

© И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И СТРУКТУРА
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLORHIZA FUCHSII* S. L. (ORCHIDACEAE)
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**I. A. KIRILLOVA, D. V. KIRILLOV. THE BIOLOGICAL FEATURES, REPRODUCTION,
AND POPULATION STRUCTURE OF *DACTYLORHIZA FUCHSII* S. L. (ORCHIDACEAE)
ON THE NORTHERN BORDER OF ITS RANGEИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН
167000 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8(212)240163
E-mail: plotnikova@ib.komisc.ru, kirdimka@mail.ru
Поступила 17.02.2012
Окончательный вариант получен 28.06.2012

Впервые описан его онтогенез *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó s. l. по материалам 2002—2011 гг. в Республике Коми, уточнены ключевые признаки онтогенетических состояний с учетом параметров надземной и подземной сферы. Выявлена высокая изменчивость морфологических признаков растений этого вида, что свидетельствует о его пластичности и высоком адаптационном потенциале и объясняет широкие экологическую амплитуду и распространение в регионе. *D. fuchsii* образует в Республике Коми довольно крупные полночленные ценопопуляции. В онтогенетических спектрах преобладают генеративные и имматурные особи, при этом на севере количество молодых растений возрастает, что связано с задержкой в онтогенезе. Влияние антропогенных факторов проявляется в уменьшении ювенильных особей, что отрицательно сказывается на состоянии ценопопуляций. Для вида характерно семенное возобновление. Эффективность опыления на северной границе ареала небольшая (средняя доля завязавшихся плодов составила 37.1 %), что компенсируется высокой семенной продуктивностью. Одна коробочка содержит в среднем 2597 семян, причем более 68 % — полночленные. Средний показатель реальной семенной продуктивности составил 12803.8 семян на особь, урожай семян в ценопопуляциях — от 17.6 до 45.9 тыс. семян на 1 м².

Ключевые слова: *Orchidaceae*, *Dactylorhiza fuchsii*, ценопопуляции, онтогенез, северная граница ареала, Республика Коми.

Сем. *Orchidaceae* представляет собой одно из наиболее интересных с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений. Однако наши знания об орхидных, произрастающих близ северных границ своих ареалов, до сих пор остаются неполными. Объектом нашего исследования стал редкий вид *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, включенный в приложение к Красной книге Республики Коми (2009), как нуждающийся в надзоре. Популяционную биологию *D. fuchsii* изучали в разных частях ареала (Татаренко, 1996; Вахрамеева, 2000, 2006; Ивасенко, 2003; Жирнова, Гайсина, 2010; Vakhrameeva et al., 2008, и др.), однако на территории Республики Коми, где проходит северная граница распространения вида, он практически не обследован. Целью данной работы стало изучение онтогенеза, структуры ценопопуляций, сезонного развития и семенной продуктивности *D. fuchsii* в этом регионе.

Материал и методика

Исследования проводили в 2002—2011 гг. на территории Республики Коми. Обследовано 28 ценопопуляций (ЦП) вида в разных частях региона (рис. 1): на Вычегодско-Мезенской равнине, Южном и Среднем Тимане, Северном и Приполярном Урале. При их изучении использовали общепринятые в популяционной биологии методики (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Злобин, 1989) с учетом специфи-

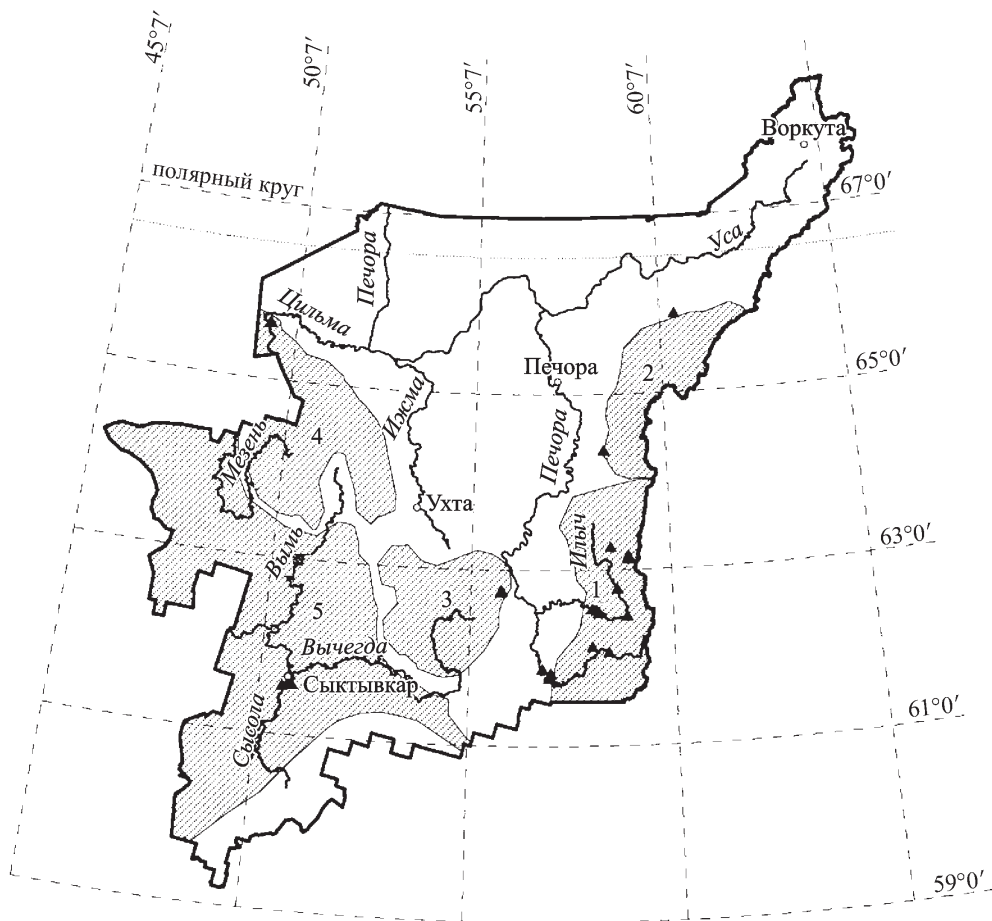


Рис. 1. Республика Коми.

1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — Южный Тиман, 4 — Средний Тиман, 5 — Вычегодско-Мезенская равнина. Треугольниками показаны места сбора материала.

ки изучения редких видов (Программа..., 1986). Счетной единицей была принята особь. В пределах исследуемых сообществ закладывали трансекты размером 1 м × 10 м (по 5 для каждой ЦП), которые разбивали на учетные площадки по 1 м². На каждой площадке подсчитывали число особей изучаемого вида и регистрировали их онтогенетические состояния. На основании этих данных рассчитывали значения плотности и онтогенетическую структуру ЦП. Выделение онтогенетических состояний проводили на основании параметров надземной и подземной сферы с учетом методик, разработанных для орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1983; Блинова, 1998, и др.). Для изучения подземной сферы часть растений подкапывали, зарисовывали и фиксировали в 70%-ном этаноле для детального анализа.

При изучении морфометрических особенностей растений учитывали их высоту, длину соцветия, число и размеры листьев, цветков и плодов. В каждой ЦП проанализировано по 30 растений разных онтогенетических состояний. Для изучаемых морфометрических признаков определяли среднее арифметическое значение (M), ошибку средней (m) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования признаков приняты по Г. Н. Зайцеву (1973).

Для изучения семенной продуктивности плоды со зрелыми семенами из средней части соцветия собирали до начала их раскрытия и помещали в бумажные пакеты. Семена просматривали под микроскопом Micros MC200A с видеонасадкой Sanyo VCC-6592P. Морфометрические показатели (длину и ширину семени и зародыша) измеряли у 40—50 выполненных семян из каждого образца. Для определения полноценности семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 500 семян с каждой ЦП). Неполюценными считали семена без зародышей. Подсчет количества семян в коробочках *D. fuchsii* проводили с применением разработанной нами оригинальной методики, которая основывается на выделении абрисов семян по фотоснимкам и дальнейшем автоматическом подсчете их количества. В каждой ЦП просчитаны семена в 6 коробочках. В работе использованы такие показатели, как условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) (Ходачек, 1970, 2000), реальная семенная продуктивность (РСП) (Вайнагий, 1974; Левина, 1981), условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) (Блинова, 2009) и урожай семян (Работнов, 1960).

Результаты и обсуждение

Общий ареал *D. fuchsii* охватывает большую часть Европы (Скандинавия, Атлантическая, Средняя и Восточная Европа) и значительную часть Азии (Сибирь, Монголия). В Республике Коми данный вид широко распространен, встречается по всей территории, кроме самого севера региона. Произрастает в разнообразных местообитаниях: в речных долинах на разнотравных и злаково-разнотравных лугах, травянистых бечевниках, в травяно-моховых сообществах, на ключевых болотах по береговым террасам и склонам; часто растет на водораздельных болотных массивах и в сфагновых сосновых и еловых лесах, встречается в смешанных и мелколиственных лесах с травяно-моховым покровом, реже — на выходах известняков. На Северном Урале отмечен в подгольцовом и нижней части горно-тундрового пояса, растет в редколесьях, на горных лугах и ключевых болотах (Кириллова, 2010).

Морфология. *D. fuchsii* — травянистое летнезеленое поликарпическое растение. Жизненная форма по классификации И. В. Татаренко (1996) — вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом.

Побег прямостоячий, его высота в Республике Коми составляет в среднем 33 (от 17 до 64) см. Листьев 2—5, из которых 2—3 нижних обычно нормально развиты, остальные прицветникообразные. Нижние листья широколанцетные, эллиптические или яйцевидные, с наибольшей шириной выше середины, в основном пятнистые. Пятна обычно яркие, хорошо различимые, чаще поперечно вытянутые. Нижний лист в среднем 7 см дл. и 1.6 см шир., второй лист — 8.6 см дл. и 1.4 см шир. Соцветие — плотный, многоцветковый, цилиндрический колос, 5 (2—14) см дл., из 17 (4—72) цветков. Прицветники линейно-ланцетные, заостренные, короче цветков, 10 (5—17) мм. Цветки ярко окрашенные, с рисунком из лилово-малиновых точек и штрихов. Листочки наружного круга околоцветника ланцетные или широколанцетные, туповатые; верхний 8 (5—12) мм дл., боковые 8—9 (6—12) мм дл. Губа цветка трехраздельная, с почти равными по ширине долями, 8—9 (6—11) мм дл. и 10 (6—15) мм шир. Шпорец цилиндрический, прямой, 5.4 (3—10) мм дл. и 1.5 (0.7—2.9) мм шир. Завязь 7 (5—12) мм дл.

В центральных областях России генеративные особи этого вида более крупные, с большим количеством метамеров. Например, в Московской обл. их высота достигает до 80 см, развитых листьев — 4—6(8), их длина составляет 14—20 см, шири-

на — 2.2—3 см (Вахрамеева, 2000), но размеры цветков относительно более мелкие, чем на северной границе ареала. Так, длина листочков околоцветника составляет 6—9 мм (Вахрамеева, 2000).

Растения, произрастающие в разных местообитаниях Республики Коми, различаются (табл. 1). Наиболее крупные особи *D. fuchsii* отмечены на самом юге региона, на Вычегодско-Мезенской равнине. Затем, при ухудшении условий произрастания, от Вычегодско-Мезенской равнины к Приполярному Уралу наблюдается постепенное уменьшение высоты растений (с 37.3 до 28.3 см) и длины соцветий (с 6.6 до 4.3 см). Число листьев практически не меняется, у всех особей зарегистрировано 2—3 нормально развитых листа. Наименьшие размеры листьев отмечены для растений, произрастающих на Южном Тимане. Самые крупные цветки отмечены в наиболее северных местообитаниях — на Среднем Тимане и Приполярном Урале.

Оценка изменчивости признаков, проведенная по всей совокупности изученных ЦП этого вида в регионе, показала, что на высоком уровне в большинстве ЦП варьируют длина соцветия, число цветков, ширина листа, расстояние до наибольшей ширины листа и длина средней доли губы, на низком уровне — длина листочков околоцветника и губы, остальные признаки имеют в основном средний уровень варьирования.

Размеры растений *D. fuchsii* изменяются и по годам. 3 ЦП с Южного Тимана (заказник «Сойвинский») были изучены в течение трех лет, с 2009 по 2011 г. (табл. 2). В 2010 г. по сравнению с предыдущим в ЦП 1 и 2 несколько увеличились размеры цветков, но в ЦП 1 при этом произошло уменьшение размеров самих растений. В 2011 г. размеры растений в этих ЦП несколько увеличились, но в ЦП 1 уменьшилась губа цветка. В ЦП 3 в 2011 г. по сравнению с 2009 г. размеры растений уменьшились. Наиболее изменчивыми признаками оказались высота растений и размеры второго листа. Ширина нижнего листа по годам не менялась, мало изменялись и такие показатели, как число цветков, длина листочков околоцветника, шпорца, прицветника и завязи. Четкой зависимости изменения определенных признаков от погодных условий не выявлено. Нет корреляции в изменении размеров растения и цветков. Так, если в определенный вегетационный сезон размеры самого растения увеличиваются, то размеры цветков могут уменьшаться и наоборот. Это связано с тем, что цветки у представителей рода *Dactylorhiza* закладываются в год, предшествующий цветению, а на размеры самого растения большее влияние оказывают погодные условия текущего вегетационного сезона.

Высокая изменчивость большинства морфологических признаков *D. fuchsii* свидетельствует о пластичности и высоком адаптационном потенциале вида внутри своего ареала, что подтверждает широкое его распространение по территории региона и объясняет широкую экологическую амплитуду.

Онтогенез. На основании признаков надземной и подземной сферы нами описаны онтогенетические состояния *D. fuchsii* в регионе.

Ювенильные растения (j) имеют один узколанцетный лист срединной формации (его длина составляет 3—6 см, ширина — 0.4—0.5 см) с 2—4 жилками, два влагалищных листа, окружающих основание первого зеленого листа, и иногда один чешуевидный лист, 1—2 придаточных корня, 0.6—2.2 см дл. (иногда их нет), и продолговато-веретеновидный клубень без лопастей, около 2 см дл., 0.2—0.3 см шир. Молодой стеблекорневой тубероид, из которого разовьется побег следующего года, имеет 1—2 лопасти, в почке возобновления заложены 1—2 чешуевидных и 2—4 нормальных листа.

Иматурные особи (im) характеризуются наличием 1—2 листьев срединной формации, 4—7 см дл. и около 0.6—0.8 см шир., с (4)6 жилками. В нижней части ортотропного побега расположены один чешуевидный и два влагалищных листа.

ТАБЛИЦА 1
Морфометрическая характеристика генеративных особей *Dactylorhiza fuchsii*
в Республике Коми

Признаки	Вычегодско-Мезенская равнина	Южный Тиман	Средний Тиман	Северный Урал	Приполярный Урал
ВР, см	37.3 ± 0.8 (23.5—64.0)	33.9 ± 0.4 (17.0—58.0)	33.6 ± 0.6 (21.0—45.0)	31.7 ± 0.2 (17.7—54.5)	28.3 ± 0.7 (21.2—40.8)
ДС, см	6.6 ± 0.2 (2.0—14.0)	5.2 ± 0.1 (2.4—10.0)	4.9 ± 0.1 (3.0—7.5)	4.6 ± 0.1 (2.0—11.0)	4.3 ± 0.2 (2.0—7.4)
ЧЛ, шт.	2.6 ± 0.1 (2—4)	2.6 ± 0.1 (2—5)	2.4 ± 0.1 (2—3)	2.8 ± 0.1 (2—5)	2.7 ± 0.1 (2—4)
Д1Л, см	8.3 ± 0.3 (3.5—15.0)	6.1 ± 0.1 (2.0—11.4)	7.1 ± 0.2 (3.6—11.0)	6.8 ± 0.1 (3.0—11.8)	6.7 ± 0.2 (2.5—10.0)
Ш1Л, см	1.6 ± 0.1 (0.5—3.2)	1.7 ± 0.1 (0.7—3.2)	1.6 ± 0.1 (0.9—2.7)	1.7 ± 0.1 (0.6—3.1)	1.7 ± 0.1 (0.7—3.0)
Д2Л, см	9.9 ± 0.3 (5.7—15.0)	8.0 ± 0.1 (4.2—15.5)	8.7 ± 0.2 (6.0—12.0)	8.7 ± 0.1 (4.3—13.5)	8.6 ± 0.2 (6.0—14.0)
Ш2Л, см	1.4 ± 0.1 (0.5—3.5)	1.4 ± 0.1 (0.5—3.2)	1.3 ± 0.1 (0.5—2.3)	1.4 ± 0.1 (0.5—3.1)	1.3 ± 0.1 (0.7—2.5)
ЧЦ, шт.	20.6 ± 0.8 (8—47)	19.4 ± 0.5 (8—72)	14.2 ± 0.5 (8—25)	16.0 ± 0.3 (6—48)	15.4 ± 1.0 (4—37)
ДГ, мм	8.6 ± 0.1 (6.7—11.2)	8.3 ± 0.1 (6.3—11.2)	8.9 ± 0.1 (7.5—10.6)	8.0 ± 0.1 (5.5—10.8)	8.8 ± 0.2 (7.8—10.4)
ДВЛ, мм	8.6 ± 0.1 (7.0—10.9)	8.3 ± 0.1 (6.1—12.0)	8.7 ± 0.1 (7.3—11.2)	7.8 ± 0.1 (5.1—10.5)	8.6 ± 0.1 (7.5—9.6)
ДНЛ, мм	9.0 ± 0.1 (7.2—11.6)	8.8 ± 0.1 (6.8—12.0)	9.3 ± 0.1 (8.0—11.2)	8.3 ± 0.1 (5.7—11.4)	9.1 ± 0.1 (8.1—10.1)
ДШп, мм	6.6 ± 0.1 (4.2—9.4)	5.2 ± 0.1 (3.3—9.6)	5.4 ± 0.1 (3.8—7.3)	5.2 ± 0.1 (2.9—8.8)	4.2 ± 0.2 (2.9—6.0)
ШШп, мм	1.6 ± 0.1 (1.1—2.3)	1.6 ± 0.1 (0.9—2.2)	1.5 ± 0.1 (0.9—2.1)	1.5 ± 0.1 (0.6—2.9)	1.4 ± 0.1 (1.1—1.6)
ДБ, мм	7.2 ± 0.1 (5.3—10.1)	7.3 ± 0.1 (9.4—9.6)	7.7 ± 0.1 (5.6—10.7)	6.8 ± 0.1 (4.5—9.5)	7.1 ± 0.1 (6.1—8.2)
ДО, мм	5.3 ± 0.1 (3.7—7.8)	5.4 ± 0.1 (3.6—7.8)	6.4 ± 0.1 (4.6—9.0)	5.3 ± 0.1 (3.0—8.0)	6.5 ± 0.1 (5.4—7.4)
ШБ, мм	3.6 ± 0.1 (2.4—5.3)	3.5 ± 0.1 (1.9—5.2)	3.7 ± 0.1 (2.4—5.6)	3.0 ± 0.1 (1.6—4.6)	2.7 ± 0.1 (2.0—3.6)
ШГ, мм	10.5 ± 0.1 (7.5—14.1)	10.4 ± 0.1 (6.9—14.0)	11.4 ± 0.2 (9.0—14.7)	9.5 ± 0.1 (6.0—13.7)	9.1 ± 0.2 (7.8—11.5)
ДПр, мм	10.6 ± 0.2 (7.2—16.8)	10.3 ± 0.1 (6.1—16.2)	10.7 ± 0.2 (7.2—14.0)	10.4 ± 0.1 (5.3—17.7)	13.1 ± 0.4 (9.5—17.2)
ДЗ, мм	8.4 ± 0.1 (5.8—11.1)	7.5 ± 0.1 (5.1—10.1)	7.9 ± 0.2 (6.2—9.2)	7.2 ± 0.1 (4.8—12.1)	8.6 ± 0.2 (6.7—10.1)

Примечание. Здесь и далее в табл. 2: ВР — высота растения, ДС — длина соцветия, ЧЛ — число листьев, Д1Л — длина первого (нижнего) листа, Ш1Л — ширина первого листа, Д2Л — длина второго листа, Ш2Л — ширина второго листа, ЧЦ — число цветков, ДГ — длина губы, ДВЛ — длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, ДНЛ — длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, ДШп — длина шпорца, ШШп — ширина шпорца, ДБ — длина боковой доли губы, ДО — длина от основания губы до выемки губы, ШБ — ширина боковой доли губы, ШГ — ширина губы, ДПр — длина прицветника, ДЗ — длина завязи. Приведены среднее значение и стандартная ошибка, минимальное и максимальные значения признака даны в скобках.

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические признаки генеративных особей *Dactylofiza fuchsii* на Южном Тимане в разные годы исследования

Признак	ЦП 1			ЦП 2			ЦП 3		
	2009 г.	2010 г.	C _{St}	2009 г.	2010 г.	C _{St}	2009 г.	2011 г.	C _{St}
	ВР, см	35.5 ± 1.3	30.3 ± 0.8	3.4*	27.7 ± 0.9	30.0 ± 0.8	1.9	40.5 ± 1.0	33.9 ± 1.0
ДС, см	5.2 ± 0.3	4.8 ± 0.2	1.2	3.6 ± 0.1	4.4 ± 0.2	3.1*	5.2 ± 0.2	5.4 ± 0.3	3.1*
ЧЛ, шт.	2.7 ± 0.1	2.2 ± 0.1	3.3*	2.4 ± 0.1	2.3 ± 0.1	0.5	3.3 ± 0.1	2.6 ± 0.1	2.0
Д1Л, см	6.1 ± 0.3	5.6 ± 0.2	1.2	4.7 ± 0.2	5.4 ± 0.2	2.4*	8.4 ± 0.3	5.8 ± 0.2	1.4
Ш1Л, см	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.4	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.7	2.0 ± 0.1	1.7 ± 0.1	1.9
Д2Л, см	8.7 ± 0.3	6.9 ± 0.2	4.5*	6.4 ± 0.2	6.6 ± 0.2	0.9	11.4 ± 0.4	7.6 ± 0.3	3.1*
Ш2Л, см	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.1	2.6*	1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.4	1.9 ± 0.1	1.5 ± 0.1	2.4*
ЧЦ, шт.	17.4 ± 0.9	16.1 ± 0.8	1.1	15.5 ± 0.6	16.5 ± 0.8	1.4	25.9 ± 2.1	18.6 ± 1.3	1.4
ДГ, мм	7.9 ± 0.1	8.5 ± 0.1	2.5*	7.6 ± 0.1	8.6 ± 0.1	5.8*	8.3 ± 0.2	8.7 ± 0.1	0.5
ДВЛ, мм	8.1 ± 0.1	8.2 ± 0.1	0.6	7.9 ± 0.1	8.5 ± 0.1	3.6*	8.4 ± 0.2	8.6 ± 0.1	0.5
ДНЛ, мм	8.8 ± 0.1	8.7 ± 0.1	0.3	8.2 ± 0.1	8.6 ± 0.1	2.2*	9.0 ± 0.2	8.8 ± 0.1	1.5
ДШЛ, мм	5.0 ± 0.1	5.2 ± 0.1	1.1	5.2 ± 0.1	5.4 ± 0.1	1.5	5.4 ± 0.1	5.4 ± 0.1	0.3
ШШЛ, мм	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0.1	5.3*	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0.1	3.9*	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0.1	0.5
ДБ, мм	6.7 ± 0.1	7.6 ± 0.1	4.8*	7.0 ± 0.1	8.0 ± 0.1	5.5*	7.3 ± 0.1	8.0 ± 0.1	0.3
ДО, мм	5.0 ± 0.1	5.8 ± 0.1	4.4*	5.2 ± 0.1	5.9 ± 0.1	4.5*	5.4 ± 0.2	5.8 ± 0.1	0.7
ШБ, мм	3.4 ± 0.1	3.7 ± 0.1	2.8*	3.5 ± 0.1	3.7 ± 0.1	2.4*	3.3 ± 0.1	3.8 ± 0.1	0.8
ШГ, мм	10.4 ± 0.1	10.7 ± 0.2	1.5	10.1 ± 0.2	11.0 ± 0.2	3.4*	10.2 ± 0.2	10.9 ± 0.2	0.3
ДПр, мм	11.4 ± 0.3	9.6 ± 0.3	3.8*	9.4 ± 0.2	9.4 ± 0.3	0.1	11.4 ± 0.2	9.3 ± 0.3	0.2
ДЗ, мм	7.8 ± 0.2	7.4 ± 0.1	1.8	6.7 ± 0.1	7.0 ± 0.1	1.3	7.6 ± 0.2	7.6 ± 0.1	3.3*

Примечание. ЦП 1 — левый берег р. Сойва, 0,5 км ниже пос. Нижняя Омра (ЮЗ склон), травянистый бечевник; ЦП 2 — левый берег р. Сойва, окрестности пос. Нижняя Омра, разнотравный луг. Приведены среднее значение, стандартная ошибка и критерий Стьюдента для попарных сравнений признаков (C_{St}). Звездочкой отмечены значения критерия Стьюдента, достоверные при 95%-м доверительном интервале.

Подземная сфера представлена 2(4) придаточными корнями, уходящими в почву на глубину 2—6 см, и 1—2-лопастным тубероидом около 4 см дл., 0.4 см шир. Дочерний тубероид 2(3)-лопастной, в почке возобновления заложены 2 чешуевидных и 4—6 нормальных листьев.

Взрослые вегетативные растения (*v*) имеют 2—3 более крупных продолговато-ланцетных листа срединной формации (их длина составляет 6—15 см, ширина — 0.8—1.3 см), с 8—12 жилками, один чешуевидный и два влагаллищных листа. Подземная сфера представлена 2—4 придаточными корнями 5—8 см дл. и 2—4(5)-лопастным тубероидом 5—6 см дл., 0.9—1.4 см шир. Молодой тубероид 2—5-лопастной, в почке возобновления заложены 1—3 чешуевидных, 5—6 нормальных листьев и в большинстве случаев зачаток соцветия следующего года.

Генеративные особи (*g*) характеризуются наличием соцветия. Они имеют 2—4 листа срединной формации, с 10—16 жилками, один чешуевидный и 2—3 влагаллищных листа. Подземная сфера состоит из 4—10 придаточных корней 5—10 см дл. и 2—5-лопастного тубероида 6—9 см дл., около 1.5—1.7 см шир. Молодой стеблекорневой тубероид 2—5(10)-лопастной, в почке возобновления заложены 1—2 чешуевидных, 5—6 нормальных листьев и зачаток соцветия.

Структура ценопопуляций. Характеристика изученных ЦП *D. fuchsii* приведена в табл. 3. Они довольно многочисленны — до нескольких сотен особей, что согласуется с литературными данными (Вахрамеева, 2000). Средняя плотность размещения растений в обследованных ЦП варьирует от 1.2 до 19.9 экз. на 1 м². Особи

ТАБЛИЦА 3
Характеристика ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* в Республике Коми

ЦП	Местонахождение		Год	Численность,* шт	Плотность ЦП, шт./м ²	Онтогенетический спектр ЦП, % (шт.)			
						<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
1	ВМР	Окрестности с. Усть-Кулом, сосняк разнотравно-вахтово-сфагновый	2011	164	16.4	8.5	19.5	26.8	45.2
2	ВМР	Окр. пос. Мырты-Ю, окраина старой лесной дороги, опушка смешанного разнотравно-зеленомошного леса	2011	161	10.7	15.5	21.1	31.7	31.7
3	ВМР	Заказник «Сыктывкарский», сосново-березовый осоково-разнотравный заболоченный лес	2011	57	2.1	19.3	15.8	19.3	45.6
4	ЮТ	Заказник «Сойвинский», левый берег р. Сойва, 0.5 км ниже пос. Нижняя Омра (ЮЗ склон), травянистый бечевник	2009	199	19.9	25.6	45.7	15.1	13.6
			2010	130	6.5	15.4	35.4	14.6	34.6
			2011	142	12.9	12.0	36.6	26.1	25.4
5	ЮТ	Заказник «Сойвинский», правый берег р. Омра (СЗ склон), травянистый бечевник	2009	242	9.7	16.1	39.3	17.8	26.9
			2010	196	9.8	4.1	32.1	22.4	41.3
			2011	128	12.8	15.6	29.7	21.1	33.6
6	ЮТ	Заказник «Сойвинский», левый берег р. Сойва, окрестности пос. Нижняя Омра, разнотравный луг	2009	116	8.9	7.8	10.3	6.9	75.0
			2010	251	12.5	13.1	10.4	18.7	57.8
			2011	138	12.5	12.3	14.5	15.9	57.2

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

ЦП	Местонахождение		Год	Численность,* шт	Плотность ЦП, шт./м ²	Онтогенетический спектр ЦП, % (шт.)			
						<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
7	ЮТ	Заказник «Сойвинский», левый берег р. Омра (Ю склон), травянистый бечевник	2011	62	6.3	14.5	11.3	30.6	43.5
8	СТ	Заказник «Верхнецилемский», левый берег р. Цильма, 2 км выше устья р. Мутная, сырой заболоченный бечевник	2009	77	3.8	20.8	22.1	27.3	29.9
9	СТ	Заказник «Верхнецилемский», левый берег р. Мутная, 0.5 км выше устья, травянистый бечевник	2009	70	3.5	20.0	22.9	21.4	35.7
10	СУ	ПИБЗ, РР, правый берег р. Печора, 10 км на северо-восток от пос. Якша, окрестности Гусиного болота, сосняк чернично-зеленомошный	2002	93	1.9	14.0	34.0	18.0	34.0
11	СУ	ПИБЗ, РР, правый берег р. Печора, 16 км выше пос. Якша, травянистый бечевник	2005	229	5.7	27.9	21.0	18.8	32.3
12	СУ	ПИБЗ, РР, правый берег р. Печора, 8 км ниже пос. Якша, урочище «Малиновая Ластва», разнотравный луг	2005	134	2.7	8.2	24.6	34.3	32.8
13	СУ	ПИБЗ, РР, правый берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша, урочище «Перевалка», сосняк чернично-зеленомошный	2005	62	1.2	38.7	30.6	14.5	16.1
14	СУ	ПИБЗ, РР, правый берег р. Печора, у стационара на р. Гаревка, разнотравный луг	2002	141	2.8	4.5	12.5	7.0	76.0
15	СУ	ПИБЗ, РР, левый берег р. Большая Шайтановка, 20-й км от ее впадения в р. Печора, разнотравный луг	2005	124	2.5	42.7	23.4	11.3	22.6
16	СУ	ПИБЗ, РР, левый берег р. Илыч, в 1 км выше кордона Изпыред, травянистый бечевник	2003	150	3.0	24.0	28.0	14.7	33.3
17	СУ	ПИБЗ, РР, левый берег р. Илыч, устье р. Ыджыд-Ляга, разнотравный луг	2003	251	5.0	4.0	17.5	9.2	69.3
18	СУ	ПИБЗ, РР, левый берег р. Илыч, 200 м выше устья р. Ыджыд-Ляга, травянистый бечевник	2008	62	4.3	32.3	40.3	4.8	22.6

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

ЦП	Местонахождение		Год	Численность,* шт	Плотность ЦП, шт./м ²	Онтогенетический спектр ЦП, % (шт.)			
						<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
19	СУ	ПИБЗ, ПР, левый берег р. Илыч, 500 м выше устья р. Ыджыд-Ляга, злаково-разнотравный луг	2008	157	9.2	33.8	42.0	8.3	15.9
20	СУ	ПИБЗ, ПР, левый берег р. Илыч, 14 км выше устья р. Изпыредью, травянистый бечевник	2008	111	6.9	18.9	38.7	8.1	34.2
21	СУ	ПИБЗ, ПР, левый берег р. Илыч, 8 км ниже впадения р. Кожымью, травянистый бечевник	2003	207	6.9	22.7	51.1	13.0	13.0
22	СУ	ПИБЗ, ПР, р. Кожымью, 20-й км от ее впадения в р. Илыч, травянистый бечевник	2003	136	4.5	30.1	49.3	9.6	11.0
23	СУ	ПИБЗ, ГР, перевал через хр. Макариз (плато), горная луговина	2007	242	8.1	9.9	16.9	15.3	57.9
24	СУ	ПИБЗ, ГР, подгольцовый пояс, хр. Макариз, нижняя часть пологого склона восточной экспозиции к долине р. Кожымью, мелкотравная луговина	2007	337	11.2	8.6	27.0	14.8	49.6
25	СУ	ПИБЗ, ГР, перевал через хр. Макариз (плато), ключевое болото	2007	164	5.5	14.0	35.4	20.7	29.9
26	ПУ	Национальный парк «Югд ва», правый берег р. Щугор, урочище «Верхние Ворота», травянистый бечевник	2009	60	2.7	25.0	18.3	8.3	48.3
27	ПУ	Национальный парк «Югд ва», левый берег р. Щугор, урочище «Верхние Ворота», замоховельный травянистый склон	2009	123	6.1	29.3	18.7	19.5	32.5
28	ПУ	Национальный парк «Югд ва», бассейн р. Кожим, ивняк разнотравно-кустарничково-зеленомошный	2001	98	9.8	24.5	19.4	35.7	20.4

Примечание: * — дана численность особей на 5 трансектах (50 м²); ВМР — Вычегодско-Мезенская равнина, ЮТ — Южный Тиман, СТ — Средний Тиман, СУ — Северный Урал, ПУ — Приполярный Урал; ПИБЗ — Печоро-Илычский биосферный заповедник, ПР — равнинный ландшафтный район заповедника, ПР — предгорный, ГР — горный.

размещены в пределах ЦП неравномерно, при этом молодые растения иногда образуют небольшие скопления вокруг цветущих особей, что связано с преимущественным прорастанием молодых особей рядом с материнскими.

Все изученные ЦП вида в Республике Коми нормальные, полночленные. Онтогенетические спектры изученных ЦП несколько различаются (табл. 3). В ЦП *D. fuchsii* на Вычегодско-Мезенской равнине преобладают генеративные и взрослые вегетативные растения. Сходные онтогенетические спектры характерны для этого вида в Московской и Вологодской областях (Татаренко, 1996; Вахрамеева, 2000), а также в Прибайкалье (Виноградова, Цепляева, 1991). В ЦП с Южного Тимана максимум приходится на цветущие или иматурные растения. На Среднем Тимане спектры равномерные, почти с равным количеством всех онтогенетических групп. Наибольшее количество молодых растений (ювенильные и иматурные в сумме составляют более 45 %) отмечено на Северном и Приполярном Урале. Можно предположить, что при ухудшении условий для произрастания растений в ЦП этого вида увеличивается доля молодых особей, что может быть связано с задержкой в онтогенезе, обусловленной суровыми условиями существования.

В ЦП 6, 14 и 17, расположенных на разнотравных лугах, отмечено минимальное количество молодых растений (табл. 3), что считается критическим для орхидных. Это связано с сильным задержанием почвы, затрудняющим прорастание семян и вызывающим гибель проростков, и регулярным антропогенным влиянием на данные ЦП. ЦП 14 и 17 подвергаются ежегодному сенокосу, в результате чего семенное возобновление здесь ослаблено, так как повреждаются генеративные побеги орхидных в тот период, когда семена еще не созрели. ЦП 6 расположена около пос. Нижняя Омра, где также отмечены небольшое антропогенное влияние и частое повреждение генеративных побегов на стадии бутонизации ранними летними заморозками.

Онтогенетические спектры изученных ЦП вида изменяются и по годам (табл. 3). Так, на число генеративных растений влияют погодные условия в год заложения генеративных органов. В 2010 г. в ЦП 4 и 5 произошло увеличение количества цветущих растений, в 2011 г. их число снизилось. В ЦП 6 в 2010 г. количество генеративных особей снизилось, в 2011 г. — оставалось стабильным.

Средний онтогенетический спектр всех изученных ЦП *D. fuchsii* в Республике Коми оказался следующим: ювенильные растения — 18.5 %, иматурные — 27.2, взрослые вегетативные — 17.1, генеративные — 37.2 %. Он отличается от базового спектра этого вида (14 : 18 : 42 : 26 %) (Вахрамеева, 2006), меньшей долей взрослых вегетативных особей и несколько повышенной долей молодых растений.

Фенология. Начало вегетации *D. fuchsii* в Республике Коми приходится на середину мая, а к концу месяца происходит разворачивание листьев. Первая фаза бутонизации на юге региона отмечена в начале июня, вторая — во второй половине июня; на севере республики сроки этих фенологических дат несколько смещены. Начало цветения приходится на конец июня — начало июля. Полного цветения растения достигают к середине июля, в конце месяца начинается отцветание. В начале августа формируются плоды, они желтеют и высыпаются в середине августа.

В центральных областях России, по данным М. Г. Вахрамеевой (2000), сроки фенологических фаз этого вида отличаются от наблюдаемых в Республике Коми. Так, начало вегетации приходится на конец марта—начало апреля, в конце апреля—начале мая начинают разворачиваться листья, зацветают растения в середине июня, отцветают — в начале—середине июля. В Великобритании (Leeson et al., 1991) фенологические фазы *D. fuchsii* сдвинуты на еще более ранние сроки.

Таким образом, в Республике Коми вегетация особей вида проходит в более сжатые сроки, чем в более южных регионах. Кроме того, здесь существует вероят-

ность повреждения растений поздними весенними и ранними осенними заморозками, особенно в северных частях региона. Так, на Южном Тимане в 2010 г. во всех изученных ЦП отмечены поврежденные генеративные растения, их доля варьировала от 13 до 100 %.

Репродуктивная биология. *D. fuchsii* размножается семенным способом. Растения опыляются пчелами, шмелями и мухами посредством обманной аттракции (Summerhayes, 1951; Hazeldon et al., 1991). В природе вегетативное размножение у этого вида встречается крайне редко (Вахрамеева, 2000). Нами отмечены лишь два случая, когда у генеративных особей мы наблюдали по два молодых дочерних тубероида, которые образовывались при повреждении материнских растений.

Плод *D. fuchsii* — вытянутая коробочка, с многочисленными мельчайшими семенами. Длина коробочки варьирует от 6.6 до 12.5 мм (в среднем составляет 8.3—10.5 мм), ширина — от 2.5 до 5.2 мм (в среднем 3.2—3.6 мм). На юге региона (на Вычегодско-Мезенской равнине) коробочки несколько крупнее (9.2—10.5 мм дл.), чем на Южном Тимане (8.3—8.8 мм), где условия для произрастания растений менее благоприятные.

Процент плодообразования особей *D. fuchsii* в Республике Коми изменяется в значительных пределах — от 17.9 до 69.9 % (табл. 4), составляют в среднем 37.1 %. В центральных областях России этот показатель выше: в Московской обл., по данным разных исследователей, он составляет в среднем от 47.6 (Вахрамеева, 2000) до 57.4 % (Татаренко, 1996), в Тверской обл. — 80.5—93.4 % (Хомутовский, 2011). Процент плодообразования варьирует как в зависимости от условий конкретного местообитания, так и от года наблюдений. Наибольшая доля завязавшихся плодов (более 50 %) была отмечена нами в 2009 г. (табл. 4). Данный показатель зависит от эффективности опыления, обусловленной наличием подходящих опылителей и их активностью, связанной с погодными условиями.

Семена *D. fuchsii* — мелкие, продолговато-веретеновидной формы, светло-коричневые, практически лишены питательных веществ и состоят из семенной кожуры и зародыша (рис. 2, А). Длина семян у растений в Республике Коми варьирует от 0.4 до 1.0 мм (в среднем 0.62—0.89 мм), ширина — от 0.1 до 0.3 мм (0.17—0.20 мм). Длина зародыша составляет 0.19—0.23, ширина — 0.12—0.14 мм (табл. 5). Подобные размеры семян этого вида приведены для Европы (0.8—0.9 мм дл. и 0.15—0.2 мм шир.) (Atlas., 2007) и умеренной полосы России (0.98 мм дл. и 0.2 мм шир.) (Никишина и др., 2007). В Нижнем Новгороде, по данным А. И. Широкова с соавт. (2007), размеры семян этого вида в 1.5—2 раза меньше.

Размеры семян изменяются в зависимости от биотопа и года исследования (табл. 5). На Мезенско-Вычегодской равнине семена и цветки *D. fuchsii* несколько крупнее, чем у растений с Южного Тимана. Корреляции размеров семян с погодными условиями за два года изучения нами не выявлено. Так, в ЦП 3 в 2011 г. по сравнению с предыдущим годом размеры семян несколько увеличились, в ЦП 4 остались прежними, а в ЦП 5 и 7 уменьшились.

А. И. Широков с соавт. (2007) относит данный вид к растениям, образующим значительное (70—100 %) количество полноценных семян. В изученных нами ЦП их доля варьировала от 67.9 до 91.4 %. Неполноценными мы считали семена без зародыша, которые условно разделили на семена нормального размера (рис. 2, Б) и мелкие (рис. 2, В). Первые составляли в разных ЦП от 2.8 до 10 %, вторые — от 4.9 до 22.9 % (табл. 6). Рядом исследователей (Кучер, 1998; Андропова, 2003, 2011; Виноградова, Пегова, 2007, и др.) показано, что отсутствие сформированного зародыша в семени характерно для многих видов орхидных. Так, у *D. fuchsii* доля семян без зародыша доходит до 24 %, у *Corallorhiza trifida* — до 21.4, у *D. maculata* — до

ТАБЛИЦА 4
Семенная продуктивность *Dactyloctenium aegyptium* в Республике Коми

ЦП	Год	Среднее число цветков на побег, шт.	Доля завязавшихся плодов, %	Доля полюбенных семян, %	Число семян в одном плоде, шт.			Среднее число полюбенных семян в плоде, шт.	УПС	УРС	РС	Число генеративных побегов на 1 м ²	Урожай семян ЦП, шт./м ²
					среднее	min	max						
2	2011	22.7	24.2	67.9	2445.3	1857	3177	1660.4	55508.3	13433.0	9121.2	3.1	28275.7
3	2010	17.2	31.7	91.4	2608.8	1581	4303	2384.4	44871.4	14224.2	13000.7	—	—
	2011	22.0	37.0	75.5	3179.0	2089	4041	2400.1	69938.0	25877.1	19536.8	0.9	17583.1
4	2010	16.1	32.5	91.0	2206.7	1692	2207	2008.1	35527.9	11546.6	10507.4	1.8	18913.3
	2011	19.1	28.5	84.7	3019.0	1996	5349	2557.1	57662.9	16433.9	13919.6	3.3	45934.7
5	2009	15.5	55.0	88.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2010	16.5	17.9	83.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2011	18.6	22.5	81.9	2070.5	1695	2643	1695.7	38511.3	8665.0	7096.5	4.3	30514.9
6	2009	25.9	71.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2011	24.5	12.5	74.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	2009	17.0	69.9	82.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2010	15.5	42.2	82.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2011	20.5	37.1	84.8	2549.8	1876	3416	2162.2	52270.9	19392.5	16444.6	2.7	44400.4

Примечание: УПС — условно-потенциальная семенная продуктивность генеративного побега (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП)); УРС — условно-реальная семенная продуктивность генеративного побега (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100); РС — реальная семенная продуктивность генеративного побега (число полноценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодозавязываемости ЦП/100). Здесь и далее в табл. 5, 6 нумерация ценопопуляций (ЦП) та же, что и в табл. 3.

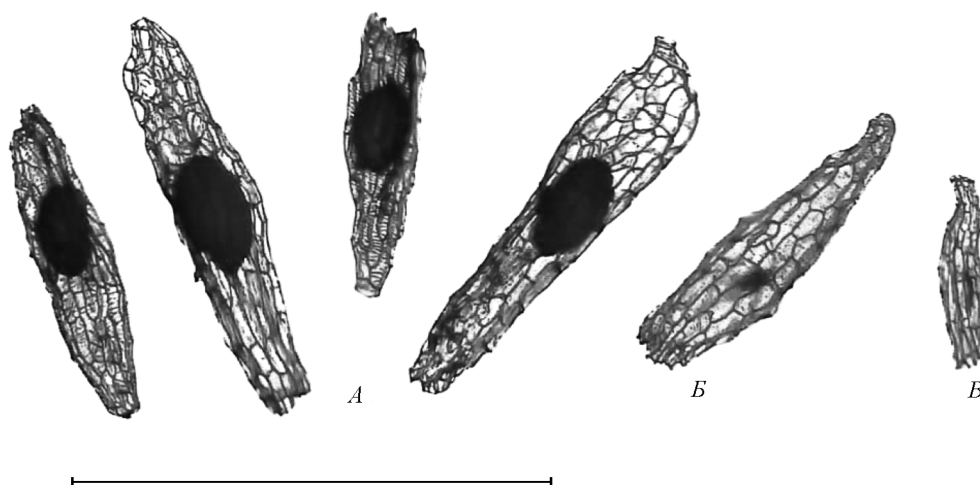


Рис. 2. Семена *Dactylorhiza fuchsii* в Республике Коми.

A — полноценные семена; B, B — неполноценные семена. Масштабная линейка — 1.0 мм.

ТАБЛИЦА 5

Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza fuchsii* в Республике Коми

ЦП	Год	Длина семени, мм	Ширина семени, мм	Длина зародыша, мм	Ширина зародыша, мм
2	2011	0.78 ± 0.1	0.17 ± 0.1	0.20 ± 0.1	0.12 ± 0.1
		(0.53—0.89)	(0.12—0.21)	(0.10—0.25)	(0.05—0.16)
3	2010	0.80 ± 0.1	0.19 ± 0.1	0.23 ± 0.1	0.14 ± 0.1
		(0.55—1.02)	(0.11—0.28)	(0.16—0.32)	(0.07—0.20)
4	2011	0.89 ± 0.1	0.20 ± 0.1	0.23 ± 0.1	0.14 ± 0.1
		(0.64—1.04)	(0.12—0.27)	(0.11—0.29)	(0.06—0.18)
	2010	0.70 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.20 ± 0.1	0.13 ± 0.1
		(0.51—0.84)	(0.12—0.22)	(0.13—0.29)	(0.06—0.17)
5	2011	0.70 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.22 ± 0.1	0.13 ± 0.1
		(0.43—0.96)	(0.13—0.24)	(0.14—0.27)	(0.09—0.17)
	2009	0.71 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.20 ± 0.1	0.12 ± 0.1
		(0.41—0.95)	(0.12—0.24)	(0.15—0.25)	(0.06—0.15)
6	2010	0.81 ± 0.1	0.19 ± 0.1	0.22 ± 0.1	0.14 ± 0.1
		(0.60—1.02)	(0.12—0.29)	(0.16—0.28)	(0.10—0.21)
	2011	0.72 ± 0.1	0.17 ± 0.1	0.23 ± 0.1	0.13 ± 0.1
7	2011	0.62 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.19 ± 0.1	0.12 ± 0.1
		(0.34—0.84)	(0.11—0.23)	(0.07—0.26)	(0.04—0.18)
	2010	0.74 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.22 ± 0.1	0.13 ± 0.1
7	2011	0.71 ± 0.1	0.17 ± 0.1	0.21 ± 0.1	0.12 ± 0.1
		(0.42—0.97)	(0.13—0.22)	(0.16—0.28)	(0.09—0.17)
		0.71 ± 0.1	0.17 ± 0.1	0.21 ± 0.1	0.12 ± 0.1
		(0.42—0.98)	(0.11—0.23)	(0.11—0.27)	(0.08—0.16)

Примечание: Приведены среднее значение и стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения признака (даны в скобках).

ТАБЛИЦА 6

Доля неполноценных семян *Dactylorhiza fuchsii* в различных ценопопуляциях Республики Коми

ЦП	Год	Общее число просмотренных семян, шт.	Доля семян без зародыша, %	
			нормального размера	мелкие
2	2011	529	9.3	22.9
3	2010	1415	3.7	4.9
4	2011	1199	10.0	14.5
	2010	2509	4.0	5.1
5	2011	1072	5.7	9.6
	2009	1681	3.5	8.3
	2010	1457	5.5	11.5
6	2011	1226	6.9	11.2
	2011	1100	9.8	15.6
7	2009	1045	6.5	10.9
	2010	1863	2.8	14.8
	2011	1745	8.5	6.7

80, у *D. incarnata* — до 73.2 % и т. д. Факторами, вызывающими неполноценность семян, являются недостаточность опыления, нехватка ресурсов, повреждение семян фитофагами и болезнями (Левина, 1981), а также летальные аномалии строения и развития зародышей (Андропова, 2011). Данный показатель изменялся как в пределах одной ЦП в разные годы изучения, так и между разными ЦП. Максимальное количество неполноценных семян отмечено в ЦП 2 — 32.1 %. В большинстве обследованных ЦП в 2010 г. было больше полноценных семян, чем в 2011 г.

В среднем в одной коробочке *D. fuchsii* в Республике Коми содержится 2597 семян (минимально — 1581, максимально — 5349 шт.) (табл. 4). Наименьшее среднее число семян на коробочку (2070.5 шт.) приходится на ЦП 5, которая характеризуется наиболее суровыми условиями и находится на склоне северной экспозиции на Южном Тимане, наибольшее (2608.8—3179 шт.) — на ЦП 3.

По данным R. Tourneau (1960), одна коробочка *D. fuchsii* содержит 3294 семян, а одно генеративное растение — более 56 тыс. шт. М. Г. Вахрамеевой (2000) приводится от 20 до 56 тыс. семян на одну особь.

Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100 % опыления цветков) вида в Республике Коми составляет 50613 шт. (35527.9—69938). Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности в исследованных ЦП ниже — 15653.2 шт. (8665—25877.1). Средний показатель реальной семенной продуктивности *D. fuchsii* в регионе составил 12803.8 шт. Данный показатель варьирует по годам, а также в зависимости от местообитания. Минимальный показатель отмечен для ЦП 5 (7096.5 шт.) и ЦП 2 (9121.2 шт.). В первом случае он объясняется низким числом завязавшихся плодов и минимальным количеством семян в коробочке, во втором — низкой долей полноценных семян. В 2011 г. данный показатель был несколько выше, чем в 2010 г.

Урожай семян (реальная семенная продуктивность на единицу площади) зависит от плотности генеративных растений на 1 м². В среднем урожай семян в ЦП *D. fuchsii* в Республике Коми составляет 30937 шт. на 1 м² (минимально — 17583.1 шт., максимально — 45934.7 шт.).

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику Института биологии Коми НЦ УрО РАН Л. В. Тетерюк за представленные образцы семян *Dactylorhiza fuchsii* s. l. из заказника «Сойвинский».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андропова Е. В. Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) in situ // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 63—71.
- Андропова Е. В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей: Матер. IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 16—26.
- Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 85—94.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. биол. и экол. 2009. Вып. 12. С. 76—83.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.
- Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55—86.
- Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1683—1695.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Ятрышники (пальчатокоренники) пятнистый и Фукса // Диагностики и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. С. 12—16.
- Виноградова И. О., Цепляева О. В. Некоторые особенности биологии и структуры ценопопуляций орхидных в Прибайкалье // Биол. науки. 1991. № 4. С. 69—76.
- Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Варьирование доли беззародышевых семян у некоторых бораельных орхидных на индивидуальном и популяционном уровнях // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1559—1568.
- Жирнова Т. В., Гайсина Р. К. Некоторые особенности онтогенеза *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 5. С. 73—77.
- Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов // Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценогических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Ивасенко Ж. В. Результаты изучения возрастной структуры и численности ценопопуляций пальчатокоренника Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druse) Soó) в Ленинградской области // Биол. вестн. 2003. Т. 7. № 1—2. С. 70—74.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.
- Кучер Е. Н. Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из родов *Dactylorhiza* Nevski и *Platanthera* Rich. и метод оценки эффективности опыления // Уч. зап. Симферопольского гос. ун-та. 1998. № 5(44). С. 18—24.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М., 1981. 96 с.
- Никишина Т. В., Попов А. С., Вахрамеева М. Г. и др. Криоконсервация семян орхидей // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2007. Вып. 4. № 8 (36). С. 38—43.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Заугольнова. М., 1986. 33 с.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. II. С. 20—40.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.
- Ходачек Е. А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 7. С. 995—1009.
- Ходачек Е. А. Популяционные и ценогические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 432—439.
- Хомутовский М. И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: Матер. IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 456—461.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова. М., 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др. М., 1977. 182 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. М., 1988. 131 с.

Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестн. Тверск. ун-та. Сер. биол. и экол. 2007. Вып. 4. № 8 (36). С. 205—208.

Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Vit Bojnansky, Agata Fargasova. 2007. 1046 p.

*Hazeldon E., Naisbitt T., Richards A. Differential pollination efficiency within a hybrid swarm between *Dactylorhiza purpurella* (T. and T. A. Stephenson) Soó and *D. fuchsii* (Druce) Soó // Watsonia. 1991. Vol. 18. N 4. P. 391—393.*

*Leeson E., Haynes C., Wells T. C. E. Studies of phenology and dry matter allocation on *Dactylorhiza fuchsii* // Population ecology of terrestrial orchids. Hague, 1991. P. 125—128.*

Summerhayes V. S. Wild orchids of Britain. London, 1951. 290 p.

*Tournay R. Orchidaceae Africanæ. III. Le nombre de graines d'une capsule d'*Eulophia horsfallii* // Bull. Jard. Bot. d'Etat (Belgium), 1960. 30. P. 407—410.*

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I. et al. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) Ruggell / Liechtenstein, 2008. 690 p.

SUMMARY

Studies of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó s. l. in 2002—2011 first allowed to describe its ontogenesis in the Komi Republic and clarify key features of ontogenetic stages. Morphological features of plants of the species are very variable that testifies to its high plasticity and adaptive capacity and explains its broad ecological amplitude as well as its wide spread in the region. *D. fuchsii* s. l. in the Komi Republic forms large and full-membered coenopopulations with predominance of immature and generative plants. The species is characterized by seed reproduction. The pollination effectiveness on the northern border of the range is low (37.1 %) but compensated for by high seed productivity. The capsule of *D. fuchsii* s. l. contains 2597 seeds in average, over 68 % of them being full featured. The average actual seed production is 12803.8 seeds per individual, the coenopopulation seed yield is 17.6—45.9 thousand seeds per m².

УДК 581.9 (470.54)

Бот. журн., 2013 г., т. 98, № 2

© А. С. Третьякова,¹ Е. А. Шурова²

ФЛОРА ГОРОДА ЕКАТЕРИНБУРГА

A. S. TRETYAKOVA, E. A. SHUROVA. THE FLORA OF YEKATERINBURG CITY

¹ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина
620083 Екатеринбург, ул. Мира, 19
Факс (343) 350-74-01

E-mail: Alyona.Tretyakova@usu.ru

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Факс (343) 210-38-53

E-mail: karta@ipae.uran.ru

Поступила 03.02.2012

Окончательный вариант получен 18.06.2012

Дана общая характеристика современной урбанofлоры Екатеринбурга, а также показаны особенности трех ее эколого-генетических фракций: индигенных (53 %), апофитных (20 %) и адвентивных (27 %) видов.

Ключевые слова: Средний Урал, Екатеринбург, урбанofлора, эколого-генетические фракции, адвентивные растения.