем. Основными опылителями вида являются рабочие особи общественных ос подсемейства Vespinae (Hymenoptera, Vespidae) [19]. Цветки посещают также шмели, двукрылые, жесткокрылые и муравьи [20, 21]. Вид преимущественно аллогамный, но некоторые исследователи указывают на наличие автогамии [21]. Цветки привлекают насекомых запахом и нектаром.

Исследования проводили в 2019 г. в южной части Республики Коми (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины). Обследованы четыре ценопопуляции (ЦП) (табл. 1), которые выбирали таким образом, чтобы они охватывали участки с разной интенсивностью освещенности. В качестве меры освещенности на участках произрастания *E. helleborine* использовали показатель степени затенения “canopy closure” [10, 22]. Для ее измерения применяли метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных с помощью 180° сверхширокоугольного объектива Fish-eye [23–25]. Снимки делали фотокамерой

**Таблица 1.** Местонахождение изученных ценопопуляций (ЦП) *Epipactis helleborine*

ЦП	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности с. Лозым	61.45958° с.ш., 50.51446° в.д.	Хвощово-осоково-гипново-сфагновое болото
2	Окрестности ур. Понгортуй	61.15710° с.ш., 50.39923° в.д.	Осоково-хвощово-гипновое болото
3	Окрестности пос. Кочхойяг	61.95464° с.ш., 50.72416° в.д.	Сосновый разнотравно-кустарничково-сфагновый лес
4	Пойма р. Тылаю	61.57357° с.ш., 50.68163° в.д.	Ельник разнотравно-хвощово-сфагновый

Canon D60 (Canon Inc., Япония) с фотообъективом “Sigma AF” EX DG Fish-eye (Sigma Co, Япония).

Счетной единицей в популяционных исследованиях был принят парциальный побег. При изучении морфологических особенностей растений в каждой ЦП измерено по 30 генеративных побегов. В конце августа подсчитывали количество завязавшихся плодов. Коробочки со зрелыми семенами собирали из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали под световым микроскопом МСП-2 с цифровой видеокамерой ТС-500 (увеличение  $\times 4.5$ ). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша 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); неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша.

Подсчет числа семян в коробочках проводили с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 [26] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ЦП подсчитаны семена в 5–6 коробочках из средней части соцветия.

Данные по изученным ценопопуляциям обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер.3.4.2).

Наши исследования показали, что *E. helleborine* на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми произрастает при разной степени затенения – от 42 до 82% (табл. 2): на болотах – 42–51%, в лесах – свыше 72%. *E. helleborine* образует небольшие ЦП, со средней плотностью размещения 1.3–3.5 экз/м<sup>2</sup>. На долю генеративных побегов приходится от 28.6 до 56.6% от всех растений в ЦП. Корреляции количества цветущих растений со степенью затенения не обнаружено. Однако в затененных местообитаниях оказался выше процент поврежденных генеративных побегов – их доля увеличивается по мере роста степени затенения (от 2.6 до 25%). Возмож-

но, это связано с тем, что на территории Вычегодско-Мезенской равнины болота сильно промерзают в зимний период и оттаивание почвы происходит на них позже, чем в лесах. Конец мая 2019 г. был очень холодным, с заморозками (21–25 мая – от  $-0.9$  до  $-2.1^{\circ}\text{C}$ ). В это время побеги на болотах еще не вегетировали, что позволило им сохраниться в период возврата ночных отрицательных температур, а начавшие вегетацию растения в лесных местообитаниях были повреждены.

На болотах растения оказались крупнее (48 см), чем в лесных сообществах (34–41 см), что может быть связано с повышенной конкуренцией на открытых местообитаниях из-за высокого и густого травянистого покрова (с доминированием *Equisetum*). Однако реакция морфологических признаков на затенение у видов сем. Orchidaceae может быть и другой. Для *Cypripedium calceolus* L. в Республике Коми выявлена обратная реакция – в лесных ассоциациях растения оказались более крупными, чем в открытых болотных местообитаниях [10]. Адаптивным ответом на слабое освещение у *C. calceolus* стало увеличение площади листьев для максимального расширения поверхности улавливания света.

Болотные растения *E. helleborine* характеризуются более длинным соцветием и большим количеством цветков. Образование большего числа цветков в открытых местообитаниях описано и для некоторых других видов орхидей [7, 27]. Длина соцветия и число цветков в изученных нами ЦП достоверно уменьшаются по градиенту увеличения степени затенения (см. табл. 2).

Плодозавязываемость в обследованных ЦП варьирует от 3.4 до 64.4% (см. табл. 2). Эффективность опыления выше в менее затененных местообитаниях и по мере роста степени затенения снижается. Это согласуется с литературными данными об увеличении завязывания плодов у орхидных в более освещенных местообитаниях [10, 14, 27, 28]. Число завязавшихся плодов зависит от складывающихся в биоценозах отношений между растениями и опылителями, которые существенно зависят от погодных условий. Последний фактор мы нивелировали, так как плодозавязываемость была изучена в течение одного вегетационного сезона на относительно близко расположенных участках. Поэтому основным положитель-

Таблица 2. Характеристика изученных ценопопуляций *Epipactis helleborine*

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	Корреляция со степенью затенения ( <i>r</i> )
Степень затенения, %	41.9	50.8	72.1	82.2	
Численность ценопопуляции, экз	Около 200	Около 200	Около 300	Около 150	0.01
Плотность ценопопуляции, экз/м <sup>2</sup>	3.5	3.5	3.3	1.3	-0.79
Плотность генеративных побегов, экз/м <sup>2</sup>	1.5	1.0	1.6	0.5	-0.49
Доля ювенильных побегов, %	15.6	11.2	5.1	0	-0.99**
Доля генеративных побегов, %	42.2	28.6	56.6	50.0	0.68
Доля поврежденных генеративных побегов, %	2.6	3.6	12.5	25.0	0.95*
Плодозавязываемость, %	64.4	54.5	39.2	3.4	-0.94*
Высота растения, см	48.1 ± 11.6	48.5 ± 9.7	34.9 ± 8.9	41.2 ± 9.3	-0.79
Длина соцветия, см	13.3 ± 5.8	13.3 ± 5.1	10.7 ± 4.5	10.2 ± 4.8	-0.98*
Число цветков, шт.	14.1 ± 6.2	12.1 ± 5.5	10.4 ± 4.9	7.4 ± 2.9	-0.97*
Длина семени, мм	0.99 ± 0.16	0.99 ± 0.16	1.06 ± 0.23	0.88 ± 0.13	-0.37
Ширина семени, мм	0.20 ± 0.03	0.24 ± 0.03	0.22 ± 0.04	0.24 ± 0.03	0.55
Длина зародыша, мм	0.19 ± 0.02	0.21 ± 0.02	0.21 ± 0.03	0.16 ± 0.02	-0.47
Ширина зародыша, мм	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.11 ± 0.02	0.10 ± 0.01	-0.69
Доля неполноценных семян, %	1.8	2.2	2.3	10.8	0.76
Число семян в плоде, шт.	4826	4013	3945	2408	-0.88
Реальная семенная продуктивность, шт.	43033	25882	15668	539	-0.97*
Урожай семян, шт/м <sup>2</sup>	64550	25882	25068	269	-0.88

Примечание. Уровень значимости: \* –  $\alpha = 0.05$ ; \*\* –  $\alpha = 0.01$ . Приведены среднее значение ± стандартное отклонение.

ным фактором на более открытых местообитаниях стало повышение доступности и активности опылителей, что привело к увеличению числа завязавшихся плодов. По данным Rewicz et al. [21], изучавших репродуктивный успех *E. helleborine* в естественных (лесных) и антропогенных (открытых) местообитаниях, уровень плодородия также был выше в открытых биотопах, что оказалось связанным с более высоким числом посещений и видовым разнообразием опылителей в этих местообитаниях.

Плодозавязываемость *E. helleborine* в регионе оказалась положительно связана с числом цветков ( $r = 0.97$ ). Это согласуется с результатами изучения этого вида другими исследователями [29, 30]: виды с большим количеством цветков оказываются более привлекательными для опылителей.

Семена *E. helleborine* – светло-коричневого цвета, вытянутой веретеновидной формы, состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша. Нами отмечена полиэмбриония: единичные семена с двумя зародышами зафиксированы в большинстве исследованных ЦП. Степень затенения не оказывает существенного влияния на размеры семян этого вида (см. табл. 2). Самые крупные и наиболее мелкие семена отмечены в двух болотных ЦП, однако минимальный

объем зародыша зафиксирован в наиболее затененной ЦП 4.

Число семян в коробочке уменьшается по мере увеличения степени затенения (см. табл. 2). Такая же картина отмечена нами в 2014 г., когда были подсчитаны семена в двух ЦП: среднее число семян в коробочке *E. helleborine* в ЦП 1 составило 4304 шт., в ЦП 3 – 3532 шт. Часть семян, содержащихся в коробочках, – неполноценные, и по градиенту увеличения затенения их доля возрастает – максимальное их количество отмечено в самой темной ЦП 4. В целом при повышении степени затенения ухудшаются все показатели семенной продуктивности этого вида: урожай семян в ЦП 1–3 составил 25–64.5 тыс. шт. на 1 м<sup>2</sup>, а в самой затененной ЦП 4 – всего 269 семян на 1 м<sup>2</sup>.

Итогом репродукции является новое поколение растений, и в этом отношении главным и конечным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций считается численность молодых растений [1]. У орхидных образуется огромное число мельчайших, лишенных питательных веществ семян, для прорастания которых необходима встреча с мицелием совместимого микосимбионта, т.е. основным ограничивающим семенное размножение фактором у орхидных является специфичность к определенным видам

грибов, распространение которых ограничено видами деревьев [31]. Но для семян *E. helleborine* и это не является достаточным условием для прорастания, так как они обладают структурно обусловленным глубоким покоем, выход из которого определяется такими факторами, как воздействие несимбиотической почвенной микрофлоры или изменение окислительно-восстановительного потенциала среды [32]. Поскольку сочетание условий, благоприятствующих прорастанию, встречается редко, количество прорастающих семян обычно незначительно. Доля ювенильных особей семенного происхождения составила в изученных нами ЦП *E. helleborine* от 0 до 15.6%, и достоверно уменьшается с увеличением показателя степени затененности (см. табл. 2). В самом темном местообитании (ЦП 4) в 2019 г. не отмечено ни одного молодого растения.

Наши исследования показали, что семенное возобновление играет большую роль в поддержании ЦП *E. helleborine* на открытых участках, а в затененных биотопах популяции этого вида сохраняются за счет вегетативного возобновления и длительного нахождения растений во взрослом состоянии.

Обсуждаемый нами градиент по степени затененности не является градиентом только освещенности, по нему изменяются и многие другие параметры — влажность и кислотность почвы (рН снижается от 7.6 до 6.9), микроклимат, видовой состав растительности и грибов и т.д. Таким образом, он выступает в роли хорошего индикатора всего комплекса экосистемных факторов, способных оказывать влияние на репродуктивный успех *E. helleborine*. Выявленные тенденции изменения эффективности семенного размножения позволяют с высокой достоверностью оценивать текущее состояние ЦП вида или сделать прогноз на перспективу, исследуя только один параметр — степень затенения.

Таким образом, на территории региона по градиенту увеличения степени затенения уменьшаются основные показатели репродуктивного успеха: число цветков, плодозавязываемость, реальная семенная продуктивность, доля молодых ювенильных растений, а также увеличиваются доля поврежденных генеративных побегов и доля неполноценных семян в коробочке. Наиболее благоприятные для семенного возобновления условия складываются в открытых местообитаниях.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119011790022-1 Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и

методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.

2. Sanchez-Lafuente A.M., Guitián J., Medrano M. et al. Plant traits, environmental factors, and pollinator visitation in winter-flowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) // *Annals of Botany*. 2005. V. 96. № 5. P. 845–852. <https://doi.org/10.1093/aob/mci236>
3. Alonso C., Herrera C.M. Site-specific features affect pollination success of a gynodioecious understory shrub in a gender-specific mode // *Ecoscience*. 2008. V. 15. № 3. P.358–365. <https://doi.org/10.2980/15-3-3115>
4. Nishikawa Y. Significance of intra-inflorescence variation on flowering time of a spring ephemeral, *Gagea lutea* (Liliaceae), under seasonal fluctuations of pollinator and light availabilities // *Plant Ecology*. 2009. V. 202. № 2. P. 337–347. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9493-z>
5. Kilkenny F.F., Galloway L.F. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators // *Oecologia*. 2008. V. 155. № 2. P. 247–255. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0903-z>
6. Willems J.H., Balounova Z., Kindlmann P. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // *Lindleyana*. 2001. V. 16. P. 31–37.
7. Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids // *Folia Geobotanica*. 2006. V. 41. № 1. P. 95–106. <https://doi.org/10.1007/BF02805264>
8. Morales M., Ackerman J.D., Tremblay R.L. Morphological flexibility across an environmental gradient in the epiphytic orchid, *Tolumnia variegata*: complicating patterns of fitness // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2010. V. 163. № 4. P. 431–446. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01064.x>
9. Abeli T., Jäkäläniemi A., Wannas L. et al. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2013. V. 171. № 4. P. 744–750. <https://doi.org/10.1111/boj.12014>
10. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // *Поволжский экологич. журн.* 2018. № 3. С. 259–273. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>
11. Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // *Journal of Ecology*. 2010. V. 98. № 5. P. 1204–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x>
12. Zhang S.B., Hu H., Zhou Z.K. et al. Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum* // *Annals of Botany*. 2005. V. 96. № 1. P. 43–49. <https://doi.org/10.1093/aob/mci146>
13. Jacquemyn H., Brys R., Honnay O., Hermy M. Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula* // *Basic and Applied Ecology*. 2008.

- V. 9. № 4. P. 392–400.  
<https://doi.org/10.1016/j.baee.2007.05.002>
14. Шибанова Л.Н., Долгих Я.В. Влияние условий освещения на завязывание плодов у 9 редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского ун-та. Биология. 2011. № 2. С. 4–6.
  15. Serafini D., Brilli F., Pinelli P. et al. Photosynthetic properties of an orchid community in central Italy // Journal of Plant Interactions. 2007. V. 2. № 4. P. 253–261.  
<https://doi.org/10.1080/17429140701668544>
  16. Langvall O., Löfvenius M.O. Effect of shelterwood density on nocturnal near-ground temperature, frost injury risk and budburst date of Norway spruce // Forest ecology and Management. 2002. V. 168. № 1–3. P. 149–161.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00754-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00754-X)
  17. Sjöberg K., Ericson L. Forested and open wetland complexes // Ecological Principles of Nature Conservation. Ed. Hansson L. Elsevier, London, 1992. P. 326–351.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3524-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3524-9_8)
  18. Kirillov D., Kirillova I. The Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic. 2019. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. doi accessed via GBIF.org on 2019-06-14.  
<https://doi.org/10.15468/dnuqwf>
  19. Jakubska-Busse A., Kadej M. The pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) species in Central Europe – the significance of chemical attractants, floral morphology and concomitant insects // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2011. V. 80. № 1. P. 49–57.  
<https://doi.org/10.5586/asbp.2011.007>
  20. Jakubska A., Kadej M., Prządło D., Steininger M. Pollination ecology of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae, Neottieae) in the South-Western Poland // Acta Botanica Silesiaca. 2005. V. 2. P. 131–144.
  21. Rewicz A., Jaskuła R., Rewicz T., Tończyk G. Pollinator diversity and reproductive success of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) in anthropogenic and natural habitats // Peer J. 2017. V. 5. P. 1–24.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.3159>
  22. Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures // Forestry. 1999. V. 72. № 1. P. 59–74.  
<https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
  23. Anderson M.C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions // J. of Ecology. 1964. V. 52. P. 27–41.  
<https://doi.org/10.2307/2257780>
  24. Mitchell P.L., Whitmore T.C. Use of hemispherical photographs in forest ecology. O.F.I. Occasional Papers. № 44. Oxford Forestry Institute: Oxford, 1993. 39 p.
  25. Mailly D., Turbis S., Chazdon R.L. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs // Computers and electronics in agriculture. 2013. V. 97. P. 15–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.004>
  26. Кириллова И.А., Кирилов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>
  27. Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid // Ecology. 2010. V. 91. № 1. P. 119–129.  
<https://doi.org/10.1890/08-2321.1>
  28. García M.B., Goñi D., Guzmán D. Living at the edge: local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid // Conservation Biology. 2010. V. 24. № 5. P. 1219–1229.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01466.x>
  29. Piper J.G., Waite S. The gender role of flowers of broad leaved Helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Functional Ecology. 1988. V. 2. № 1. P. 35–40.  
<https://doi.org/10.2307/2389457>
  30. Ehlers B.K., Olesen J.M., Ågren J. Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation // Plant Systematics and Evolution. 2002. V. 236. № 1–2. P. 19–32.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-002-0197-x>
  31. Bidartondo M.I., Read D.J. Fungal specificity bottlenecks during orchid germination and development // Molecular Ecology. 2008. V. 17. № 16. P. 3707–3716.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03848.x>
  32. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.