

УДК 581.4/581.5

ПОПУЛЯЦИЯ НАДБОРОДНИКА БЕЗЛИСТНОГО (*EPIROGIUM APHYLLUM* (F.W. SCHMIDT) SW., ORCHIDACEAE JUSS.) НА АРХИПЕЛАГЕ КЕМЬ-ЛУДЫ БЕЛОГО МОРЯ

Ю.О. Копылов-Гуськов, П.А. Волкова, А.Б. Шипунов,
Д.Ф. Лысков, П.Н. Петров

Надбородник безлистный (*Epirogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw.) — мико-гетеротрофная орхидея, ареал которой простирается от центральной Европы на западе до Тайваня на востоке (Chung, Tzeng, 2001) и от Кавказа на юге до Скандинавского полуострова на севере (Leeuwen, 1937). Несмотря на широкий ареал, надбородник считается чрезвычайно редким видом (Красная Книга СССР, 1985). Большую часть жизни надбородник существует в виде подземного корневища, на поверхности появляются только цветonoсные побеги (Александров и др., 2004). Популяции надбородника в большинстве своем малочисленны и нестабильны. Надбородник цветет, как правило, не ежегодно, и после отцветания растение может не проявлять своего присутствия на протяжении многих лет (Аверьянов, 1988). Наибольшее число генеративных побегов надбородника появляется в относительно теплые и сухие годы (Александров и др., 2004). Цветonoсные побеги разлагаются после нескольких недель своего существования (Chung, Tzeng, 2001). Прочие аспекты биологии надбородника остаются неизвестными.

Морфологию надбородника описал достаточно подробно еще в середине XIX в. P. Rohrbach (1866). Впоследствии это описание дополнялось публикациями других авторов, из которых особенно значительный вклад внес P. Vermeulen (1965). Некоторые сведения могут быть также почерпнуты из статей, посвященных близкому тропическому виду надбородника *E. roseum* (D. Don) Lindley, который отличается от *E. aphyllum* более крупными размерами (Leeuwen, 1937; Jones, 1985).

Размножение надбородника безлистного изучено далеко не окончательно. Считается, что основным образом он размножается вегетативным путем (Красная Книга СССР, 1985; Александров и др., 2004). В то же время, по данным некоторых авторов, после образования цветonoса корневище быстро отмирает (Александров и др., 2004). Считается, что цветки надбородника оплодотворяются очень редко, а семена вызревают еще реже (Красная Книга СССР, 1985; Александров и др., 2004). Самоопыление у *E. aphyllum* P. Rohrbach (1866) считает невозможным, хотя оно отмечено у близкого вида *E. roseum* (Jones, 1985). В цветках *E. aphyllum* содержится большое количество нектара (Кернер

фон Марилаун, 1906). Сложно устроенный цветок требует, по-видимому, специфических опылителей. P. Rohrbach (1866) и А. Кернер фон Марилаун (1906) наблюдали, как шмель *Bombus lucorum* посещал цветки надбородника, при этом перенос пыльцы не был отмечен.

Популяция надбородника на острове Большой Асафьев (иначе называемом Асафий) архипелага Кемь-Луды Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1) была впервые обнаружена Н.Е. Богдановой и В.Н. Веховым в 1962 г. (Богданова, Вехов, 1969).

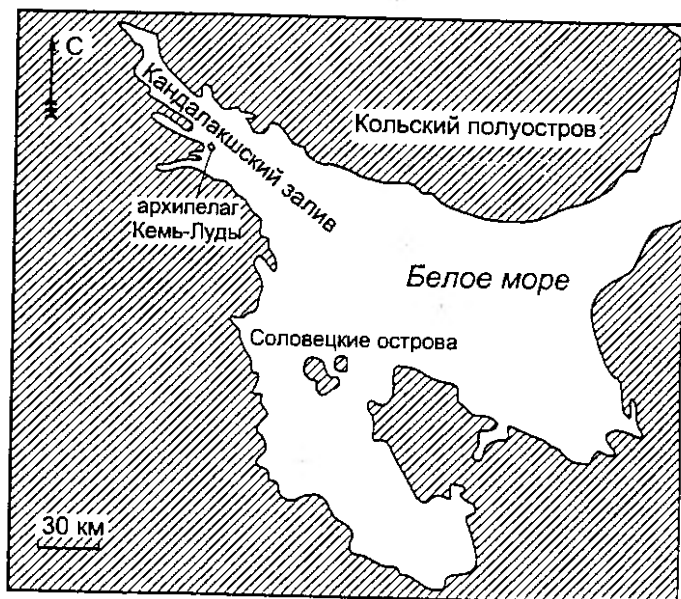


Рис. 1. Местоположение района исследований

При повторных поисках популяцию обнаружить не удалось (Воробьева, Петров, 1993). В 2001 г. надбородник был вновь найден на острове Большой Асафьев участниками Беломорской экспедиции Московской гимназии на Юго-Западе (Сухов, 2001). Эта популяция отличается от других известных нам своей стабильностью (растения цвели ежегодно с 2001 по 2005 г.) и большой численностью (Волкова и др., 2004), что послужило причиной выбора ее для исследования неизвестных до сих пор аспектов биологии и морфологии надбородника безлистного.

В течение четырех лет (с 2001 по 2004 г.) мы подсчитывали число цветonoсных побегов в популяции.

В 2003 и 2004 гг. растения надбородника были зартированы. Картирование проводили методом измерения азимута от растения на два репера на местности. Этот метод позволяет свести к минимуму повреждения растительного покрова при картировании и нанести растения на схему с ошибкой, не превышающей 10% расстояния от растения до репера (Говорухин и др., 1980); т.е. не более 2 м в нашем случае. Побеги отмечались на схеме отдельно, если расстояние между ними превышало 1 м.

В первой декаде августа 2005 г. мы измерили высоту 50 случайно выбранных цветочных побегов и подсчитали число цветков на них; отметили виды сосудистых растений, произрастающих в непосредственной близости (на расстоянии менее 10 см) от измеренных цветочных побегов. Кроме того, было составлено морфологическое описание надбородника безлистного. В это же время (с 9 по 11 августа) были организованы наблюдения за несколькими цветущими растениями для выявления потенциальных опылителей. Мы наблюдали за одиночным цветочным побегом и за двумя группами побегов разной плотности (3 шт/м² и 9 шт/м²) с расстояния 1–1,5 м от соцветия. Всего проведено 5 сеансов непрерывных наблюдений общей продолжительностью 20 часов: два сеанса в первой половине дня (с 9:30 до 13:30), два сеанса во второй половине дня (с 15:30 до 20:30) и один сеанс ночью (с 00:00 до 02:00). Ночью наблюдения проводили с искусственной подсветкой карманным электрическим фонарем. Мы фиксировали время, когда насекомое посетило надбородник, отмечали отряд насекомого, его приблизительный размер и сколько времени насекомое провело на надбороднике; отмечали, на какое растение перелетело насекомое, после этого по возможности отлавливали насекомое сачком и определяли его более подробно по определителям (Горностаев, 1999; Определитель насекомых европейской части СССР, 1948).

В работе были использованы данные о метеорологических условиях за годы наблюдений по метеостанции "Кандалакша" (Архив погодных условий, 2005). Статистическая обработка данных была проведена в статистической среде R (R Development Core Team, 2004).

Морфологическое описание

Описание составлено как по литературным данным, так и по данным наших наблюдений в 2001–2005 гг.

Цветочные побеги надбородника безлистного имеют высоту (5)10–20(30) см (Красная Книга СССР, 1985; Chung, Tzeng, 2001; Александров и др., 2004). Растение полностью лишено хлорофилла. Стебель цветочных побегов безлистный, полупрозрачный, палевого цвета. На стебле заметны несколько чешуевидных влагалищ редуцированных листьев. По нашим наблюдениям, подземная часть растения расположена в пределах разлагающегося опада лиственных пород деревьев. Корневище разветвлено в одной плоскости, при этом его толщина примерно равна толщине надземной части стебля. В корневище есть клетки с микоризными грибами (Leeuwen, 1937; Jones, 1985). Известно, что

другие бесхлорофилльные орхидеи (например, *Corallorhiza trifida*), используют подобные грибы для того, чтобы получать органику от фотосинтезирующих растений (McKendrick et al., 2000), но в отношении надбородника таких исследований не проводилось.

Цветки надбородника довольно крупные (1,5 см от кончика гиностемия до цветоножки), располагаются по (1)2–4(8) в соцветии (Красная Книга СССР, 1985; Александров и др., 2004). По нашим наблюдениям, высота цветочных побегов варьирует от 5,5 до 30 см (в среднем 16 см); число цветков на цветочном побеге колеблется от одного до четырех, чаще всего встречается по два цветка на побеге. Цветоножка изогнута, поэтому цветки направлены вниз. В экспериментах А. Кернера фон Марилауна (1906) цветки после того как их переворачивали на 180°, в течение 24 часов возвращались в нормальное положение. Губа цветка трехлопастная, направлена вверх, довольно крупная и окрашена в светло-розовые тона с пурпурным точечным рисунком, на ней виден жидкостный блеск (рис. 2). На краевых участках внутренней стороны поперечного среза губы видны несколько разветвленных выростов, вершины которых составлены клетками с секреторной активностью (Rohrbach, 1866). P. Rohrbach, описавший

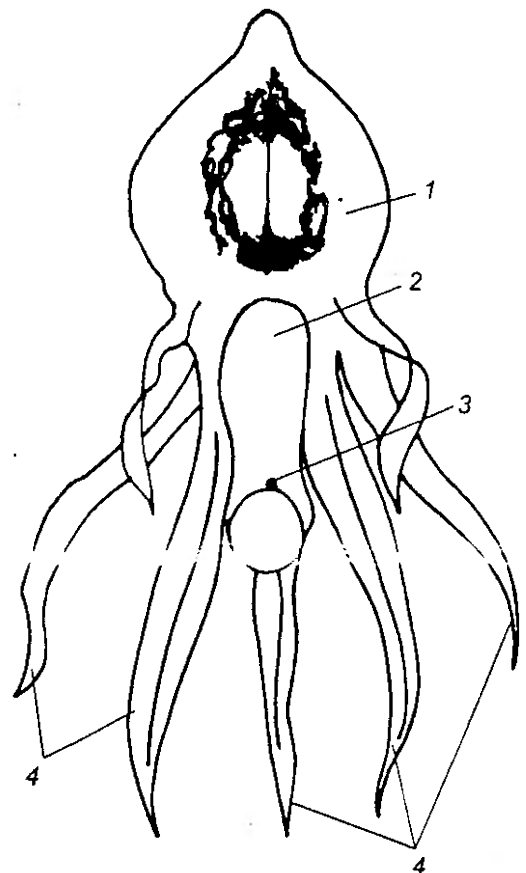


Рис. 2. Цветок надбородника безлистного.

1 — губа; 2 — гиностемий; 3 — клейкое основание поллиней; 4 — другие лепестки

эти клетки, затруднялся назвать выделяемые ими вещества. Для уверенного определения химической природы этих веществ необходимо провести гистохимические реакции *in vivo*. По отсутствию достаточно мощных проводящих пучков вблизи от выростов и рыхлой ткани, слагающей губу, можно предположить, что эти клетки выделяют слизеподобные вещества (М.Р. Леонтьева, личное сообщ.). Остальные пять лепестков желтоватые и узколанцетные; имеют одну жилку (Chung, Tzeng, 2001). Эти лепестки располагаются по бокам и в нижней части цветка. Гиностемий слегка изогнут. На нем так же, как и на губе, заметен жидкостный блеск. На верхней стороне гиностемия возле самого рыльца имеется светлое пятно — клеящее основание ножки поллиниев (Кернер фон Марилаун, 1906).

Результаты исследований популяции

Исследуемая популяция надбородника находилась в сыром разнотравном березняке с осинной, примесью рябины и кустарниковых ив с преобладанием в травяном ярусе *Athyrium filix-femina*, *Cirsium heterophyllum* и *Geranium sylvaticum*. В непосредственной близости от цветоносных побегов надбородника обычно произрастали *Gymnocarpium dryopteris*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Rubus saxatilis* и *Geranium sylvaticum*. Численность надземной части популяции увеличилась в 2002 г. по сравнению с 2001 г. и достигла максимума в 2003 г. (табл. 1, рис. 3). В 2004 г. (по сравнению с 2003 г.) наблюдалось небольшое уменьшение общего числа генеративных побегов (табл. 1, рис. 3) на фоне расширения площади их распространения в северо-восточном направлении (рис. 4) примерно вдвое (с 50 до 100 м²). В результате повторного картирования надземных побегов выяснилось также, что их местоположение в 2003 г. и в 2004 г. различно (рис. 4).

Таблица 1

Численность надземной части популяции надбородника в 2003 и 2004 гг.

Группа побегов (согласно рис. 4)	Число генеративных побегов в группе	
	2003 г.	2004 г.
1	10	12
2	4	19
3	2	2
4	63	14
5	1	12
6	1	48
7	70	6

Анализ метеорологических данных (Архив погодных условий, 2005) показал, что 2003 г. отличался от 2002 и 2004 гг. более высокими средни-

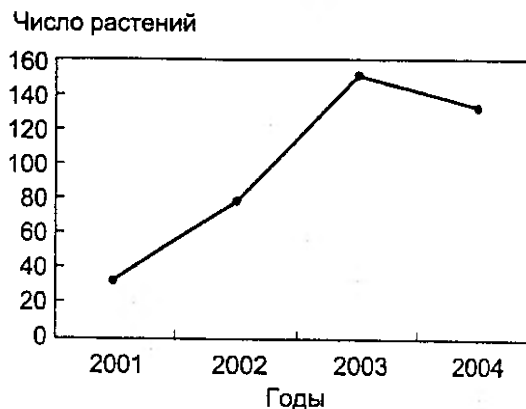


Рис. 3. Изменение числа генеративных побегов надбородника по годам

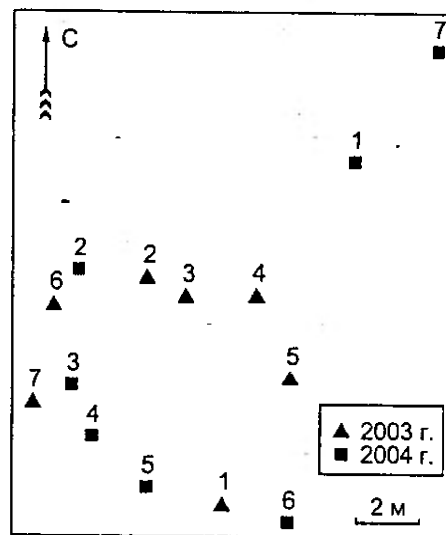


Рис. 4. Схема размещения надземной части популяции *Epipogium aphyllum* на острове Большой Асафьев архипелага Кемь-Лузы. Нумерация групп цветоносных побегов соответствует табл. 1

ми температурами марта, мая и августа, а также меньшими значениями относительной влажности воздуха в апреле и июне (рис. 5).

По нашим наблюдениям, цветки посещали исключительно двукрылые насекомые (табл. 2). В большинстве случаев (60% от общего числа посетивших цветки насекомых) надбородник посещали насекомые длиной около 1 см. Другие насекомые (40%) были длиной до 1,5 см. Обычно насекомые проводили на надбороднике менее 10 сек, но иногда оставались на растении до 2 мин и более (рис. 6, а). Интенсивность посещения надбородника насекомыми зависит от плотности расположения генеративных побегов. Чаще всего посещалась плотная группа побегов (63% от общего числа посещений), чуть реже — диффузное скопление побегов (37%), а одиночный побег посещался в наименьшем числе случаев (10%). Число посещений надбородника насекомыми в первую и во вторую половину дня примерно одинаково (53 и 47% от общего числа

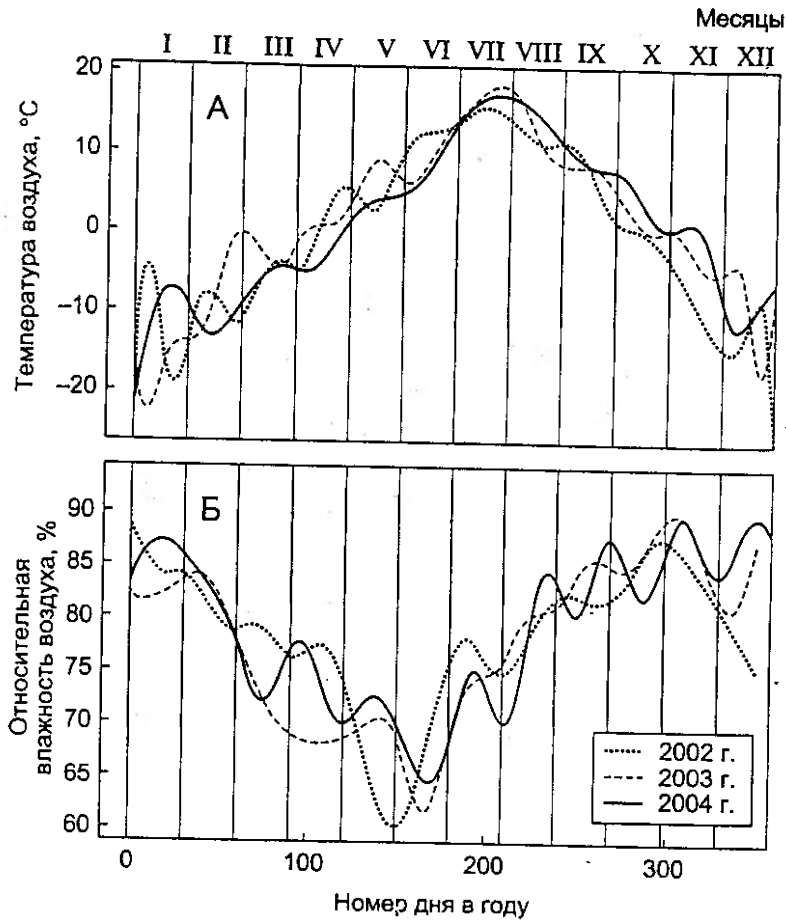


Рис. 5. Изменение погодных условий в течение года

посещений соответственно). Ночью посещения не зафиксированы.

Посещая надбородник, насекомые обычно садятся на яркоокрашенную и блестящую сторону губы и активно ползают по ней, "слизывая" с нее нектар, реже зависают в воздухе перед цветком или

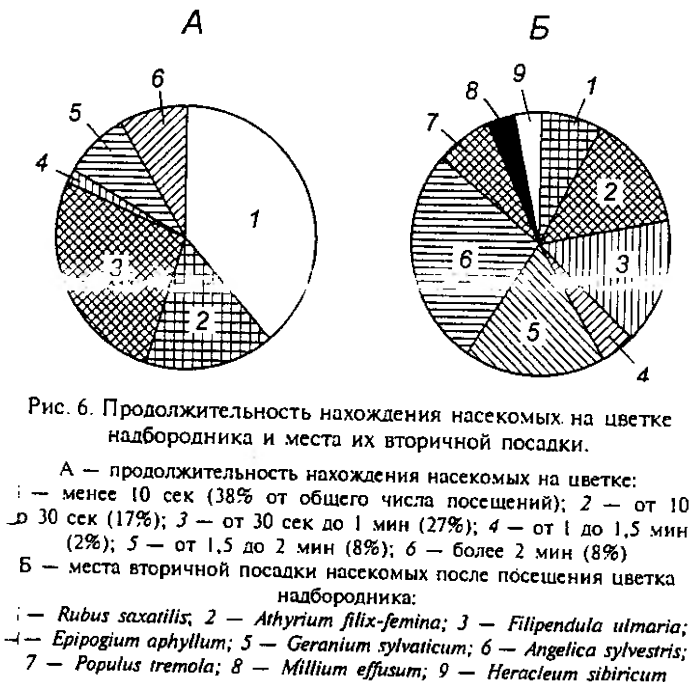


Рис. 6. Продолжительность нахождения насекомых на цветке надбородника и места их вторичной посадки.

А — продолжительность нахождения насекомых на цветке:
1 — менее 10 сек (38% от общего числа посещений); 2 — от 10 до 30 сек (17%); 3 — от 30 сек до 1 мин (27%); 4 — от 1 до 1,5 мин (2%); 5 — от 1,5 до 2 мин (8%); 6 — более 2 мин (8%)
Б — места вторичной посадки насекомых после посещения цветка надбородника:
1 — *Rubus saxatilis*; 2 — *Athyrium filix-femina*; 3 — *Filipendula ulmaria*;
4 — *Epipogium aphyllum*; 5 — *Geranium sylvaticum*; 6 — *Angelica sylvestris*;
7 — *Populus tremola*; 8 — *Millium effusum*; 9 — *Heracleum sibiricum*

садятся на стебель и ползают по нему. Насекомые, севшие на цветок, взлетают чаще с гиностемия, сползая на него с губы, или реже взлетают с самой губы (рис. 2).

После посещения надбородника насекомые в основном перелетали на *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria* и *Athyrium filix-femina* (рис. 6, Б). Обработка полученных данных (тест хи-квадрат) показала, что насекомые перелетают с надбородника на соседние растения случайно ($p = 0,15$).

Результаты морфометрии надбородника безлистного согласуются с литературными данными (Красная книга СССР, 1985; Chung, Tzeng, 2001; Александров и др., 2004), а в некоторых случаях позволяют их дополнить.

Колебания численности надземных побегов находятся, по нашему мнению, в рамках естественных пределов и свидетельствуют о хорошем состоянии популяции. Наибольшая численность генеративных побегов (151 цветоносный побег) наблюдалась в 2003 г., отдельные месяцы которого были более сухими и теплыми, чем в 2002 и 2004 гг. Это подтверждает литературные данные о связи погодных условий и численности надземных побегов надбородника (Александров и др., 2004). Наблюдавшиеся изменения численности позволяют предположить либо активное вегетативное или генеративное размножение, либо значительный "запас" нецветущих растений в почве. О подобном "запасе" свидетельствуют также изменения в расположении генеративных побегов в 2003—2004 гг.

Таблица 2

Частота посещения цветков надбородника насекомыми разных семейств отряда Diptera

Семейство	Частота посещений: число посещений (доля от общего числа посещений, %)	
Syrphidae	<i>Vaccha elongata</i> (Fabricius, 1775) <i>Cheilosia</i> sp. Не определено до рода	2 (4) 1 (2) 14 (24)
Anthomyiidae		3 (5)
Muscidae		3 (5)
Lauxaniidae	самка <i>Meiosimyza decipiens</i> (Loew, 1847) или <i>M. laeta</i> (Zetterstedt, 1847)	2 (4)
Culicidae		1 (2)
Sphaeroceridae		1 (2)
Не определено до семейства		30 (52)

Наши наблюдения показали, что цветки надбородника имеют нектар, что подтверждает данные А. Кернера фон Марилауна (1906). Этот факт говорит в пользу опыления насекомыми и согласуется с мнением, которое ранее высказал Р. Rohrbach (1866). Наши эксперименты показали, что поллинии могут быть отделены от цветка только при движении инородного тела сверху вниз. Такое движение насекомые могли бы совершить, переходя на гиностемий с губы. В то же время нами не было зафиксировано ни одного случая взятия насекомыми поллиниев. Это, вероятно, связано с тем, что насекомые улетали, не достигая клеящего основания поллиниев на гиностемии. Днем в пределах популяции надбородника летало множество шмелей, но ни один из них не пытался сесть на цветок надбородника. Р. Rohrbach (1866), напротив, наблюдал посещение надбородника шмелями. Возможно, потенциальные опылители надбородника отсутствовали среди насекомых, посетивших это растение во время наших наблюдений. Это предположение подтверждается и случайным выбором вида растения, на которое перелетали насекомые после посещения надбородника. Интересным представляется наличие завязавшихся семян во вскрытой нами в начале августа 2004 г. завязи надбородника, в связи с чем необходимо предположить или наличие опылителей в районе исследований, или возможность само-

опыления надбородника. Вопрос о вызревании семян и их прорастании по-прежнему остается открытым.

Наблюдения за посещением надбородника насекомыми позволяют предположить, что эта орхидея использует визуальный или химический способ аттракции. В пользу этого свидетельствует связь частоты посещения надбородника насекомыми с плотностью произрастания цветочных побегов и посещение надбородника насекомыми только в светлое время суток.

Полевые исследования проводились под руководством С.М. Глаголева в рамках Беломорской экспедиции Московской гимназии на Юго-Западе (№ 1543). Исследования велись в рамках договора о сотрудничестве с Кандалакшским государственным природным заповедником, заключенного при содействии заместителя директора по научно-исследовательской работе А.С. Корякина. Мы благодарим А.Н. Квашенко за рисунок цветка надбородника, Е.В. Елисееву и Д.А. Чудаева за помощь на полевом этапе исследования, С.А. Брискер и Е.А. Костереву за помощь в работе с собранным материалом по насекомым, Г.В. Фарафонову и А.И. Шаталкину за помощь в определении насекомых, К.А. Астафьева за изготовление срезов губы цветка, В.Р. Филина и М.Р. Леонтьеву за консультации по морфологии и анатомии объекта исследований, Т.Н. Виноградову за продуктивное обсуждение работы, а также В.Я. Бергера и В.И. Люляева за помощь в решении транспортных проблем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Г., Зайцева И., Кобяков К. Редкие растения Мурманской области. Апатиты. 2004. 162 с.
- Аверьянов Л.В. Надбородник безлистный // Красная Книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.
- Архив погодных условий [Электронный ресурс]. 2005. Режим доступа: <http://meteo.infospace.ru>
- Богданова Н.Е., Вехов В.Н. Флора сосудистых растений Кемь-Лудского архипелага // Тр. Кандалакшского юс. зап-ка. 1969. Вып. 7. С. 3—59.
- Волкова П.А., Сухов С.В., Сухова Д.В., Шипунов А.Б. Состояние популяции *Epipogium aphyllum* на острове Юльшой Асафьев (Кемьлудский архипелаг) // Корякин А.С. (ред.) Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2004 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т. 1 (Летопись природы Кандалакшского заповедника, 2004).
- Воробьева Е., Панарин А. Надбородник безлистный и дремлик темно-красный — особо редкие орхидные Кандалакшского заповедника // Растения Красных Книг в заповедниках России: сборник научных трудов. 1993. С. 38—40.
- Говорухин А.М., Куприн А.М., Коваленко А.Н., Гамез М.В. Справочник по военной топографии. М. 1980. 32 с.
- Горностаев Г.Н. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М. 1999. 176 с.
- Кернер фон Марилаун А. Жизнь растений. 5-е изд. СПб. Т. 2. 1906. 838 с.
- Красная Книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений: В 2 т. Т. 2: Растения, грибы и лишайники / Главная ред. коллегия: А.М. Бородин, А.Г. Банников, В.Е. Соколов и др. М., 1985. 480 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР / Ред. Тарбинский С.П., Плавильщиков Н.Н. М.: Л. 1948. 1128 с.
- Сухов С. Находка *Epipogium aphyllum* на острове Б. Асафьев // Материалы Беломорской экспедиции. Вып. 1 [Электронный ресурс]. 2001. Режим доступа: <http://herba.msu.ru/belomor/flora/ep-find.htm>
- Chung S.W., Tzeng Y.D. *Epipogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. (Orchidaceae), a new addition to the flora of Taiwan // *Taiwan Journal for Science*. 2001. Vol. 16, N 4. P. 317—320.
- Jones D. The self-pollination of *Epipogium roseum* (D. Don) Lindley // *Orchadian*. 1985. Vol. 4, N 8. P. 91—92.
- Leeuwen W.M. The biology of *Epipogium roseum* // *Blumea*. Suppl. 1. 1937. Vol. 29, N 6. P. 57—67.
- McKendrick S., Leake J., Read D. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections // *New Phytol.* 2000. Vol. 145. P. 539—548.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2004.

Rohrbach P. Über die Blütenbau und die Befruchtung von *Epipogium gmelini*. Göttingen. 1866.

Vermeulen P. The place of *Epipogium aphyllum* in the system of Orchidales // Acta Bot. Neerl. 1965. Vol. 14, N 2. P. 230–241.

Московская гимназия на Юго-Западе № 1543.
e-mail: darsi62@mail.ru.
Биологический факультет МГУ.
e-mail: avolkov@orc.ru
College of Natural Resources, P.O. Box 441133,
University of Idaho, shipunov@uidaho.edu

Поступила в редакцию
27.04.06

POPULATION OF *EPIPOGIUM APHYLLUM* (F.W. SCHMIDT) SW.
(ORCHIDACEAE JUSS.) ON THE KEM'-LUDSKIJ ARCHIPELAGO
(WHITE SEA)

Yu. O. Kopylov-Gus'kov, P. A. Volková, A. B. Shipunov,
D. F. Lyskov, P. N. Petrov

Summary

We studied the morphology and biology of the rare and endangered saprotrophic orchid *Epipogium aphyllum* on the Bol'shoj Asaf'ev island (Gulf of Kandalaksha, White Sea) in 2001–2005. Maximum size of aboveground part of the population (151 generative shoots) was observed in 2003; some months were drier and warmer that year than in 2002 and 2004. Changes in abundance and allocation of generative shoots in 2003–2004 suggest either intensive reproduction or considerable amount of non-flowering plants in the soil. We have not observed the taking-away of pollinia by insects during 20 hours of observations on three groups of generative shoots. It is possible that potential pollinators of *Epipogium* were absent among the insects that visited the plants during our observations.