

УДК 581.522+582.594

АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ МОРФО- МЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОСОБИ *DACTYLORHIZA ROMANA* (SEB.) SOO. (ORCHIDACEAE JUSS.).

Кучер Е.Н., Вахрушева Л.П.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема жизненных стратегий растений издавна привлекала внимание ботаников для решения вопросов аут- и демэкологических исследований [15; 17-19; 21; 22; 24]. С общими стратегиями жизни видов теснейшим образом связаны репродуктивные стратегии, могущие быть интегрированно оценены по репродуктивному усилию [11]. Такой подход в значительной степени определил проведение многоплановых исследований репродуктивного усилия у растений [1; 2; 12; 14; 23; 25-28], хотя еще целый ряд аспектов требует дальнейшего углубленного изучения. Это обусловливается в первую очередь значительной вариабельностью величины репродуктивного усилия в пределах популяции [14], оценку которого следует дополнять, как указывает Ю.А. Злобин [3; 4], изучением метрических параметров генеративных и вегетативных органов, так как степень развития последних во многом определяет все показатели репродукции.

Основываясь на изложенном, было проведено изучение аутэкологических особенностей вариабельности и пластичности морфометрических параметров генеративных особей в популяции *Dactylorhiza romana* (Seb.) Soo. В данной работе мы приводим результаты исследования вариабельности метрических параметров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изъятие особей производилось в фазах цветения и плодоношения методом полной раскопки и отмывки [20]. В лабораторных условиях особи расчленились на фракции (корни, корневища, листья, цветонос, цветки, плоды, брактей), каждая из которых усушивалась до абсолютно сухого состояния. Вес фракции определялся взвешиванием на аналитических весах типа «W» Metnonex. Поверхность листьев и фотосинтезирующих брактей измерялась по верхней стороне. Подсчет семязачатков и семян производился по методике, специально разработанной для орхидных [16].

Исследована вариабельность 17 метрических параметров. Из них 8 весовых. Это фитомассы (размерность – г): общая (W); запасяющих органов ($W_{\text{зап.орг.}}$); наземных органов ($W_{\text{надл.орг.}}$); фотосинтезирующих органов ($W_{\text{ф/с}}$); листьев (W_l); цветоноса ($W_{\text{цветоноса}}$); репродуктивных структур (W_R); брактей ($W_{\text{брактей}}$); всех цветков или плодов ($W_{\text{п}}$ или $W_{\text{ф}}$); одного цветка или плода ($W_{1\text{ п}}$ или $W_{1\text{ ф}}$). В качестве метрических параметров использовались также размерные и численные: высота цветоноса (h , см); длина соцветия, завязи, плода ($L_{\text{соц.}}$, $L_{\text{завязи}}$, $L_{\text{плода}}$, см); число листьев,

**АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАРИАбельНОСТИ
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОСОБИ *Dactylorhiza romana*
(SEB.) SOO. (ORCHIDACEAE JUSS.)**

цветков, плодов (N_1, N_{II}, N_{III} , шт); площадь фотосинтезирующей поверхности, листьев (A, A_1 , см²).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о широкой вариабельности весовых морфометрических параметров особи как в фазу цветения, так и в фазу плодоношения (табл. 1 и 2). Исключение составляют фитомассы отдельного цветка и плода. Варьирование численных и размерных метрических параметров (кроме числа плодов) в обеих фазах характеризуется значительно меньшими величинами коэффициента вариации.

Таблица 1

Варьирование метрических параметров особи *Dactylorhiza romana* в фазе цветения

Параметры	min-max	$\bar{x} \pm S_x$	V, %
весовые			
W, Г	0, 228-2,161	0,652±0,070	57,0
W _{зап.орг.} , Г	0,111-0,962	0,278±0,032	61,4
W _{надз.орг.} , Г	0,083-0,858	0,264±0,029	59,1
W _{ф/с} , Г	0,045-0,451	0,140±0,016	59,2
W _I , Г	0,041-0,420	0,129±0,014	59,8
W _{цветоноса} , Г	0,015-0,282	0,078±0,010	68,5
W _я , Г	0,042-0,438	0,136±0,016	60,6
W _{брактей} , Г	0,003-0,031	0,011±0,001	57,3
W _{II} , Г	0,020-0,135	0,046±0,005	52,5
W _{III} , Г	0,004-0,008	0,006±0,001	23,0
размерные и численные			
h, см	9,8-26,3	16,9±0,8	26,0
L _{соцв.} , см	1,1-5,5	2,7±0,2	40,3
L _{завязи} , см	0,112-0,199	0,137±0,006	22,8
N _I , шт	5-10	7,6±0,2	16,9
A, см ²	17,3-99,4	40,6±3,3	43,4
A _I , см ²	15,1-89,0	35,9±3,0	43,9
N _{II} , шт	4-15	8,0±0,2	32,6

Сравнение вариабельности весовых показателей вегетативных и генеративных структур показывает: общая фитомасса особи в обеих фазах варьирует несколько меньше, чем большинство составляющих ее структур; наиболее стабильным является генеративный орган – цветок, что подтвердило ранее отмечавшуюся специфичность варьирования показателей вегетативной и генеративной сфер [5]. Наблюдаемое снижение вариабельности при переходе от вегетативных к генеративным органам в фазе цветения укладывается в один из пяти предложенных М.В. Марковым [13] вариантов иерархического взаимодействия между структурами разного уровня: вегетативные органы – соцветие – многосеменной плод – семя. У *D. romana* варьирование вегетативных структур характеризуется коэффициентом вариации

ции в пределах от 57,0 до 68,5%, фитомасса всех цветков в соцветии изменяется меньше, а фитомасса отдельного цветка наиболее консервативна. По мнению того же автора [10], пластическое изменение вегетативных органов и структур соцветия выполняет буферную роль, ступенчато ослабляя воздействие экологических факторов на репродуктивную сферу.

Таблица 2

Варьирование метрических параметров особи *Dactylorhiza romana* в фазе плодоношения

Параметры	min-max	$\bar{X} \pm S_x$	V, %
весовые			
W, Г	0,593-2,618	1,419±0,133	42,0
W _{зап.орг.} , Г	0,250-1,761	0,928±0,103	49,5
W _{назд.орг.} , Г	0,146-0,857	0,388±0,038	43,3
W _{ф/с} , Г	0,059-0,333	0,174±0,018	47,2
W ₁ , Г	0,053-0,311	0,159±0,017	48,4
W _{цветоноса} , Г	0,050-0,307	0,137±0,014	46,1
W _г , Г	0,093-0,567	0,229±0,026	51,1
W _{брактей} , Г	0,005-0,043	0,015±0,002	61,3
W _{fl+fr} , Г	0,025-0,217	0,077±0,011	65,8
W _{фк} , Г	0,011-0,191	0,059±0,011	83,2
W _{1 фк} , Г	0,011-0,037	0,022±0,002	33,1
размерные и численные			
h, см	16,0-29,1	23,0±0,7	14,3
L _{соцв.} , см	2,0-7,8	4,3±0,4	38,6
L _{плода} , см	0,132-0,251	0,183±0,007	16,2
N _b , шт	6-11	8,1±0,3	18,7
A, см ²	24,8-115,7	55,7±5,2	42,1
A ₁ , см ²	20,8-105,7	48,2±4,8	44,2
N _{fl} , шт	5-16	9,2±0,7	33,9
N _{fr} , шт	1-8	2,9±0,5	74,1

В фазе плодоношения варьирование фитомассы структур, составляющих соцветие (неопыленных цветков и завязавшихся плодов), выше, чем вегетативных органов. Кроме того, фитомасса и количество плодов обладают самыми высокими коэффициентами вариации среди изученных параметров. Такая ситуация вероятнее всего объясняется особенностями ценотических связей *D. romana* с насекомыми-опылителями. Опыление этой орхидеи в Крыму производят четыре вида *Hymenoptera*: *Bombus hortorum* L., *B. agrorum* F., *B. terrestris* L. и *Anthophora vernalis* F. Мог., привлечение которых на невознаграждающие цветки обеспечивается ярким поисковым обликом и имитацией цветками некоторых кормовых растений (*Lamium purpureum* L., *Dentaria quinquefolia* Vieb., *Primula vulgaris* Huds.) [9]. Причем, наиболее интенсивно посещаются особи, сформировавшие соцветия к моменту

**АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОСОБИ *DACTYLORHIZA ROMANA*
(SEB.) SOO. (ORCHIDACEAE JUSS.)**

выхода неопытных опылителей из гнезд, и поэтому наибольшее число плодов образуется в нижней части соцветия. Растения, цветущие позже, посещаются редко. Поэтому коэффициент завязываемости плодов в популяции варьирует очень широко ($V=81,6\%$), а следовательно, варьирует число и масса плодов особи.

Также отмечается относительная консервативность размерных и численных параметров генеративных органов: длины завязи и плода. Кроме отмеченных, невысокими значениями коэффициента вариации в этой группе параметров обладают число листьев и высота цветоноса. Количество листьев на одном экземпляре и высота растения у *D. romana*, вероятно, стабилизированы на генетическом уровне, о чем свидетельствуют отсутствие или слабая

корреляция числа листьев с остальными морфометрическими параметрами особи и сравнительно низкие значения коэффициента корреляции для высоты цветоноса. Снижение величины коэффициента вариации для высоты цветоноса в фазе плодоношения, сопровождаемое резким снижением вариабельности фитомассы цветоноса, объясняется достижением особью максимального размера к конечной стадии годового цикла.

Следует отметить, что фитомасса одного плода наиболее стабильна среди весовых показателей у плодоносящей особи и, в отличие от фитомассы одного цветка, не обнаруживает связи ни с одним морфометрическим параметром. Положительная корреляционная связь фитомассы одного цветка с большинством вегетативных и генеративных параметров особи объясняется тем, что репродуктивные показатели, в том числе и абсолютный вклад особи в цветки, обусловлены размером особи [3; 4; 7; 8]. То есть средняя фитомасса цветка у особи зависит от жизненного состояния растения. Но на фитомассу плода виталитет растения влияния не оказывает. Факт опыления цветка запускает механизмы гормональной регуляции, которые влекут перераспределение питательных веществ в организме растения и их приток к завязавшемуся плоду в необходимом количестве. В исследованной популяции на рыльце цветков при опылении попадает достаточное количество пыльцевых зерен (средний размер пыльцевого депозита на рыльце – 12838 шт) для оплодотворения всех имеющихся семязачатков (среднее число семязачатков в завязи – 4091 шт) [6], следовательно, стабильность коэффициента продуктивности цветка (отношение числа семян к числу семязачатков) определяет в некоторой степени и границы варьирования фитомассы одного плода. Поскольку в семенах у орхидных запас питательных веществ практически отсутствует, это приводит к нивелированию различий семян по фитомассе. Масса 1000 семян *D. romana* составляет в среднем 1,97 мг, поэтому вариабельность реальной семенной продуктивности (от 1067 до 7848 семян в одном плоде) не оказывает значительного влияния на фитомассу плода. Весомый вклад в фитомассу плода вносят вспомогательные репродуктивные структуры (стенки завязи, околоцветник), масса которых изменяется в ходе созревания плода, и, по нашему мнению, на значении коэффициента вариации фитомассы одного плода отразились различия плодов в степени их сформированности.

Если обратиться к оценке скоррелированности морфометрических параметров в обе фазы развития особей, то отмечается следующие особенности. В фазе плодоношения, по сравнению с фазой цветения, скоррелированность становится меньшей

в силу особенностей опыления и перераспределения пластических веществ в растении по окончании годового цикла. У цветущих особей питательные вещества, ассимилированные в предыдущие годы, из подземных органов (старого стеблекорневого тубероида) расходуются на развитие надземной части. Листья и брактей в результате фотосинтеза обеспечивают дополнительную поставку органики в репродуктивные структуры. В фазе плодоношения снижение скоррелированности параметров происходит под влиянием взаимного наложения двух процессов: 1) формирования тканей плодов; 2) оттока питательных веществ из отмирающих вегетативных органов и неопыленных цветков в подземные органы и запасание их в молодом стеблекорневом тубероиде. Отмеченные закономерности относительно вклада фитомассы в различные структуры при переходе особи из фазы цветения в фазу плодоношения отображены на рис. 1.

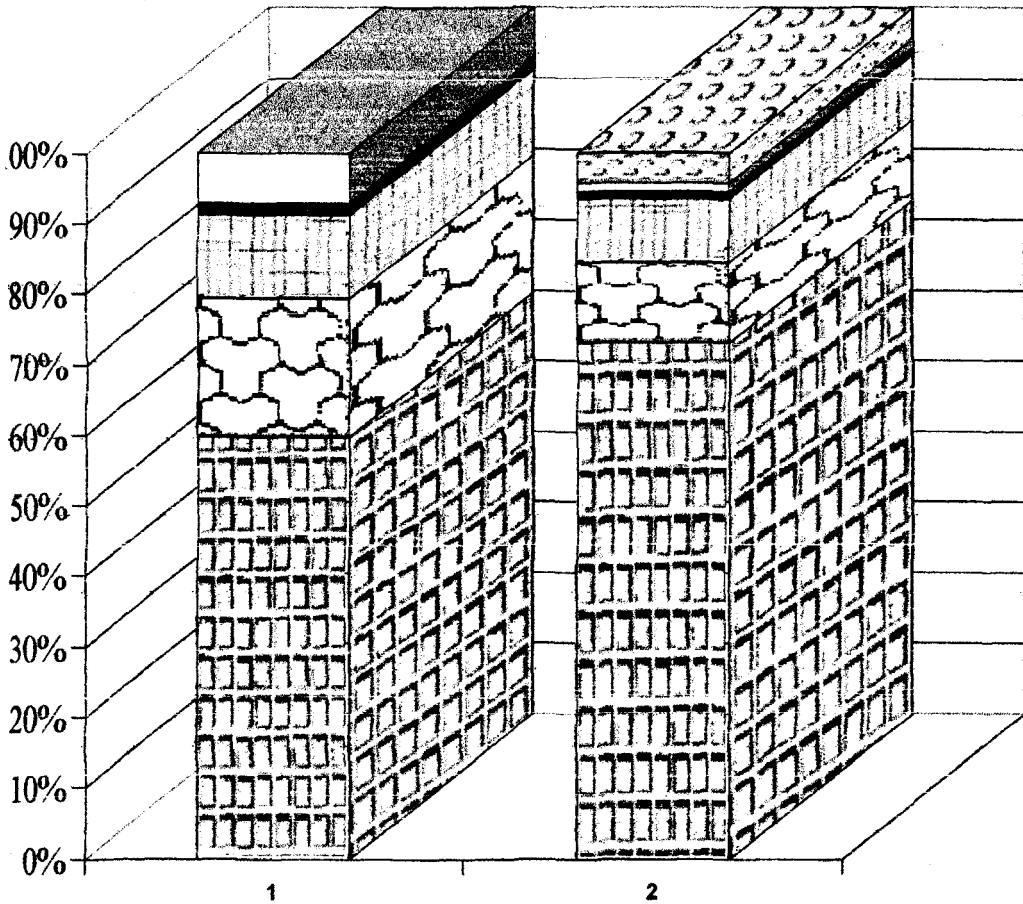
ВЫВОДЫ

1. Вариабельность весовых метрических параметров у цветущих особей отражает схему поэтапного «погашения» влияния на организм изменяющихся экологических факторов: сначала на уровне вегетативных органов, затем на уровне вспомогательных структур (брактей, цветоноса).
2. Особенности консортивных связей *Dactylorhiza romana* с насекомыми-опылителями определяют высокую вариабельность метрических параметров в фазе плодоношения.
3. Показатели репродукции у цветущих растений тесно связаны с размером особи, а у плодоносящих степень скоррелированности метрических параметров в значительной степени зависит от успешности репродукции и специфики перераспределения питательных веществ.

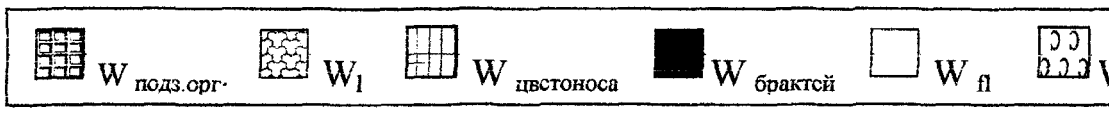
Список литературы

1. Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, № 3. – С. 311-322.
2. Злобин Ю.А. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 т. – Спб.: Мир и семья, 2000. – С.247-251.
3. Злобин Ю. А. Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций // Биол. науки. - 1989. - № 7. - С.77-89.
4. Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Успехи совр. биол. - 1996 – Т. 116. - Вып. 2. – С. 133-146.
5. Злобин Ю.А., Сухой И.Б. Популяция на эколого-ценоотическом градиенте // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. - Уфа: Ин-т биологии Башк. фил. АН СССР. - 1987. – С. 129-139.
6. Кучер Е.Н. Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из родов *Dactylorhiza* Nevski и *Platanthera* Rich. и метод оценки эффективности их опыления // Ученые записки Симферопольского государственного университета. – 1998. - № 5 (44). – С. 18-24.
7. Кучер Е.Н., Вахрушева Л.П. Исследование репродуктивного усилия особи в крымских популяциях *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soo // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь: СГУ. - 1998. – Вып. 10. – С. 18-22.
8. Кучер Е.М., Мишин В.Г., Назаров В.В. Репродуктивне зусилля у кримських лісових орхідеї у зв'язку з їх мікотрофічністю // Екологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 8, № 4. – С. 37-47.
9. Лагутова О. И. Цитозембриологическое исследование дикорастущих видов орхидей Южного берега Крыма: Дисканд. биол. наук: 03.00.05. – Ялта, 1992. – 122 с.

**АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАРИАбельНОСТИ
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОСОБИ *DACTYLORHIZA ROMANA*
(SEB.) SOO. (ORCHIDACEAE JUSS.)**



1. Диаграммы аллокации фитомассы у особи *Dactylorhiza romana* :
 в за цветения;
 в за плодоношения.



10. Марков М.В. Популяционная биология короткоживущих монокарпических растений // Биол. науки. – 1987. - № 8. – С. 39-46.
11. Марков М.В. Популяционная биология растений. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1986. – 109 С.
12. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1990. – 186 с.
13. Марков М.В. Роль многоорешков в обеспечении пластичности репродуктивной сферы у *Ceratocephala falcata* (L.) Pers. и *Myosurus minimus* L. // Бюл. МОИП Отд. биол. - 1992. – Т. 97. – Вып. 1 – С. 81-88.
14. Марков М.В., Плещинская Е.Н. Репродуктивное усилие у растений // Журн. общ. биологии. - 1987. - Т. 48, № 1. - С. 77-83.
15. Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44, № 5. – С. 603-613.
16. Назаров В.В. Методика подсчета мелких семян и семянчиков (на примере сем. *Orchidaceae*) // Бот. журн. - 1989. – Т. 74, № 8. - С. 1194.
17. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
18. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1980. - Т. 85. - Вып. 3. – С. 64-80.
19. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 619 с.
20. Тарановская М.П. Методы изучения корневых систем. – М.: Сельхозгиз, 1957. - 215 с
21. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
22. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester: John Wiley and sons, Ltd., 1979. – 222 p.
23. Harper J.L., Ogden J. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. // J. Ecol. – 1970. – Vol. 58, № 2. – P. 681-698.
24. McArthur R.H., Wilson E.D. The theory of Island biogeography. – Princeton, N. Y.: Princeton Univ. press, 1967. – 203 p.
25. Ogden J. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. // J. Ecol. - 1974. – Vol. 62, № 1. – P. 291-324.
26. Reekie E.G., Bazzaz F.A. Reproductive effort in plants. I. Carbon allocation to reproduction // Amer. Natur. – 1987. - Vol. 129, № 6. - P. 876-896.
27. Thompson K., Stewart A.J. The measurement and meaning of reproductive effort in plants // Amer. Natur. – 1982. – Vol. 117, № 2. – P. 205-210.
28. Willson M.F. Plant reproductive ecology. – New York: John & sons, 1983. – 279 p.