

УДК 582.594:581.16(470.13)

**ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ
CYPRIPEDIUM CALCEOLUS L. (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA)**

И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.04.2018 г., после доработки 22.05.2018 г., принята 27.06.2018 г.

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Поволжский экологический журнал. 2018. № 3. С. 259 – 273. DOI: <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>

Изучено влияние условий освещения на репродуктивные характеристики *Cypripedium calceolus* L. на территории Республики Коми, где вид находится на северной границе ареала. Исследования проводили в 2017 г. в южной части региона (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины). Обследовано 8 ценопопуляций вида на участках с разной интенсивностью освещенности, три ценопопуляции – на болотах, пять – в лесах с разной степенью сомкнутости. В качестве меры освещенности на участках произрастания *C. calceolus* использовали показатель «степень затенения» (canopy closure). Для измерения этого показателя использовали метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных при использовании 180° сверхширокоугольного объектива Fish-eye. Обработку и анализ фотоснимков выполняли с помощью графического пакета Gimp 2.8 (GNU Image Manipulation Program, GIMP Team). Показано, что открытые местообитания (со степенью затенения менее 65%) более благоприятны для семенного возобновления вида. Здесь выше эффективность опыления, реальная семенная продуктивность и количество ювенильных особей семенного происхождения. Кроме того, более поздняя вегетация на болотах позволяет растениям избегать повреждений поздними весенними заморозками. В более затененных местообитаниях для ценопопуляций *C. calceolus* на первое место выходит вегетативное возобновление, ценопопуляции здесь более стабильны и направлены на выживание.

Ключевые слова: *Cypripedium calceolus*, семенная продуктивность, плодозавязываемость, морфометрия семян, степень затенения.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных факторов, влияющих на динамику численности многолетних травянистых лесных растений, является свет (Bierzychudek, 1982; Whigham, 2004). Большинство из них показывают положительный ответ на увеличение проникновения света (Cipollini et al., 1993; Valverde, Silvertown, 1998; Kirchner et al., 2009). Условия освещения важны и для демографии лесных орхидей (Shefferson et al., 2006; Jacquemyn et al., 2010 *a, b*; Hurskainen et al., 2017). Повышенное проникновение света в почву приводит к временному увеличению питательных веществ из-за увеличения температуры почвы (Seastedt, Adams, 2001; Smith, Johnson, 2004;

Abd Latif, Blackburn, 2010) и скорости разложения органического вещества (Seastedt, Adams, 2001). На примере некоторых видов лесных орхидей показано положительное влияние доступности света на репродуктивный успех и выживаемость растений (Шибанова, Долгих, 2011; Willems et al., 2001; Zhang et al., 2005; Shefferson et al., 2006; Jacquemyn et al., 2008). Но можно ожидать, что слишком открытые биотопы будут негативно сказываться на лесных растениях, вследствие высыхания и увеличения конкуренции со стороны других видов.

Целью нашей работы стала оценка влияния условий освещения на некоторые репродуктивные характеристики лесной многолетней орхидеи *Cypripedium calceolus* L. на территории Республики Коми, где до этого подобных исследований не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

C. calceolus (башмачок настоящий) – евразийский бореальный вид, относящийся к короткокорневищной жизненной форме. Несмотря на широкое распространение, вид редок по всему ареалу, включен в списки охраняемых растений России (Красная книга Российской Федерации, 2008) и стран Европы (Kull et al., 2016). В Республике Коми находится на северной границе своего распространения. В южной части региона, на Вычегодско-Мезенской равнине, *C. calceolus* встречается на притеррасных болотах в долинах рек, облесенных окраинах болот, приручейных или заболоченных лесах. Севернее местонахождения этого вида связаны с выходами кальцийсодержащих пород на Тиманском кряже и Урале. Наряду с вегетативным размножением, характерным для данного вида (Kull, 1999; Brzosko, 2002), в Республике Коми отмечено активное семенное возобновление (Кириллова и др., 2012). Цветки этого вида относятся к типу гомогамных полулушек с обманной аттракцией, а аттрактантом считается сладкий запах губы цветка (Bergström et al., 1992). Плод *C. calceolus* – коробочка, содержащая большое количество мельчайших пылевидных семян. Проростки живут в симбиозе с грибами и проводят первые три года в виде подземных протокормов (Kull, 1999).

Исследования проводили в 2017 г. в южной части Республики Коми (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины). Обследовано восемь ценопопуляций (ЦП) вида (табл. 1). ЦП выбирали таким образом, чтобы они охватывали участки с разной интенсивностью освещенности, три ЦП – на болотах, пять – в лесах с разной степенью сомкнутости.

Таблица 1

Местонахождение изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus*

№ ЦП	Местонахождение	Местообитание
1	Пойма р. Сысола	Сосново-берёзовый хвощово-осоково-сфагновый лес
2	Пойма р. Сысола	Ельник разнотравный
3	Пойма р. Важелью	Разнотравно-хвощово-сфагновое болото
4	Пойма р. Тылаю	Вахтово-хвощово-сфагновое болото
5	Пойма р. Тылаю	Елово-берёзовый разнотравно-зеленомошный лес
6	Пойма р. Важелью	Ельник разнотравно-сфагновый
7	Пойма р. Важелью	Елово-берёзовый травяно-зеленомошно-сфагновый лес
8	Пойма р. Важелью	Травяно-осоково-сфагновое болото

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

В качестве меры освещенности на участках произрастания *C. calceolus* использовали показатель степени затенения «canopy closure» (Jennings et al., 1999). В отличие от используемого в геоботанике и лесоводстве показателя сомкнутости крон «canopy cover», при котором линии наблюдения перпендикулярны земле, угол обзора при замерах этого параметра достигает 180° к земной поверхности (рис. 1).

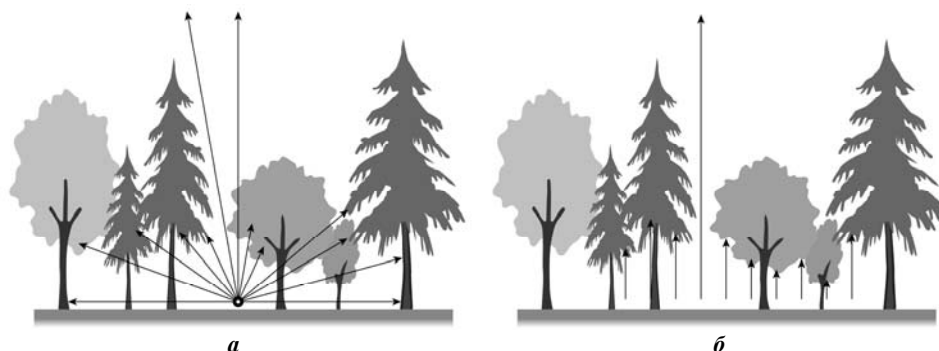


Рис. 1. Схема определения степени затенения (а) и сомкнутости крон (б) (стрелками показаны линии наблюдения)

Для измерения степени затенения использовали метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных при использовании 180° сверхширокоугольного объектива Fish-eye (Anderson, 1964; Mitchell, Whitmore, 1993; Maily et al., 2013). Снимки делали фотокамерой Canon D60 (Canon Inc., Япония) с фотообъективом «Sigma AF» EX DG Fish-eye (Sigma Co, Япония). Камеру устанавливали в центре куртины *C. calceolus* на высоте 50 см (выше уровня травяного покрова), верх камеры ориентировали на магнитный север, для выравнивания в горизонтальной плоскости использовали штатив с пузырьковым указателем уровня. Для съемки был выбран день с сильной облачностью, чтобы избежать оптических искажений от яркого солнечного света. Съемку производили при стандартных параметрах выдержки ($1/125''$) и диафрагменного числа (4 – 5.6). Для каждой куртины делали 5 – 7 снимков, которые затем использовали для анализа. Для крупных ЦП выполняли съемку над несколькими куртинами.

Обработка снимка заключалась в его бинаризации, т.е. делении всех пикселей на две группы – черные и белые, представляющие растительность и небо соответственно. Для этого переводили цветовую схему снимка в оттенки серого, повышали контрастность до +100 и снижали значение яркости до -100. На бинаризованном изображении с помощью инструмента анализа «Histogram» подсчитывали количество черных и белых пикселей, рассчитывали долю их вклада. Среднее арифметическое по доле черных пикселей на нескольких изображениях отражает степень затенения, характерную для фитоценоза, занятого ЦП. Обработку и анализ фотоснимков выполняли с помощью графического пакета Gimp 2.8 (GNU Image Manipulation Program, GIMP Team).

Счетной единицей в популяционных исследованиях был принят парциальный побег. На ранних этапах онтогенеза, до начала ветвления корневища, побег соответствует особи. При изучении морфометрических особенностей растений учитывали их высоту, число и размеры листьев и цветков. В каждой ЦП измерено по 30 генеративных побегов. Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакетов Statistica 6 (Statsoft, США) и Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft, США). Наряду с одномерной статистикой применяли многомерные статистические методы – дискриминантный и кластерный анализ. Кластеризацию осуществляли на основании полученных в дискриминантном анализе квадратов расстояния Махаланобиса.

Для изучения морфометрии семян был использован световой микроскоп ЛОМО МСП-2 (Россия) с цифровой видеокамерой ЛОМО ТС-500 (Россия) (увеличение 4.5×). Измерения проводили в программе ToupView (ToupTek Photonics, Китай). Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (V_S) и зародыша (V_E), долю воздушного пространства (AS) (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980) 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 500 семян с каждой ЦП).

Подсчет количества семян в коробочках проведен с применением разработанного нами оригинального метода анализа цифровых изображений семян Орхидных в программном пакете ImageJ (National Institutes of Health, США) (Кириллова, Кириллов, 2015, 2017). В каждой ЦП подсчитаны семена в 5 коробочках. В работе использовали такие показатели, как условно-реальная семенная продуктивность (Ходачек, 1970), реальная семенная продуктивность (Вайнагий, 1974), условно-потенциальная семенная продуктивность (Блинова, 2009) и урожай семян (Работнов, 1960).

Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W -теста Шапиро – Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок были выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: параметрические (t -критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона – Манна-Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (версия 3.4.2) (R foundation).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

C. calceolus на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми произрастает при разной степени затенения (от 44 до 87%) (табл. 2). Кластерный анализ, проведенный для восьми изученных ЦП вида по всем морфологическим признакам вегетативной и генеративной сферы, показал деление на две группы, в первую вошли все лесные ЦП (1, 2, 5 – 7), во вторую – болотные ЦП (3, 4 и 8) (рис. 2). Первая группа характеризовалась степенью затенения 81.3 – 87.3%, вто-

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

рая – менее 64% (44.0 – 63.7%). В разделение групп наибольший вклад внесли такие признаки, как высота растений и длина брактей (по первой дискриминантной оси), а также ширина нижнего листа и брактей (по второй). Наблюдается сильное различие по многим признакам у растений более открытых и затененных местообитаний. В лесных ассоциациях происходит увеличение практически всех параметров побега, но число листьев и цветков значимо не меняется. Адаптивным ответом на слабое освещение в лесу является увеличение площади листьев для максимального увеличения поверхности улавливания света.

Таблица 2

Характеристика изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus*

№ ЦП	Степень затенения, %	Доля побегов, %			Плотность генеративных побегов, шт./м ²	Плодозавязываемость, %
		<i>j</i>	<i>g</i>	<i>g</i> повр.		
1	81.3	5.0	37.5	18.3	8.7	6.7
2	83.1	3.9	67.6	5.7	–	9.2
3	63.7	12.7	22.1	0	11.3	15.7
4	46.6	15.4	51.9	0	9.7	20.0
5	87.3	4.8	27.7	3.6	1.5	8.8
6	85.0	6.9	54.2	11.5	3.6	8.6
7	81.8	7.7	23.1	24.2	0.4	11.4
8	44.0	8.9	35.7	3.5	5.4	37.0

Численность большинства обследованных ЦП *C. calceolus* высокая (несколько тысяч побегов), только ЦП 2 характеризуется довольно низкой численностью – около 100 побегов. На долю генеративных побегов приходится от 22 до 68% от всех растений из изученных ЦП (см. табл. 2). При этом корреляции с фактором освещенности обнаружено не было. Однако в затененных местообитаниях оказался выше процент поврежденных генеративных побегов. Во всех лесных ЦП в 2017 г. были отмечены поврежденные генеративные побеги, их доля составила от 3.6 до 24.2% (см. табл. 2). Из трех изученных болотных ЦП только в одной ЦП зарегистрированы поврежденные генеративные побеги (3.5%). Надо отметить, что для

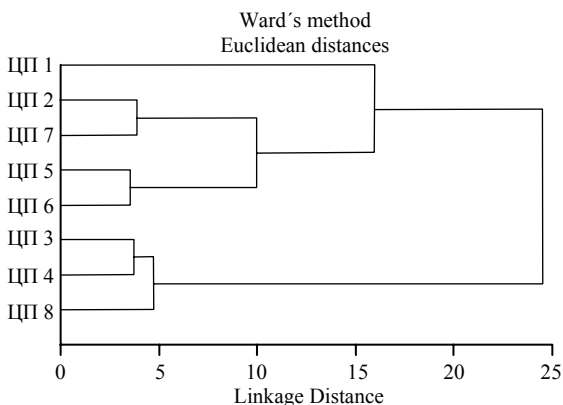


Рис. 2. Кластерный анализ ценопопуляций *Cypripedium calceolus*

Республики Коми характерны возвратные весенние заморозки, которые в зависимости от фазы развития растения приводят либо к массовому недоразвитию бутонов на генеративных побегах, либо к гибели уже распустившихся цветков (Кириллова и др., 2012). В условиях Вычегодско-Мезенской равнины на болотах растения

C. calceolus бутонизируют несколько позже, чем в лесных биотопах. Связано это с тем, что болота сильно промерзают в зимний период и оттаивание почвы происходит позже, чем в лесах. В конце мая 2017 г. (с 22 по 28.05) было отмечено снижение температуры до $-0.5 - 2.7^{\circ}\text{C}$. В это время побеги на болотах еще не вегетировали, что позволило им сохраниться в период возврата ночных отрицательных температур, а начавшие рост растения в лесных местообитаниях были повреждены.

Плодозавязываемость в обследованных ЦП вида варьирует от 6.7 до 37% (см. табл. 2). Эффективность опыления выше в менее затененных местообитаниях

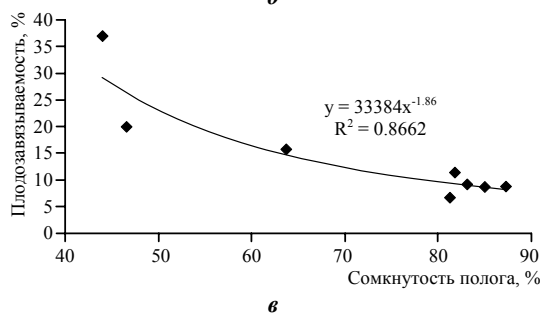
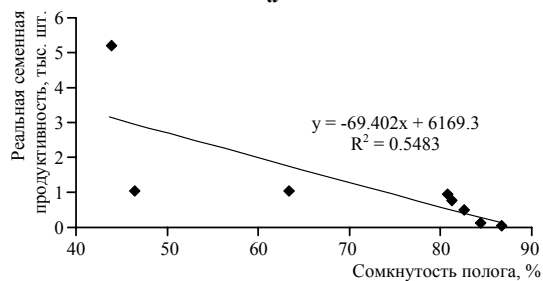
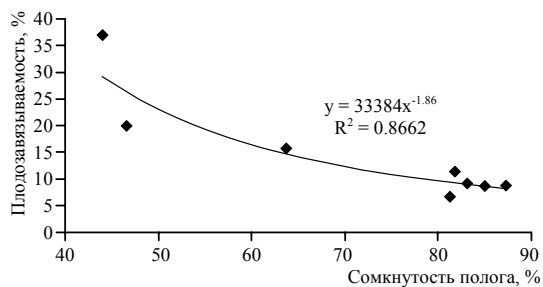


Рис 3. Взаимосвязь между степенью затенения и популяционными показателями (а – плодозавязываемость, б – реальная семенная продуктивность, в – доля ювенильных особей) в восьми ценопопуляциях *Cypripedium calceolus*

(рис. 3, а). Это согласуется с литературными данными об увеличении завязывания плодов у орхидных в более освещенных местообитаниях (Шибанова, Долгих, 2011; Jacquemyn et al., 2010 b), в том числе и у *C. calceolus* (Garsia et al., 2010). 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. Поэтому основным положительным фактором на более открытых местообитаниях стало увеличение доступности и активности опылителей, что привело к увеличению завязавшихся плодов. Как показали наши предыдущие исследования (Кириллова и др., 2012), на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми основными опылителями являются виды рода *Andrena*, а эти насекомые предпочитают открытые и полуоткрытые места обитания (Erneberg, Holm, 1999; Kull, 1999; Antonelli et al., 2009).

Семена *C. calceolus* – темно-коричневого цвета, вытянутой веретеновидной формы. Они со-

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

стоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша. Средняя длина семян вида на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми составила 1.10 ± 0.16 мм, ширина – 0.21 ± 0.03 мм, длина зародыша – 0.18 ± 0.02 мм, ширина – 0.11 ± 0.01 мм. Для Европы приведены схожие размеры семян (Vojňanský, Fargašová, 2007).

Морфометрические параметры семян из разных ЦП вида представлены в табл. 3. Степень затенения не оказывает существенного влияния на размеры семян и зародышей этого вида. Самые крупные семена отмечены в ЦП 5 и 7, самые мелкие семена – в ЦП 3, зародыши – в ЦП 2. Доля пустого воздушного пространства в семени варьирует на уровне 89.6 – 92.6%.

Коробочка *C. calceolus* на обследованной территории в 2017 г. содержала в среднем 5963 семян. Наибольшее среднее число семян в коробочке образовалось в ЦП 1 и 8, наименьшее – в самых затененных ЦП 5 и 6 (табл. 3). Число семян в коробочке коррелирует с ее шириной, чем шире коробочка, тем больше в ней семян. Так, в ЦП 5 и 6 ширина коробочек составляет 5.3 – 6.6 мм, а в ЦП 1 и 8 – более 9 мм.

Таблица 3

Морфометрические параметры семян *Cyripedium calceolus*

№ ЦП	Семя		Зародыш		ИС	ИЗ	VS, ×10 ³ мм ³	VE, ×10 ⁻³ мм ³	AS, %
	Длина, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Ширина, мм					
1	1.12 ± 0.154 0.80–1.44	0.22 ± 0.031 0.14–0.27	0.18 ± 0.022 0.14–0.23	0.11 ± 0.009 0.09–0.13	5.16	1.67	14.18	1.16	91.8
2	1.08 ± 0.133 0.72–1.31	0.19 ± 0.029 0.12–0.26**	0.17 ± 0.026 0.11–0.27**	0.10 ± 0.014 0.06–0.12**	5.81**	1.79	10.07	0.79	92.1
3	1.01 ± 0.135 0.58–1.28*	0.19 ± 0.023 0.14–0.23	0.17 ± 0.015 0.14–0.20	0.10 ± 0.009 0.08–0.12**	5.46	1.64*	9.23	0.96	89.6
4	1.17 ± 0.170 0.73–1.51**	0.21 ± 0.022 0.14–0.26**	0.17 ± 0.020 0.12–0.22	0.10 ± 0.012 0.08–0.13	5.72	1.68	13.08	0.98	92.5
5	1.19 ± 0.150 0.82–1.42	0.22 ± 0.029 0.16–0.27*	0.18 ± 0.025 0.11–0.23	0.11 ± 0.017 0.08–0.14	5.43	1.74	15.34	1.13	92.6
6	1.18 ± 0.123 0.86–1.46	0.21 ± 0.031 0.15–0.29	0.18 ± 0.017 0.14–0.23	0.11 ± 0.013 0.08–0.14	5.77	1.73	13.47	1.03	92.3
7	1.10 ± 0.167 0.73–1.45*	0.22 ± 0.034 0.18–0.32	0.17 ± 0.015 0.14–0.20	0.12 ± 0.011 0.09–0.14**	4.95**	1.50**	14.62	1.22	91.6
8	1.00 ± 0.164 0.59–1.33**	0.21 ± 0.031 0.16–0.27*	0.18 ± 0.017 0.15–0.22*	0.11 ± 0.011 0.09–0.14**	4.95	1.74**	11.11	1.08	90.3

Примечание. VS – объем семенной оболочки, VE – объем зародыша, AS – доля пустого воздушного пространства в семени; в числителе – среднее арифметическое (M) и его стандартное отклонение (SD), в знаменателе – границы минимального и максимального значения (Lim); * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

Изначально в коробочке закладывается большее количество семян, но часть из них не растет и не развивается. Во всех изученных ЦП *C. calceolus* мы отмечали abortированные (недоразвитые, мелкие, беловатые) семена, которые составляли от 21.6 до 52.1%. Их размер был в несколько раз меньше размера обычных семян (в среднем 0.18×0.08 мм), сопоставим с размером зародыша. При подсчете семян в коробочках мы их не учитывали. Неполюценными считали семена обычного размера, в которых отсутствовал нормально сформированный зародыш. Таких семян в коробочках было немного – от 0.4 до 1%. Увеличение освещения не оказало

влияния на качество семян. Среднее число полноценных семян в коробочке составило 5812 шт.

Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100%-ного опыления цветков) – 1207 шт., он максимален для самой светлой ЦП (ЦП 8), минимален для самой затененной (ЦП 5). На реальную семенную продуктивность *C. calceolus* оказывает влияние фактор освещенности, она постепенно снижается по мере увеличения показателя степени затенения (рис. 3, б). Максимальная реальная семенная продуктивность отмечена в самой светлой ЦП 8 (степень затенения – 44%), минимальная – для ЦП 5, где отмечено самое большое значение показателя затенения – 87.3%.

Урожай семян в ЦП *C. calceolus* определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных побегов на 1 м². Для исследованных ЦП плотность цветущих побегов варьирует от 0.4 до 11.3 шт./м² (см. табл. 2). Наименьший урожай семян (30 – 414 семян на 1 м²) отмечен в ЦП, где затененность составила более 81.5%, в более освещенных ЦП урожай семян составил 8 – 28 тыс. семян на 1 м² (табл. 4). Несмотря на то, что образуется такое огромное количество семян, прорастает лишь малая их часть, так как семена орхидных не содержат питательных веществ и для дальнейшего развития им необходима встреча с мицелием совместимого микобионта. Поэтому большая часть проростков погибает еще на стадии протокорма. Сочетание факторов, необходимых для прорастания, встречается редко, поэтому процент прорастающих семян часто незначителен, что является одной из причин редкости вида по ареалу.

Таблица 4

Семенная продуктивность *Cypripedium calceolus*

ЦП	Число семян в одном плоде, шт.			Число полноценных семян в плоде, шт.	УПСП, шт.	УРСП, шт.	РСП, шт.	Урожай семян, шт./м ²
	Среднее	min	max					
1	12988	3413	30596	12884	14287	957	950	8265
2	4393	2956	5539	4352	5272	485	480	–
3	5487	242	18367	5467	6584	1034	1030	11639
4	4021	1362	9658	3988	5227	1045	1037	10059
5	226	73	356	224	226	20	20	30
6	1121	220	3169	1110	1345	116	115	414
7	6801	1622	16408	6761	6801	775	771	308
8	11775	2329	25784	11707	14130	5228	5198	28069

Примечание. УПСП – условно-потенциальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП)); УРСП – условно-реальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100); РСП – реальная семенная продуктивность (число полноценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100).

Доля ювенильных особей семенного происхождения составила в изученных ЦП *C. calceolus* 3.9 – 15.4% (см. табл. 2). Она уменьшается с увеличением показателя затененности (рис. 3, в). Вероятно, на более освещенных участках складыва-

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

ются лучшие условия для развития и прорастания проростков. Свет является ограничивающим фактором для появления проростков и в популяциях *C. calceolus* в Европе (Kull, 1998). Результаты изучения этого вида на южной границе ареала также показывают, что лучшие условия для семенного размножения складываются в светлых местообитаниях (Garsia et al., 2010). Участки, пригодные для появления проростков, должны иметь, кроме более интенсивного света, обширный моховой покров и больше влаги, но меньше сосудистых растений в растительном покрове (Kull, 1998). Надо отметить, что все наиболее светлые участки в нашем исследовании были заболоченными, с хорошо выраженной мощной моховой подушкой из представителей рода *Sphagnum*. Из лесных ЦП большее количество ювенильных особей отмечено для ЦП 7 и 6 (см. табл. 2), которые также характеризуются наличием сфагнового покрова.

В нескольких ЦП *C. calceolus* с 2010 – 2014 гг. ведутся мониторинговые наблюдения за их состоянием. На затененных участках ЦП более стабильны. Так, численность ЦП 2 с 2010 по 2017 г. колебалась в пределах 97 – 123 побегов. Онтогенетический спектр ее был постоянным с преобладанием генеративных побегов и низким числом (а в некоторые годы с отсутствием) ювенильных особей (рис. 4).

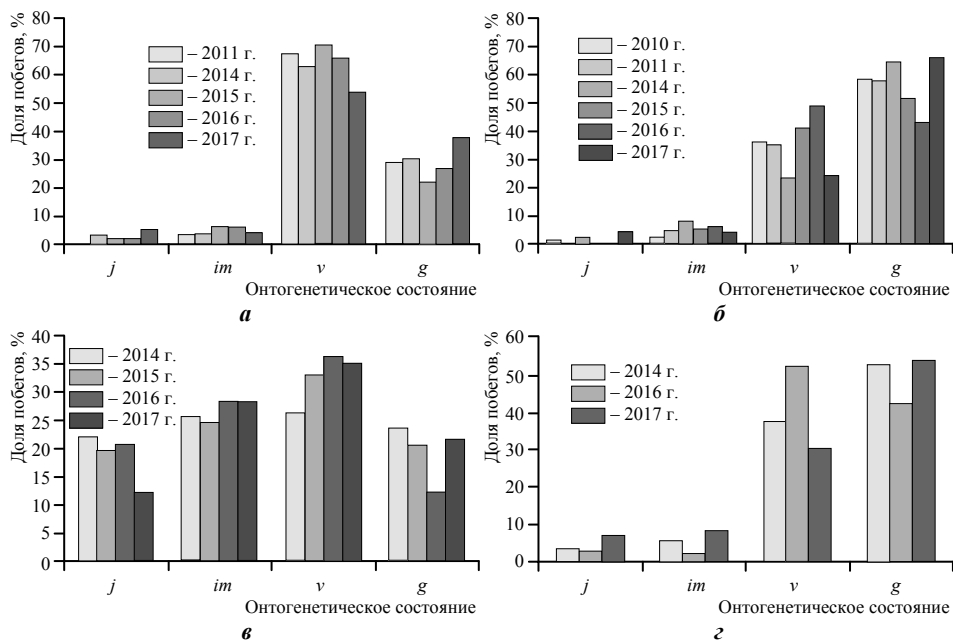


Рис. 4. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Cypripedium calceolus*: а – ЦП 1, б – ЦП 2, в – ЦП 3, г – ЦП 6; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – взрослое вегетативное, g – генеративное

В ЦП 1 и 6 были отмечены несколько клонов, за которыми вели наблюдения. Численность пяти клонов ЦП 1 с 2010 г. была на уровне 300 побегов, лишь в 2017 г.

она снизилась до 160 в результате массового повреждения грызунами. Численность ЦП 6 с 2014 г. увеличилась от 107 до 145 побегов. Онтогенетические спектры их стабильные с постоянным преобладанием взрослых побегов (см. рис. 4). ЦП на открытых участках более динамичны. ЦП 3 изучали с 2010 г. Ее численность изменилась с 296 до 485 побегов. В ЦП преобладали молодые или взрослые вегетативные побеги, при высоком числе ювенильных (см. рис. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наше исследование показало, что условия освещения оказывают влияние на репродуктивные характеристики *C. calceolus*. Светлые местообитания (со степенью затенения менее 65%) более благоприятны для семенного возобновления данного вида. Здесь выше эффективность опыления, реальная семенная продуктивность и количество ювенильных особей семенного происхождения. Кроме того, более поздняя вегетация на болотах позволяет растениям избегать повреждений поздней весной заморозками. В более затененных местообитаниях для ЦП *C. calceolus* на первое место выходит вегетативное возобновление, ЦП здесь более стабильны и направлены на выживание.

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А16-116021010241-9) и при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-44-110167 р_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. № 12. С. 76 – 83.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сиб. экол. журн. 2015. № 4. С. 617 – 629.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68 – 88.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516 – 1532.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 885 с.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. II. С. 20 – 40.
- Ходачек Е. А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 7. С. 995 – 1009.
- Шибанова Л. Н., Долгих Я. В. Влияние условий освещения на завязывание плодов у 9 редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2011. № 2. С. 4 – 6.
- Abd Latif Z., Blackburn G. A. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest // Intern. J. of Biometeorology. 2010. Vol. 54, iss. 2. P. 119 – 129.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

- Anderson M. C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions // J. of Ecology. 1964. Vol. 52. P. 27 – 41.
- Antonelli A., Dahlberg C. J., Carlgren K. H. I., Appelqvist T. Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects // Nordic J. of Botany. 2009. Vol. 27. P. 266 – 273.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // American J. of Botany. 1979. Vol. 66, iss. 10. P. 1128 – 1137.
- Bergström G., Birgersson G., Groth I., Nilsson L. A. Floral fragrance disparity between three taxa of Lady's slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // Phytochemistry. 1992. Iss. 31. P. 2315 – 2319.
- Bierzchudek P. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs : a review // New Phytologist. 1982. Vol. 90. P. 757 – 776.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora : The Carpathian Mountains Region. Dordrecht : Springer Science and Business Media, 2007. 1046 p.
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (northeast Poland) // Botanical J. of the Linnean Society. 2002. Vol. 139. P. 67 – 77.
- Cipollini M. L., Whigham D. F., O'Neill J. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginianum* : a population and patch dynamic model // Plant Species Biology. 1993. Vol. 8. P. 117 – 129.
- Erneberg M., Holm B. Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // Nordic J. of Botany. 1999. Vol. 19. P. 363 – 367.
- 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. Vol. 24, iss. 5. P. 1219 – 1229.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes // American J. of Botany. 1980. Vol. 67, iss. 4. P. 508 – 518.
- Hurskainen S., Jäkäläniemi A., Ramula S., Tuomi J. Tree removal as a management strategy for the lady's slipper orchid, a flagship species for herb-rich forest conservation // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 406. P. 12 – 18.
- 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. Vol. 9. P. 392 – 400.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // J. of Ecology. 2010 a. Vol. 98. P. 1204 – 1215.
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid // Ecology. 2010 b. Vol. 91, iss. 1. P. 119 – 129.
- Jennings S. B., Brown N. D., Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination : canopy closure, canopy cover and other measures // Forestry. 1999. Vol. 72, iss. 1. P. 59 – 74.
- Kirchner K., Kammermeier S., Bruelheide H. The response of the pseudoannual species *Trientalis europaea* L. to forest gap dynamics in a near natural spruce forest // Forest Ecology Management. 2009. Vol. 257, iss. 3. P. 1070 – 1077.
- Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. of Ecology. 1999. Vol. 87, iss. 5. P. 913 – 924.
- Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Botanical J. of the Linnean Society. 1998. Vol. 126. P. 27 – 38.
- Kull T., Selgis U., Peciņa M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R. P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, iss. 17. P. 6245 – 6265.

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. Vol. 97. P. 15 – 20.

Mitchell P. L., Whitmore T. C. Use of hemispherical photographs in forest ecology. Oxford : Oxford Forestry Institute, 1993. № 44. 39 p.

Seastedt T. R., Adams G. A. Effects of mobile tree islands on alpine tundra soils // Ecology. 2001. Vol. 82, iss. 1. P. 8 – 17.

Shefferson R. P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41. P. 95 – 106.

Smith D. L., Johnson L. Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands // Ecology. 2004. Vol. 85, iss. 12. P. 3348 – 3361.

Valverde T., Silvertown J. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle : projection matrix analysis // J. of Ecology. 1998. Vol. 86. P. 545 – 562.

Whigham D. F. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2004. Vol. 35. P. 583 – 621.

Willems J. H., Balounova Z., Kindlmann P. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) // Lindleyana. 2001. Vol. 16. P. 31 – 37.

Zhang S. B., Hu H., Zhou Z. K., Xu K., Yan N. Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum* // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. P. 43 – 49.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

EFFECT OF LIGHTING CONDITIONS ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (ORCHIDACEAE, LILIOPSIDA)

Irina A. Kirillova and Dmitry V. Kirillov

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russia
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru*

Received 17 April 2018, revised 22 May 2018, accepted 27 June 2018

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Effect of Lighting Conditions on the Reproductive Success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 3, pp. 259–273 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>

The influence of lighting conditions on the reproductive characteristics of the *Cypripedium calceolus* L. was studied on the territory of the Komi Republic, where the species is located on the Northern border of its habitat. The study was carried out in the southern part of the region (within the Vycheгда-Mezen plain) in 2017. Eight coenopopulations of the species in areas with various light intensities were examined, among which three coenopopulations were in swamps, and five were in forests with varying degrees of the canopy closeness. We used the index of “canopy closure” as a measure of light conditions on the areas of growth of *C. calceolus*. To evaluate this index, the method of analysis of digital hemispherical photographs obtained using a 180° ultra-wide-angle fish-eye lens was used. Photographs were processed and analysed using the graphical package Gimp 2.8 (GNU Image Manipulation Program, GIMP Team). Open habitats (with the index of canopy closure less than 65%) are shown to be more favorable for the seed reproduction of *C. calceolus*. The pollination efficiency, real seed productivity, and the number of juvenile plants of seed origin are higher in such places. Besides, the later vegetation start in swamps allows the plants to avoid damage by late spring frosts. In more shaded habitats, the vegetative renewal of *C. calceolus* comes to the first place, all studied coenopopulations of the species in such conditions were more stable and aimed at survival.

Key words: *Cypripedium calceolus*, seed productivity, fruit set, seed morphometry, canopy closure.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-3-259-273>

Acknowledgments: This work was carried out within the framework of the state task (no. AAAA-A16-116021010241-9) and was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 16-44-110167 p_a).

REFERENCES

- Blinova I. V. The estimation of reproductive success of orchid species north of the Arctic Circle in Europe. *Herald of Tver State University, Ser. Biology and Ecology*, 2009, no. 12, pp. 76–83 (in Russian).
- Vaynagiy I. V. On the methods of studying seed productivity of plants. *Botanicheskiy zhurnal*, 1974, vol. 59, no. 6, pp. 826–831 (in Russian).

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, no. 4, pp. 617–629.

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Tomsk State University J. of Biology*, 2017, no. 38, pp. 68–88 (in Russian).

Kirillova I. A., Teteryuk L. V., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the European North-East of Russia. *Botanicheskiy zhurnal*, 2012, vol. 97, no. 12, pp. 1516–1532 (in Russian).

The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi). Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. (in Russian).

Rabotnov T. A. The method of studying the seed reproduction of herbaceous plants in communities. In: *Field Geobotany*. Moscow, Leningrad, Izdatelstvo AN SSSR, 1960, pp. 20–40 (in Russian).

Hodachek E. A. Seed productivity of Arctic plants in phytocenoses of the Western Taimyr. *Botanicheskiy zhurnal*, 1970, vol. 57, no. 7, pp. 995–1009 (in Russian).

Shibanova N. L., Dolgich Ya. V. Influence of conditions of illumination on infructescence at 9 rare species Orchidaceae of Preduralie. *Bulletin of Perm University, Biology*, 2011, no. 2, pp. 4–6 (in Russian).

Abd Latif Z., Blackburn G. A. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *Intern. J. of Biometeorology*, 2010, vol. 54, iss. 2, pp. 119–129.

Anderson M. C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions. *J. of Ecology*, 1964, vol. 52, pp. 27–41.

Antonelli A., Dahlberg C. J., Carlgren K. H. I., Appelqvist T. Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects. *Nordic J. of Botany*, 2009, vol. 27, pp. 266–273.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis. *American J. of Botany*, 1979, vol. 66, iss. 10, pp. 1128–1137.

Bergström G., Birgersson G., Groth I., Nilsson L. A. Floral fragrance disparity between three taxa of Lady's slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). *Phytochemistry*, 1992, iss. 31, pp. 2315–2319.

Bierzuchudek P. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist*, 1982, vol. 90, pp. 757–776.

Bojňanský V., Fargašová A. *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht, Springer Science and Business Media, 2007. 1046 p.

Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (northeast Poland). *Botanical J. of the Linnean Society*, 2002, vol. 139, pp. 67–77.

Cipollini M. L., Whigham D. F., O'Neill J. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginianum*: a population and patch dynamic model. *Plant Species Biology*, 1993, vol. 8, pp. 117–129.

Erneberg M., Holm B. Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). *Nordic J. of Botany*, 1999, vol. 19, pp. 363–367.

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, vol. 24, iss. 5, pp. 1219–1229.

Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes. *American J. of Botany*, 1980, vol. 67, iss. 4, pp. 508–518.

Hurskainen S., Jäkäläniemi A., Ramula S., Tuomi J. Tree removal as a management strategy for the lady's slipper orchid, a flagship species for herb-rich forest conservation. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 406, pp. 12–18.

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, vol. 9, pp. 392–400.

Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid. *J. of Ecology*, 2010 a, vol. 98, pp. 1204–1215.

Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid. *Ecology*, 2010 b, vol. 91, iss. 1, pp. 119–129.

Jennings S. B., Brown N. D., Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 1999, vol. 72, iss. 1, pp. 59–74.

Kirchner K., Kammermeier S., Bruelheide H. The response of the pseudoannual species *Tridentalis europaea* L. to forest gap dynamics in a near natural spruce forest. *Forest Ecology Management*, 2009, vol. 257, iss. 3, pp. 1070–1077.

Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. *J. of Ecology*, 1999, vol. 87, iss. 5, pp. 913–924.

Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical J. of the Linnean Society*, 1998, vol. 126, pp. 27–38.

Kull T., Selgis U., Peciña M. V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R. P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, iss. 17, pp. 6245–6265.

Maily 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, vol. 97, pp. 15–20.

Mitchell P. L., Whitmore T. C. *Use of hemispherical photographs in forest ecology*. Oxford, Oxford Forestry Institute, 1993, no. 44. 39 p.

Seastedt T. R., Adams G. A. Effects of mobile tree islands on alpine tundra soils. *Ecology*, 2001, vol. 82, iss. 1, pp. 8–17.

Shefferson R. P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids. *Folia Geobotanica*, 2006, vol. 41, pp. 95–106.

Smith D. L., Johnson L. Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands. *Ecology*, 2004, vol. 85, iss. 12, pp. 3348–3361.

Valverde T., Silvertown J. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *J. of Ecology*, 1998, vol. 86, pp. 545–562.

Whigham D. F. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, vol. 35, pp. 583–621.

Willems J. H., Balounova Z., Kindlmann P. The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). *Lindleyana*, 2001, vol. 16, pp. 31–37.

Zhang S. B., Hu H., Zhou Z. K., Xu K., Yan N. Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*, 2005, vol. 96, pp. 43–49.