

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ *LIPARIS LOESELII* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE JUSS.)
В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2013 М.И. Хомутовский

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Изучены особенности биологии и экологии *Liparis loeselii* (L.) Rich. на территории Тверской области. Представлены результаты наблюдений за изменением положения особей в пространстве. Описано вегетативное размножение вида. За 4 года численность исследованной ценопопуляции возросла в 2,5 раза. Местообитание *L. loeselii* рекомендовано к охране.

Ключевые слова: орхидные, *Liparis loeselii*, ценопопуляция, онтогенез, семенная продуктивность, вегетативное размножение.

На территории России сем. *Orchidaceae* Juss. представлено 124 видами из 43 родов [1]. В Тверской области отмечено 33 вида орхидных [2], из которых 12 видов занесены в Красную книгу РФ [3]. К ним относится и *Liparis loeselii* (L.) Rich. Это редкий вид, распространенный почти по всей Европе, в горах западной Малой Азии, на крайнем северо-востоке Казахстана (урочище Уркач и Мугоджарах, оз. Чебачье близ д. Боровой), в Северной Америке (Канада, США) [4-6]. Он включен в Приложение II к Конвенции СИТЕС [7], Приложение I Бернской Конвенции и в Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры [8], занесен в Красные книги 41 субъекта РФ [3]. На Урале известны лишь единичные его местонахождения – в Свердловской, Челябинской областях и Республике Башкортостан [9, 10]. На территории Республики Татарстан вид известен из двух местонахождений [11, 12]. В Средней России отмечен для многих регионов, но также встречается редко [13]. В Ульяновской области и Чувашской Республике *L. loeselii* считают исчезнувшим [14, 15]. В северо-западной России вид встречается очень редко и неравномерно, преимущественно в юго-западных районах (Псковская область и Лужский район Ленинградской области), отмечен также в Новгородской области. В Ленинградской области вид находится на северной границе ареала [16].

На территории Тверской области вид распространен только в пределах Валдайской возвышенности. Первая находка была сделана в 1924 г. в бывшем Вышневолоцком уезде на гипновом болоте по северному берегу оз. Пьявочного. В 2003 г. вид обнаружили в Вышневолоцком районе, в окрестностях дер. Прохово на мезотрофных участках болота Чайкино [2]. Позже (в 2009 г.) вид был отмечен в окрестностях г. Андреаполь на минеротрофном ключевом болоте с выходами карбонатных пород и соединений железа [17].

L. loeselii – травянистый многолетник высотой 5 – 20 см с надземный клубнем побегового происхождения, располагающемся в толще мха, и двумя сближенными у основания листьями ланцетной формы [9]. Длина листа варьирует от 2 до 20 см. Соцветие – кисть с 1 – 10 (иногда 20) желтовато-зелеными цветками, обычно обращены вверх (рис. 1). Листочки околоцветника около 4 мм длины, узколанцетные. Губа длиной менее 5 мм, яйцевидная, согнута посередине. Колонка длинная, с коротким наклонным пыльником на верхушке; рыльце цельное, находится на передней поверхности колонки непосредственно под пыльником. Цветение обычно проходит во второй половине июня – первой половине июля [6, 16]. Популяции *L. loeselii*, как правило, немногочисленны [3, 18]. Вид произрастает по низинным осоково-гипновым и осоково-сфагновым болотам с богатым минеральным питанием, обычно расположенных на выходах известняков и других карбонатных пород, а также на приозерных сплавинах [9]. В Нидерландах и Англии вид встречается на зарастающих прибрежных дюнах [19, 20]. Мелиорация земель и осушение болот, увеличение рекреационной нагрузки по берегам водоемов приводят к его исчезновению [21]. Не смотря на это, процветающие популяции *L. loeselii* отмечали на заброшенных торфяных карьерах в Ленинградской [22] и Липецкой [23] областях.

При культивировании растения держатся стабильно, ежегодно цветут и плодоносят. Формирующиеся семена полноценны, вегетативного размножения не наблюдали [24]. Его относят к группе видов, не способных к естественному вегетативному размножению, которые длительно сохраняются в культуре при создании специфических условий, имитирующих естественные, но их численность при этом не увеличивается [9].

По сравнению с такими видами как *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. биология *L. loeselii* изучена недостаточно. В связи с этим целью настоящей работы становится изучение популяци-

Хомутовский Максим Игоревич, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник, Maks-BsB@yandex.ru

онной и репродуктивной биологии вида на территории Тверской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ценопопуляция *Liparis loeselii* была изучена в 2009–2012 гг. в окр. г. Андреаполь Тверской области. На заложенных пробных площадках (по 1×10 м) проводили геоботанические описания согласно общепринятым методикам [25, 26]. Подсчет всех особей на пробных площадях проводили с учетом их онтогенетического состояния (рис. 2). Онтогенетические состояния вида выделяли на основе собственных исследований [17, 27] и согласно работам М.Б. Фардеевой [12, 28]. Для исследования морфологических особенностей особей в ЦП проводили измерения параметров у всех растений *L. loeselii* разных онтогенетических состояний. Измеряли следующие показатели: высоту растения, длину соцветия, число цветков (ЧЦ), число плодов (ЧП), процент образования плодов (ЧП/ЧЦ×100%), число листьев на растении, длину и ширину второго снизу листа, число жилок листа, число корней, их длина, а также диаметр псевдобульбы. Так ювенильные особи (j) *L. loeselii* характеризовались одним развитым листом 1,1 – 2,4 см длиной и 0,3 – 0,5 см шириной с двумя – четырьмя жилками (рис. 2). Иматурные растения (im) имели один – два листа длиной 2,0 – 6,5 см и 0,6 – 1,2 см шириной с четырьмя – восемью, реже десятью жилками. Для особей, находящихся в виргинильной стадии (v), характерно наличие двух листьев (длина 4,0 – 8,8 см и ширина 1,1 – 2,4 см) с 10 – 18 жилками. У генеративных особей (g) развиты два листа (длина, в среднем, 6,0 – 14,0 и ширина 1,7 – 3,5 см) с 18 – 28 жилками, а высота побегов колебалась в пределах от 8,0 до 28,6 см. Длина соцветия, в среднем, составляла 3,0 – 7,9 см, а количество цветков – 1 – 12 (до 17). Сенильных растений в течение наблюдаемого времени не отмечали, а так как большинство орхидей умеренной зоны, не переходя в сенильное состояние, отмирают после последнего цветения [5], то, вероятно, и в онтогенезе *L. loeselii* эта стадия отсутствует. Подсчет протокоормов в природных условиях не проводили. За основу исследований ритмики развития орхидеи была принята методика И.Г. Серебрякова [29].

При характеристике ЦП рассчитывали общую среднюю и максимальную плотность растений на 1 кв.м; индекс восстановления (I_v), который показывает степень семенного возобновления в ценопопуляциях [30]; индекс возрастности (Δ); индекс эффективности (ω). Определяли также скорость развития ($V\Delta$) и специфическую скорость старения ($r\Delta$) [30]. Для уточнения типа ЦП применяли классификацию «дельта-омега» [31]. Подсчет семязачатков в завязи цветка и семян в плоде определяли, согласно методикам В.В. Назарова [32,

33]. Были вычислены такие показатели: реальная семенная продуктивность (РСП) – число полноценных семян в плоде; потенциальная семенная продуктивность (ПСП) – число семязачатков в завязи цветка; коэффициент продуктивности (КП) – РСП / ПСП [34]. В качестве меры изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV %).

Уровни варьирования признаков приняты по Г. Н. Зайцеву [35]: CV>20% – высокий, CV= 11-20% – средний, CV<10% – низкий.

При изучении семенной продуктивности собирали плоды со зрелыми семенами до начала фазы диссеминации (вскрытия плодов), измеряли их длину и ширину. Плоды хранили в бумажных пакетах в течение двух недель при температуре +24°C, после чего закладывали в холодильник на постоянное хранение (+4°C) [36]. Семязачатки, зрелые семена изучали с помощью светового микроскопа MICMED-5, фотоаппарата Canon Power Shot A95 и Fujifilm FinePix J37 (программы Image J), сканирующего электронного микроскопа LEO 1430VP (программа LEO SRV-32). Вычисляли среднюю длину и ширину семенной кожуры и зародыша, отношение длины к ширине, доля семян без зародыша (число семян без зародыша/общее число семян в плоде×100%). Объем семенной кожуры и зародыша, соотношение этих показателей и объем воздушного пространства в семени вычисляли по следующим формулам:

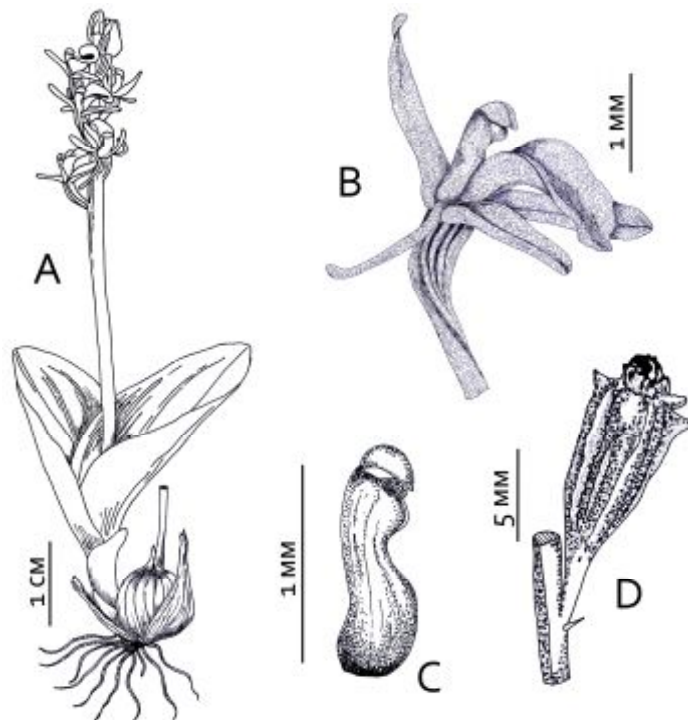
VS (объем семени) = $2[(w/2)^2 \times (1/2l) \times (1,047)]$, где w – ширина семенной кожуры, l – длина семенной кожуры, $1,047 - \pi/3$;

VE (объем зародыша) = $4/3 \times \pi \times (1/2l) \times (1/2w)^2$, где w – ширина зародыша, l – длина зародыша;

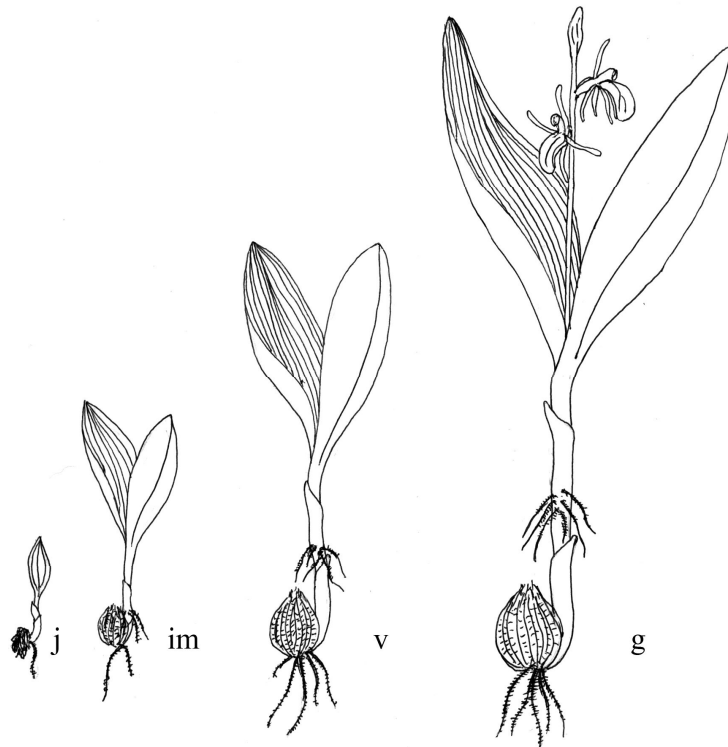
AS (объем воздушного пространства в семени) = $(VS-VE)/VS \times 100\%$ [37, 38]. Брали от 50 до 200 семян каждого образца. Тип семян определяли по методике R. Dressler [39]. Данные обрабатывали статистическими методами с использованием пакета Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изученная ЦП произрастает на болоте узкой полосой 8 – 12 м шириной и около 50 м длиной (общая площадь составила около 500 кв.м). В травяном ярусе преобладают *Equisetum palustre* L., *Carex dioica* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, в моховом – *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. и *Limprichtia cossonii* (Schimp.) Anderson & al. Структура полночленной, нормального типа ЦП в первый год исследований (2009 г.) имела вид: 28j:101im:63v:36g. Максимальная плотность ЦП составила 38 особей/кв.м, а средняя – 20,3 особи/кв.м. По классификации « Δ - ω »

Рис. 1. *Liparis loeselii*.

А – внешний вид генеративного растения; В – цветок; С – колонка (вид сбоку); D – плод.

Рис. 2. Онтогенетические состояния *Liparis loeselii*.

Л.А. Животовского [31] ЦП является молодой (табл. 1). Возрастной спектр левосторонний, среднединамичный с преобладанием имматурных и виргинильных особей (рис. 3). Число генеративных особей в 4,5 раза меньше вегетативных. Однако, в 2012 г. их число резко возросло с 70 (в 2011 г.) до 168 и в спектре появился второй пик. В ЦП, произрастающей на

территории ООПТ «Татарско-Ахметьевское болото» (Республика Татарстан) доля ювенильных особей в разные по влажности годы варьирует от 10 до 25% [28]. В ЦП, обнаруженной в 2006 г. в Киеве (Украина), ювенильные особи составили 9,3% от общей численности [40]. Изменение же численности данной группы особей в нашей ЦП в разные годы наблюдений не

значительно (от 12 до 17%). Согласно литературным данным [41, 42], для видов рода *Liparis* характерны ЦП с бимодальным типом спектра. Несмотря на это, соотношение возрастных групп не всегда одинаково и может резко меняться от года к году. Так в ЦП, произрастающей в заповеднике Миельно (Mielno) на территории Польши, в 1995 г. преобладали генеративные особи (более 60%), тогда как уже в следующем 1996 г. численность группы снизилась и от общего числа особей ЦП составила всего 38,8% [43]. ЦП в Киеве (в 2006 г.), имела одновершинный правосторонний возрастной спектр, где преобладали также генеративные особи (51,1%) [40]. Эта ЦП произрастала на неохраямой территории и могла подвергаться антропогенному воздействию. Данный фактор может объяснить такое соотношение возрастных групп в ЦП. Подобное наблюдается и в ЦП, произрастающей на трансформированной территории – в зарастающем карьере [44].

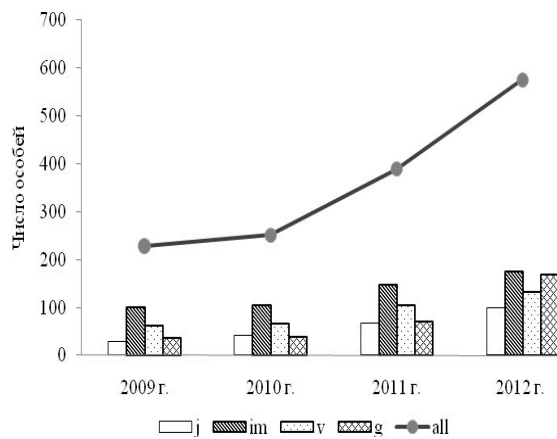


Рис. 3. Динамика возрастного спектра ЦП *Liparis loeselii* на минеротрофном ключевом болоте (г. Анд-реаполь, Тверская обл.) в 2009–2012 гг.

Однако, не только антропогенный фактор может влиять на уровень численности в ЦП. Многолетние наблюдения (1995–2010 гг.) Л. Беднорца за ЦП в заповеднике Миельно (Польша) показали, что численность особей снижается

вследствие постепенного естественного зарастания болота древесными (*Salix*, *Alnus*) и травянистыми (*Carex*) видами растений. Численность ЦП из заповедника в первые годы наблюдений увеличивалась с 73 особей (1995 г.) до 106 (1997 г.), а после начала снижаться. В 2002 г. численность данной ЦП составила 29 особей [43], а в 2010 г. – всего 2 особи [45]. Геоботанические описания фитоценоза с участием *L. loeselii*, сделанные в заповеднике в 1995 г. и в 2002 г., различались. На всех трех участках, где проводили наблюдения, увеличилось количество древесных видов (*Salix cinerea* L., *S. pentandra* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pubescens* Ehrh.) [43, 45]. На болоте, где произрастает изучаемая нами ЦП, также присутствуют виды рода *Salix* (*Salix aurita* L., *Salix rosmarinifolia* L., *Salix triandra* L.). Увеличение проективного покрытия кустарникового яруса изменяет как освещенность местообитания, так и водный режим, а высокая чувствительность *L. loeselii* к изменению любых факторов, вероятно, может привести к снижению численности ЦП. Таким образом, естественное изменение количественного и видового состава ценоза также может менять соотношение возрастных групп и размер ЦП *L. loeselii*.

Полученная нами морфологическая характеристика особей ЦП (табл. 2) в целом совпадает с данными полученными в Республике Татарстан [28], но отличается от данных, полученных в Челябинской области и на Украине. Так генеративные особи из Ильменского заповедника (Челябинская область) по сравнению с нашими данными (табл. 2) имеют более крупные листья (длина второго листа в среднем 13,51 см, а ширина – 3,05 см) и корни, длина которых больше почти в 2 раза (в среднем 4,13 см) [46]. Генеративные особи ЦП из Киева, наоборот, небольших размеров: высота растения в среднем 11,8 см, длина листа – 6,7 см, а его ширина – 1,4 см. Но, несмотря на это, число цветков на побеге практически не отличается и составляет в среднем 6,0 [40].

Таблица 1. Динамика ЦП *Liparis loeselii* на минеротрофном ключевом болоте в 2009–2012 гг.

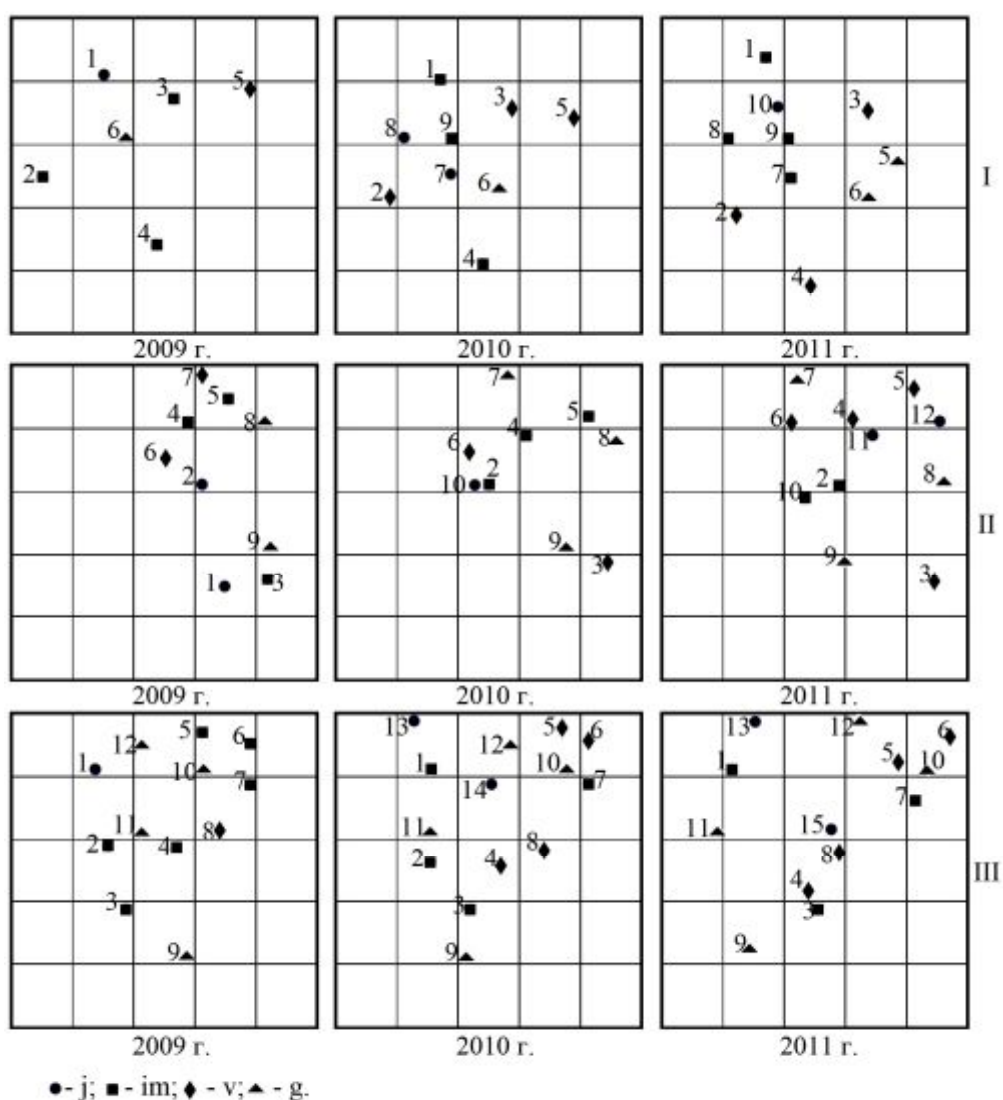
год	n	X_{cp} (X_{max})	X_n	X_r	I_b	Δ	ω	$V\Delta$	$r\Delta$	Тип ЦП
2009	228	20,3 (38)	19,1	0,6	5,3	0,13	0,35	0,013	0,103	Молодая
2010	251	19,2 (35)	18,4	0,8	5,6	0,12	0,34			»
2011	389	28,6 (46)	26,2	2,6	4,6	0,13	0,34			»
2012	575	39,4 (73)	28,1	11,3	2,4	0,17	0,41			»

Примечание к табл. 1: n – численность ЦП; X_{cp} – общая средняя и максимальная (X_{max}) плотность растений, особей/1 кв.м; X_n – плотность прегенеративной фракции, особей/1 кв.м; X_r – плотность генеративной фракции, особей/1 кв.м; I_b – индекс восстановления; Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; $V\Delta$ – скорость развития; $r\Delta$ – специфическая скорость старения.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика онтогенетических состояний *Liparis loeselii* (Тверская область, окр. г. Андреаполь)

Признак	Онтогенетическое состояние			
	j	im	v	g
	M±m	M±m	M±m	M±m
Длина листа, см	1,85±0,09	3,87±0,11	6,58±0,16	10,45±0,53
Ширина листа, см	0,43±0,01	0,80±0,01	1,51±0,04	2,60±0,12
Число листьев	1	1–2	2	2
Число жилок ¹	2–4	4–10	10–18(20)	18–28 (32)
Диаметр псевдобульбы, см	0,34±0,09	0,49±0,05	0,81±0,29	0,86±0,21
Число корней	1	2–3	4–6	5–6 (8)
Длина корней	0,57±0,08	0,90±0,15	1,56±0,21	2,11±0,17
Высота растения, см	–	–	–	16,24±0,80
Длина соцветия, см	–	–	–	4,95±0,39
Число цветков	–	–	–	7,29±0,71 (17)

Примечание к табл. 2: ¹ срединная жилка не учитывается; М – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения; в скобках указано максимальное значение признака.

**Рис. 4.** Пространственное «перемещение» особей *Liparis loeselii* на 3-х пробных площадках (I, II, III) в 2009–2011 гг.

За период наблюдения численность изученной нами ЦП возросла с 228 до 575 (табл. 1), скорость развития (VΔ) составила 0,013, а специфическая скорость старения (гΔ) – 0,103.

Наблюдения за эпифитными орхидеями, проведенные в природных условиях и культуре, показали изменение длины метамеров корневищных участков в зависимости от местообитания растения в естественных условиях или условий культивирования [47, 48]. Так у образцов *Goodyera repens*, собранных в разных частях ареала (Московская область, Кавказ) выявлены различия в длине нижних метамеров [47]. Изучение особей *L. loeselii* также показало изменение длины метамеров корневища в разных типах произрастания. Расстояние между псевдобульбами зависит от эдафических условий, чем плотнее субстрат, на котором произрастает растение, тем короче метамер. Так, например, изучение гербарных образцов показало, что у особей, собранных на плотных субстратах, расстояние между псевдобульбами не превышало нескольких мм, когда как растения, произрастающие в рыхлой моховой подушке, имели длину метамеров до 3–8 см. Залегание утолщенного участка побега также различно, если субстрат плотный, то псевдобульба располагается на глубине 1–1,5 см или находится на поверхности, среди опада. На минеротрофном болоте псевдобульба залегает на глубине 5–12 см, что вероятно связано с быстрым ростом моховой подушки и в результате этого, постепенным погружением псевдобульбы в субстрат. Новая псевдобульба формируется на минеротрофном болоте, как правило, на глубине 2–4 см.

Благодаря изменению длины метамеров корневища у *L. loeselii*, особи не находились на постоянном месте. Наблюдения за маркированными особями на трех пробных площадках размером 0,5×0,5 м (рис. 4), позволили проследить, как изменяется положение растений в пространстве. В зависимости от длины метамеров корневища и глубины залегания псевдобульбы, растение «перемещалось» в сторону на 1–4 см за один сезон по отношению к местоположению прошлого года. Длина метамеров, вероятно, связана со скоростью роста моховой подушки. Чем быстрее происходит нарастание мохового покрова, тем больше расстояние между псевдобульбами. Известно, что большинство семян рассеивается в непосредственной близости от генеративной особи [49], и прорастают семена, в основном, рядом с материнским растением, благодаря наличию грибов-симбионтов в субстрате. Поэтому при перемещении генеративной особи *L. loeselii* в пространстве, освобождается место для будущего потомства. Кроме того, перемещение особей показывает, как происходит расселение особей популяции в ценозе. Особи в ЦП *L. loeselii* располагаются группами, однако мы не наблюдали четкой концентрации молодых особей около

генеративных, что в большей степени связано с их «перемещением» в пространстве.

При изучении сезонного ритма развития *L. loeselii* был отнесен к группе с раннелетне-раннеосенней вегетацией и позднеосенним, зимне-весенним покоем [27]. Исследования показали, что у *L. loeselii* протерантный тип развития побега (новая псевдобульба полностью формируется после цветения особи). Почка трогается в рост в начале – середине мая (рис. 5Б), и к концу мая над поверхностью моховой подушки появляется побег (рис. 5В,Г). В начале июня постепенно разворачиваются листья, между которыми можно наблюдать цветонос (рис. 5Д). После разворачивания листьев цветонос вытягивается, бутоны увеличиваются в размерах. Нижние цветки начинают раскрываться в середине – последней декаде июня (рис. 5Е). На побеге начинают появляться корни. Цветение проходит в течение 2–3 недель, в нижней части побега начинает формироваться псевдобульба. Одновременно с завязыванием плодов завершается формирование псевдобульбы (рис. 5З). Плодоношение длится в течение 45–58 дней. В начале сентября листья начинают постепенно желтеть, после созревания плодов происходит диссеминация, которая, как правило, происходит уже после отмирания листьев (рис. 5И). После диссеминации цветонос высыхает, и растение переходит в состояние покоя (рис. 5К). Таким образом, продолжительность периода активной вегетации составляет 118–165 дней.

На территории Тверской области *Liparis loeselii* размножается как семенным, так и вегетативным путем. Число цветков в соцветии варьирует от 1 до 17 (табл. 3). Процент плодообразования, в зависимости от погодных условий, в разные годы колебался от 40% до 100%. В Республике Татарстан в 2005 г. доля нормально развитых плодов составила 70%, а в засушливый вегетационный сезон 2009 г. – всего 30%, так как большая часть плодов в верхней части соцветия не сформировалась [12]. В ЦП округа Франклин, штата Массачусетс (США) доля цветков на особи, завязавших плоды варьировала от 51,0% до 77,3% [44]. У *L. loeselii* плодообразование связано с проявлением факультативной автогамии [50]. Одним из агентов, способствующих самоопылению, выступает капля воды, и, поэтому, в дождливый вегетационный сезон (2009 г.) наблюдали высокий процент образования плодов – $97,61 \pm 3,91$. В 2010 г. у многоцветковых особей *L. loeselii*, в верхней части соцветия было отмечено формирование плодов без семян. Поэтому процент полноценных плодов оказался ниже, чем в 2009 г. и составил в среднем $78,02 \pm 2,91$ [51]. В 2011 г. число цветков, завязавших плоды, составило в среднем $96,22 \pm 2,73\%$, а в 2012 г. – $90,63 \pm 1,83\%$.

Плод у *L. loeselii* – коробочка, которая имеет овальную или обратнояйцевидную форму, на ребрах не редко можно наблюдать гребневидные выросты (рис. 1). Длина плодов варьировала от 13,19 до 15,73 мм и составила в среднем $14,57 \pm 0,13$ мм, а ширина находилась в диапазоне от 4,11 до 5,49 мм ($4,77 \pm 0,07$ мм в среднем). Плодов, поврежденных насекомыми-фитофагами, за период наблю-

дений не обнаружено. В зависимости от положения в соцветии процент abortивных семян в плодах варьировал от 0,8% до 2,5% и составлял в среднем 1,7%. Когда как в одной из популяций произрастающей на территории Республики Татарстан в 2009 г. доля семян с недоразвитым зародышем варьировала от 8,8 до 21,5% [12].

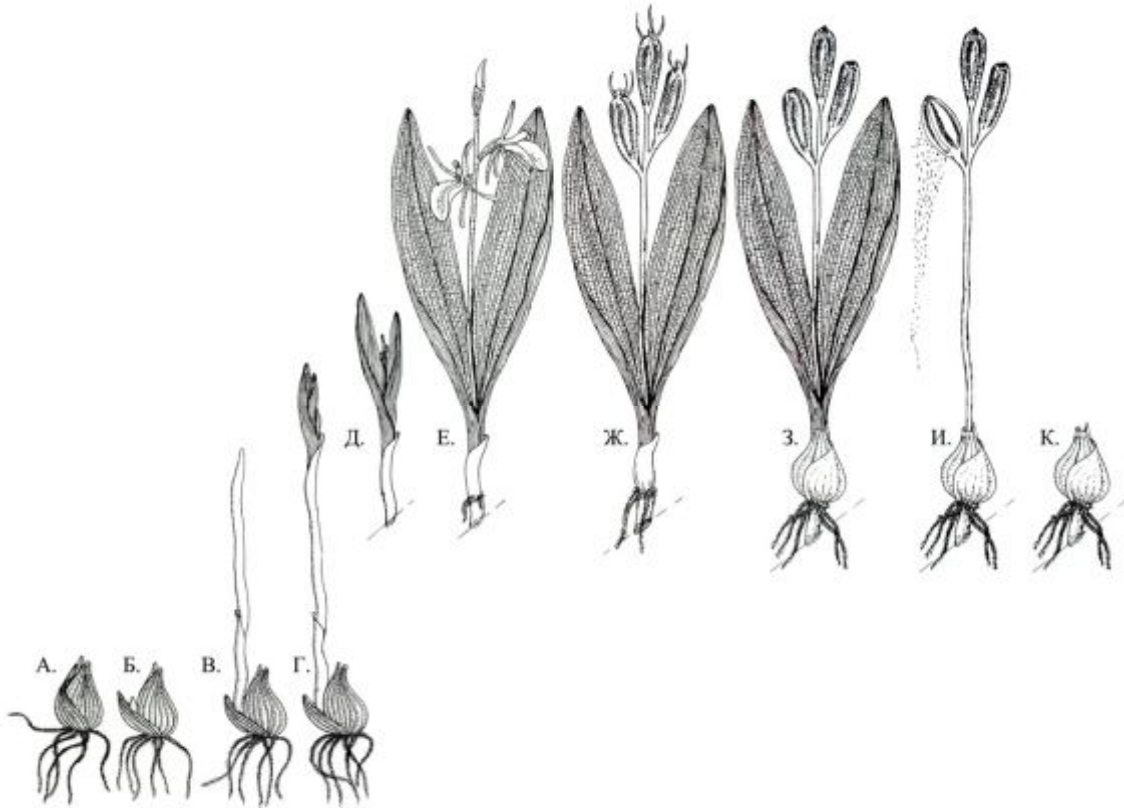


Рис. 5. Схема малого жизненного цикла у *Liparis loeselii* (расшифровка дана в тексте)

Семена, как и у всех орхидных, у *L. loeselii* очень мелкие, чрезвычайно легкие и в плодах их формируется в большом количестве. Число полноценных семян (РСП) в плоде формируется меньше, чем закладывается семязачатков в завязи (ПСП) и этот показатель зависит от многих биотических и абиотических факторов: недоопыление отдельных цветков, нарушение процессов оплодотворения и эмбриогенеза, а также повреждение завязей и плодов фитофагами [52]. ПСП цветка у *L. loeselii* в изученной ЦП варьировала от 11218 до 15166 шт. и составила в среднем за период исследований $13286,50 \pm 132,31$ шт., а особи – 96867 шт. РСП цветка в среднем составила $13028,75 \pm 146,10$ шт., а особи – 83421 шт. (табл. 3,4). Коэффициент вариации ПСП и РСП в пределах соцветия оказался низким (6,76% – 9,43%). Исследования Роберта МакМастера показали, что число семян в плодах *L. loeselii* варьировало в большем диапазоне (от 1601 до 11748 шт.) и составило в среднем 4270 шт. Годовой объем сфор-

мированных семян в 1993 г. (в 551 плоде) составил 2352770 шт. [44].

Из-за значительной изменчивости ПСП и РСП, был предложен показатель КП – коэффициент продуктивности [34]. Он отражает надежность и благополучие как отдельной ЦП, так и вида в целом. Коэффициент продуктивности отдельного цветка у исследованных особей оказался высоким – 0,981, когда КП генеративного побега немного снижался (в среднем 0,859) (табл. 4). У изученного вида снижение семенной продуктивности происходит, в основном, в ходе опыления. Увеличение семян без зародыша в коробочке, возможно из-за неравномерного распределения ресурсов в растении. Нижние плоды получают больше питательных веществ в отличие от верхних. Немаловажным фактором также являются погодные условия, при которых формируются и созревают плоды.

Таблица 3. Семенная продуктивность *Liparis loeselii* на минеротрофном ключевом болоте (г. Андреаполь, Тверская обл.) в 2009–2012 гг.

потенциальная семенная продуктивность						
год	Число цветков на особь, шт.			Число семязачатков в цветке (ПСП цветка), шт.		
	min-max	M±m	CV, %	min-max	M±m	CV, %
2009	2 – 15	6,00±0,49	50,37	11218 – 15112	12896,03±196,19	9,13
2010	1 – 17	7,29±0,71	60,00	11556 – 14965	13349,92±157,70	7,09
2011	1 – 17	8,71±0,70	49,86	11295 – 15166	13445,11±177,91	7,94
2012	1 – 15	7,11±0,69	59,60	11391 – 15016	13453,97±169,90	7,58
□	1 – 17	7,28±0,56	–	11218 – 15166	13286,50±132,31	–
реальная семенная продуктивность						
год	Число зрелых неповрежденных плодов на особь, шт.			Число семян в плоде (РСП плода), шт.		
	min-max	M±m	CV, %	min-max	M±m	CV, %
2009	2 – 14	5,45±0,44	49,53	10363 – 14759	12626,28±198,46	9,43
2010	1 – 16	5,63±0,62	67,76	11213 – 14592	12999,72±146,57	6,76
2011	1 – 15	8,21±0,64	48,32	11145 – 14772	13261,61±182,03	8,24
2012	1 – 13	6,26±0,60	59,36	11032 – 14856	13228,33±169,50	7,69
□	1 – 16	6,39±0,63	–	10363 – 14856	13028,75±146,10	–

Примечание к табл. 3: min-max – минимальное и максимальное значение; M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения, CV – коэффициент вариации, □ – среднее значение за 4 года.

Таблица 4. Коэффициент продуктивности цветка и генеративной особи *Liparis loeselii*

год	Цветок			Генеративная особь		
	ПСП	РСП	КП	ПСП	РСП	КП
2009	12896	12626	0,979	77376	68812	0,889
2010	13350	12999	0,974	97322	73184	0,752
2011	13445	13262	0,986	117106	108881	0,930
2012	13454	13228	0,983	95658	82807	0,866
□	13287	13029	0,981	96867	83421	0,859

Примечание к табл. 4: ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, КП – коэффициент продуктивности, □ – среднее значение за 4 года.

Таблица 5. Морфометрическая характеристика семян *Liparis loeselii*

Показатель	min-max	M±m	CV, %
Длина семени (L_S), мкм	227,11–360,75	290,56±4,65	11,31
Ширина семени (W_S), мкм	95,39–173,35	134,87±2,96	15,51
L_S / W_S	1,69–3,14	2,19	14,42
Длина зародыша (L_E), мкм	56,46–112,93	81,65±1,99	17,30
Ширина зародыша (W_E), мкм	33,21–66,50	50,50±1,15	16,07
L_E / W_E	1,15–2,13	1,63	13,98
Объем семени (V_S), мкм ³ × 10 ³	521–2499	1440±73	36,23
Объем зародыша (V_E), мкм ³ × 10 ³	32–214	115±6	41,66
V_S / V_E	5,06–43,59	14,68±1,21	58,23
Объем воздушного пространства в семени (A_S), %	80,24–97,71	91,23	4,59

Примечание к табл. 5: min-max – минимальное и максимальное значение; M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения, CV – коэффициент вариации

Согласно методике R. Dressler [39] семена *L. loeselii* были отнесены к Orchis-типу [53]. Они имеют бежевую окраску, обратнойцевидную, округлую или булавовидную форму с сетчатой семенной оболочкой. Межклеточные пространства отсутствуют. К моменту созревания семени клетки семенной кожуры (тесты) лишаются протопласта и лигнифицируются. Межклеточный бордюр плоский. Клетки большей частью 5-7-угольные. Размеры однослойной семенной кожуры составили в среднем 290,56±4,65 мкм в длину и 134,87±2,96 мкм в ширину (табл. 5). Это в целом совпадает с данными, полученными в США

(около 0,4 мм длиной и 0,1 мм шириной) [44]. Недифференцированный зародыш имеет, как правило, овальную форму, и его длина составила в среднем 81,65±1,99 мкм, а ширина – 50,50±1,15 мкм.

Из представленных выше данных видно, что формирующийся зародыш в несколько раз мельче семенной кожуры. После разрушения внутреннего интегумента, нуцеллуса и эндосперма в семенах образуется полость, заполненная воздухом. Это обеспечивает им прекрасную возможность распространения ветром на большие расстояния. Объем воздушного пространства в семенах изу-

ченного вида оказался высоким (91,23%), как и показатель отношения объема семени к объему зародыша ($14,68 \pm 1,21\%$) (табл. 5). Это говорит о достаточно высокой летучести семян и может влиять на пространственное распределение особей в популяции. Из представленных признаков

семена наиболее изменчивыми оказались: объем семени (36,23%) и зародыша (41,66%), их отношение друг к другу (58,23%), а наименее – объем воздушного пространства в семени (4,59%) (табл. 5).



Рис. 6. Вегетативное размножение *Liparis loeselii*:

А – выводковая почка (В. п.) на псевдобульбе (линейка 5 мм); Б – генеративное растение: 1 – побег, 2 – псевдобульба настоящего года, 3 – псевдобульба прошлого года, 4 – побег, сформированный из выводковой почки на псевдобульбе прошлого года (линейка 1 см).

У видов рода *Liparis*, произрастающих на территории России, вегетативное размножение обычно не происходит [41]. Однако, проведенные исследования на территории Валдайской возвышенности в пределах Тверской области показывают довольно частое появление особей вегетативного происхождения [54]. Так у 70% генеративных и 45% взрослых вегетативных особей к моменту формирования надземного побега на верхней части прошлогоднего утолщенного междоузлия (псевдобульбы) можно наблюдать 1 реже 2–3 выводковые почки (рис. 6А). Из почки побег начинает развиваться только после формирования новой псевдобульбы, корней и начала завязывания плодов у генеративных особей (рис. 6Б). К концу июля – началу августа над субстратом появляется побег с 1 зеленым листом. В основании побега находится чешуевидный лист, в срединной части – влагалищный. Утолщение междоузлия начинается в последней декаде июля, а завершается к середине августа. В конце августа

побег уже полностью сформирован, в первой половине сентября дочернее растение отделяется от материнского и переходит к самостоятельному образу жизни. В следующем вегетационном сезоне из почки возобновления молодого растения формируется побег, имеющий признаки иматурных особей.

Исходя из вышесказанного, можно сделать вывод, что группа особей иматурного онтогенетического состояния является смешанной, то есть состоит из особей семенного и вегетативного происхождения. Именно поэтому в онтогенетическом спектре ценопопуляции *L. loeselii*, произрастающей в окр. г. Андреаполь Тверской области периодически преобладают иматурные [17], а не ювенильные особи. Однако не из всех выводковых почек формируются побеги и у 20% особей они остаются в спящем состоянии, что, вероятно, связано с ресурсным потенциалом особей.

Таким образом, исследования показали, что за период наблюдения численность ЦП возросла в

2,5 раза. В ЦП преобладают имматурные и виргинильные особи. Наблюдения за маркированными особями позволили проследить «перемещение» их в пространстве на 1 – 4 см за один вегетационный сезон. В связи с этим отсутствует четкая концентрация молодых особей около генеративных. Продолжительность периода активной вегетации особей составляет 118–165 дней. Вегетативное размножение *L. loeselii* в изученной ЦП является обычным явлением. Резкий рост численности генеративных растений в 2012 г., высокий процент плодообразования (в среднем выше 80%) и низкий процент нежизнеспособных семян (ниже 3%) дает основание сделать предположение, что в ближайшие годы можно ожидать увеличение численности ювенильных особей в ЦП. Несмотря на рост численности особей и положительный прогноз развития ЦП, любое вмешательство человека и изменение условий местообитания может привести к ее исчезновению. В связи с этим необходимо взять под охрану болото, на котором, кроме *L. loeselii* также отмечены такие редкие виды, как *Epipactis palustris*, *Limprichtia cossonii*, *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Nevski.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2007. 48 с.
2. Пушай Е.С. Дементьева С.М. Биология, экология и распространение видов сем. Orchidaceae Juss. в Тверской области: Монография. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2008. 206 с.
3. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
4. Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. 236 с.
5. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидные нашей страны. М.: Наука, 1991. 224 с.
6. Ефимов П.Г. Род *Liparis* (Orchidaceae) на территории России // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 10. С. 1458-1480.
7. Конвенция о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (подписана 3 марта 1973 г. в г. Вашингтоне) // СИТЕС в России. Нижний Новгород, 1995. С. 6-52. (Охрана живой природы; Вып. 5).
8. Варлыгина Т.И. Аннотированный список растений, включенных в приложения Бернской Конвенции и Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры // Информационно-аналитические материалы по состоянию охраны растений, животных и их местообитаний в странах Западной Европы и России (на примере Бернской Конвенции, Директивы по охране птиц и Директивы по охране природных местообитаний и дикой фауны и флоры). М., 2008. С. 91-96.
9. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филитов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
10. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.
11. Баранова О.Г., Рогова Т.В., Бакин О.В. Флористические находки в республике Татарстан, Россия // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 4. С. 148-152.
12. Фардеева М.Б. Диагнозы онтогенетических состояний *Liparis loeselii* (L.) Rich. (Orchidaceae) // Ботанические заметки (Казань). 2010. № 1. С. 6-10.
13. Аверьянов Л. В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia. 2000. Т. 3(1). С. 30-53.
14. Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 114 с.
15. Гафурова М.М. Дополнения в Красную книгу Чувашской Республики (редкие и исчезающие растения) по гербарным материалам // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Изучение растительных ресурсов Волго-Камского края»: сб. науч. тр. конф. Чебоксары Чувашской Республики, 3-5 октября 2008 г. / Гл. ред. д.б.н. Папченков В.Г. Чебоксары, 2008. С. 18-23.
16. Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2-е изд., испр. и доп. 2012. 220 с.
17. Хомутовский М.И. Характеристика ценопопуляции *Liparis loeselii* (L.) Rich. в окр. г. Андреаполь (Тверская область) // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.): в 2 т. Т. 1 / отв. ред. и сост. Ю.А. Дорогова, Л.А. Жукова, И.Г. Криницын, В.П. Лебедев. Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. С. 233-236.
18. Варлыгина Т.И., Голубева М.А., Сорокин А.И. Состояние популяций некоторых видов орхидных Сусанинского болота в Костромской области // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 80-85.
19. Grootjans A.P., Geelen H.W.T., Jansen A.J.M., Lammerts E.J. Restoration of coastal dune slacks in the Netherlands // Hydrobiologia. 2002. Vol. 478 (1-3). P. 181-203.
20. Pillon Y., Qamaruz-Zaman F., Fay M. F., Hendoux F., Piquot Y. Genetic diversity and ecological differentiation in the endangered fen orchid (*Liparis loeselii*) // Conservation Genetics. 2007. Vol. 8 (1). P. 177-184.
21. Красная книга Тверской области. Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002. 256 с.
22. Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. Новые находки редких видов сосудистых растений в карбонатных районах Северо-Запада европейской части России // Псковск. регионотич. журн. 2009. № 8. С. 52-62.
23. Хлызова Н.Ю., Скользнева Л.Н., Недосекина Т.В. Редкие виды *Cypripedium calceolus* и *Liparis loeselii* (Orchidaceae) и на территории Липецкой области // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 10. С. 1594-1597.
24. Коновалова Т.Ю., Шевырева Н.А. Опыт выращивания видов орхидных флоры Московской области в открытом грунте // Восстановление и мониторинг природной флоры. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 32-39.
25. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.
26. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т.И. Серебряковой. М., 1988. 184 с.
27. Хомутовский М.И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 237 с.

28. Фардеева М.Б. Онтогенез липариса Лезеля (*Liparis loeselii* (L.) Rich.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том VI / Мар. гос. ун-т; отв. ред. проф. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 2011. С. 188-192.
29. Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 75-108.
30. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
31. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективность плотности и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
32. Назаров В.В. Определение реальной семенной продуктивности у *Dactylorhiza romana* и *D. incarnata* (Orchidaceae Juss.) // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 231-233.
33. Назаров В.В. Методика подсчета мелких семян и семянпочек (на примере сем. Orchidaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1194-1196.
34. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с.
35. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов // Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
36. Буров А.В., Широков А.И., Коломейцева Г.Л. О создании банка семян редких видов орхидных умеренной зоны // Биологический вестник, Т. 8, № 1, 2004, С. 8-11.
37. Arditti J., Michaud J.D., Haeley P.L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedium* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, № 10. P. 1128-1137.
38. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of orchids seeds. III. Native of California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera*, and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. P. 508-518.
39. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon: Dioscorides press, 1993. 314 p.
40. Шевченко М.С., Тимченко І.А., Парнікоза І.Ю. Унікальне місцезнаходження *Liparis loeselii* (L.) Rich. в м. Києві // Укр. ботан. журн. 2007. Т. 64. № 3. С. 438-443.
41. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
42. Фардеева М.Б. К изучению популяции *Liparis loeselii* (L.) Rich. на территории РТ // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Ч.2. / Материалы Международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. С.125-127.
43. Bednorz L. Population dynamics of *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich. in the nature reserve «Mielno» – some results from a 8 year study // Electronic Journal of Polish Agriculture. Univ. Biology. 2003. Vol. 6 (2). — <http://www.ejpau.media.pl/series/volume6/issue2/biology/art-06.html>.
44. McMaster, R.T. The population biology of *Liparis loeselii*, Loesel's twayblade, in a Massachusetts wetland // North-eastern Naturalist. 2001. Vol. 8(2). P. 163-178.
45. Bednorz L. Regression of *Liparis loeselii* population in the nature reserve 'Mielno' (Wielkopolska) // Roczn. AR Pozn. 390, Bot. Stec. 2011. 15. P. 31-33.
46. Лесина С.А., Куянцова Н.Б. Онтогенетические состояния и биоэкологические особенности *Liparis loeselii* (L.) Rich. (Ильменский гос. заповедник, Южный Урал) // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: материалы V Всерос. науч.-практ. конф. Оренбург, 2010. С. 87-90.
47. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 208 с.
48. Залукаева Г.Л. Особенности онтогенеза тропических и субтропических орхидей в оранжерейной культуре: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 245 с.
49. Назаров В.В. О возникновении дочерних групп у ятрышника пурпурного // Природоохранные исследования экосистем горного Крыма: Сб. науч. ст. Симфинополь: СГУ, 1986. С. 23-25.
50. Catling P.M. Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich. (Orchidaceae) // Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1980. Vol. 107. No. 4. P. 525-529.
51. Хомутовский М.И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 456-461.
52. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 294 с.
53. Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И., Хомутовский М.И., Бабоша А.В., Рябченко А.С. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М.: ГЕОС, 2012. 352 с.
54. Хомутовский М.И. Вегетативное размножение *Liparis loeselii* (L.) Rich. (Orchidaceae Juss.) // Симбиоз-Россия 2012: материалы V Всероссийского с международным участием медико-биологического конгресса молодых ученых, Тверь, 3–8 декабря 2012 г. / Тверской государственный университет, Тверская государственная медицинская академия. Тверь: Издательство «Заповедник Времени», 2012. С. 444-445.

BIOLOGY AND ECOLOGY OF *LIPARIS LOESELII* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE JUSS.) IN THE TVER REGION

© 2013 M. I. Khomutovskiy

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences

Features of biology and ecology *Liparis loeselii* (L.) Rich. have been studied in Tver Region. The results of observations on the movement of individuals in space are presented. The vegetative propagation of individuals was described. The population size has increased in 2.5 times for the four years of observation. The plant community with population of *L. loeselii* must be protected.

Key words: orchids, *Liparis loeselii*, coenopopulation, ontogenesis, seed production, vegetative propagation.