

СИСТЕМАТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ
МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

УДК 582.594.2(470.62)

DOI: 10.14258/pbssm.2019015

**Динамика популяций, распространение и особенности биологии
Dactylorhiza urvilleana (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье**
**Population dynamics, distribution and biology features of *Dactylorhiza*
urvilleana (Orchidaceae) in the Sochi Black Sea region**

Аверьянова Е. А.

Averyanova E. A.

Сочинский институт Российского университета дружбы народов, г. Сочи, Россия. E-mail: averianova.ea@rudn-sochi.ru

Sochi Institute of the Russian Peoples' Friendship University, Sochi, Russia. E-mail: averianova.ea@rudn-sochi.ru

Реферат. *Dactylorhiza urvilleana* широко распространён в Сочинском Причерноморье. Встречается во влажных тенистых лесах колхидского типа. Период весенне-летней вегетации длится около пяти месяцев. Возрастные спектры различных популяций полночленные, одновершинные, с максимумом генеративных особей. Представлена динамика возрастного состава четырёх популяций. Морфометрические данные варьируют широко, как и рисунок губы цветка. Процент завязывания семян варьирует от 24 до 38, число семян в одном плоде $4711,53 \pm 53,93$, реальная семенная продуктивность низкая, семена имеют размеры $1285,99 \pm 38,37 \times 277,93 \pm 7,60$ мкм.

Ключевые слова. Биология, возрастная структура популяций, морфология, наземные орхидеи, распространение, семенная продуктивность, Сочинское Причерноморье.

Summary. *Dactylorhiza urvilleana* is widely distributed in Sochi Black Sea region. Occurs in the wet shady forests of the Colchian type. The period of spring-summer vegetation lasts up to 5 months. The age spectra of different populations are full-term, single-vertex, with a maximum of generative individuals. The dynamics of the age composition of four populations is presented. Morphometric data vary widely, as does the flower lip drawing. The percentage of fruit setting varies from 24 to 38, the number of seeds in one fruit is $4711,53 \pm 53,93$, the actual seed production is low, seeds with medium sizes $1285,99 \pm 38,37 \times 277,93 \pm 7,60$ um.

Key words. Age structure of populations, biology, *Dactylorhiza urvilleana*, distribution, morphology, Orchidaceae, terrestrial orchids, seed productivity, Sochi Black Sea region.

Исследования в области распространения и биологии редких и исчезающих видов растений не потеряют своей актуальности до тех пор, пока сохранение биоразнообразия живого нашей планеты остаётся приоритетным. Интересным сочетанием широчайшего распространения, уязвимости и устойчивости можно охарактеризовать семейство Orchidaceae Juss., представленное в Сочинском Причерноморье почти полусотней видов. Одним из представителей лесной группы орхидей является *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) N. Baumann et Kunkele, включённый в Красные книги всех рангов нашей страны и списки охраняемых растений за рубежом.

Изучение вида проводили в низкогорных районах Адлерского, Хостинского, Центрального районов агломерации город-курорт Сочи, в зелёной зоне города, в окрестностях посёлков в 2014–2018 гг. Исследования распространения и численности, фенологии проводили маршрутным методом и на постоянных пробных площадках по методикам Л. В. Денисовой, С. В. Никитиной, Л. Б. Заугольной (1986). Выделение онтогенетических состояний проводили по Ю. А. Злобину (1989). Выяснение уровня семенной продуктивности проводили согласно работам И. В. Блиновой, Р. Е. Левиной и Е. А. Ходачек (Левина, 1981; Ходачек, 2007; Блинова, 2009). Плоды собирали в трёх популяциях, подсчитаны

семена в 15 плодах в период полного созревания, определён процент семян беззародышевых либо с недоразвитыми семенами в выборках не менее чем из 500 шт. для нескольких популяций. Определяли условно–потенциальную (УПСП), условно–реальную (УРСП) и реальную семенную продуктивность (РСП) вида. Подсчёт семян проводили по сканам в программе ImageJ, с контролем результата частичным прямым подсчётом в программе Paint. Изучение морфологии семян проводили под микроскопом Биолам с камерой Levenhuk–800 по методикам Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980). Измерения семян проводили в программе TourView, обработку результатов провели в программе Libre–Office–Calc.

Названия представителей родов *Anacamptis* и *Orchis* s. str. даны по обзору В. В. Куропаткина и П. Г. Ефимова (2014); название вида *Serapias feldwegiana* – по П. Дельфоржу (Delforge, 2006); остальные – по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

Dactylorhiza urvilleana имеет кавказский ареал, охватывающий сев.-вост. Турцию, сев.-зап. Иран, юг России, Азербайджан, Армению и Грузию. В России распространён в Краснодарском и Ставропольском краях, республиках Дагестан, Ингушетия, Чеченская, Сев. Осетия–Алания, Кабардино–Балкарская, Карачаево–Черкесская, Адыгея (Вахрамеева и др., 2014).

В Сочинском Причерноморье вид распространён достаточно широко, что подтверждается как литературными данными, так и нашими встречами. По данным И. Н. Тимухина (2002), вид произрастает в Тисо–самшитовой роще, окр. пп. Детляжка, Уч–Дере, по берегам рр. Цусхвандж, Сочи (Ажек), З. Дагомыс, Псезуапсе, Кудепста, Мзымта, Псоу, в окр. панс. Шексна, на г. Ахун, Айбга. В Красной книге Краснодарского края (Литвинская, Перебора, 2017) указаны также окр. пп. Агой, Агуй–Шапсуг, панс. Белые Ночи, есть сведения (Шершнёв А. В., личн. сообщ., 2018) о произрастании в окр. п. Лазаревское. По нашим данным, *D. urvilleana* встречается по рр. Псоу, Мзымта, Кудепста, В. и З. Хоста, Мацеста, Кутарка, Хобза, на г. М. Ахун, в парке «Дендрарий Сочи» (Солтани, 2015). В наших исследованиях вид изучали в 16 локусах в низкогорье на территории Большого Сочи (Сочинское Причерноморье), численность в которых от двух десятков до трёх сотен особей в каждом; плотность обычно невысока, наибольшая – 11 особей на 1 м². В целом численность оказывается довольно стабильной, с небольшими колебаниями по годам.

Местонахождения представлены в основном лесными фитоценозами. В отличие от Северного Кавказа, где этот вид нередок в луговых сообществах (Литвинская, Перебора, 2017), здесь, как правило, пальчатокоренник Дюрвилля встречается только по сырым местам в лесу, очень редко среди густых кустарников на опушке леса. Таким образом, *D. urvilleana* не покидает лесную экологическую группу.

Обследовали четыре локуса популяций *D. urvilleana*: локус 1 – окр. пос. Воронцовка, локус 2 – заброшенный сад в верховьях р. В. Хоста, локус 3 – окр. пос. Красная Воля, локус 4 – окр. пос. Хлебороб Адлерского района.

Локус 1: грабовый лес с примесью *Quercus iberica* Steven, *Fagus orientalis* Lipsky, *Fraxinus excelsior* L. с сомкнутостью крон 0,9, во втором ярусе пятнами *Buxus colchica* Pojark. (практически погибший), *Carpinus orientalis* Mill., редко *Acer laetum* C. A. Mey., *Crataegus pentagyna* Waldst. & Kit., кустарниковый ярус представлен плотными куртинами *Rhododendron luteum* Sweet, единично *Hypericum calycinum* L., *Rubus anatolicus* Focke, *Ruscus aculeatus* L., из лиан отмечены *Hedera colchica* K. Koch, *Smilax excelsa* L., *Tamus communis* L. и *Periploca graeca* L., в травяном ярусе покрытие от 10 до 30 %, в равных пропорциях представлены *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P. Beauv., *Viola odorata* L., *Paris incompleta* M. Bieb., *Colchicum umbrosum* Steven, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Sanicula europaea* L., *Primula sibthorpii* Hoffmanns., *Prunella vulgaris* L., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don f., *Duchesnea indica* (Andrews) Focke, реже *Ophioglossum vulgatum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Phytolacca americana* L., *Carex* sp. Почва светло-бурая лесная, подстилка слабо выражена, местами есть моховое покрытие.

Локус 2: заброшенный сад с *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Prunus avium* L., *Corylus avellana* L., *Juglans regia* L., *C. pentagyna*., с порослью *F. orientalis*, *C. caucasica* Grossh., сомкнутость крон 0,9, покрытие травяного яруса 10 %, в нём *O. undulatifolius*, *Paspalum dilatatum* Poir., *P. vulgaris*, *Glechoma hederacea* L., *Ajuga reptans* L. и др., по почве местами *Neckera crispa* Hedw.

Локус 3: грабово-буковый лес, сомкнутость крон 0,9–0,95, видовой состав травяного яруса аналогичен локусу 1, покрытие не более 15 %.

Локус 4: грабово-тисовый лес с примесью *F. orientalis*, *Tilia caucasica* Rupr., *C. orientalis*, во втором ярусе *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *C. avellana*, есть *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz., *Galanthus woronowii* Losinsk., *Cyclamen coum* Mill., *Allium ursinum* L. и др. виды травяного яруса, встречающиеся в локусе 1. Покрытие 15–20 %.

Практически во всех местонахождениях произрастают также *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchis mascula* (L.) L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Stevieniella satyrioides* (Spreng.) Schlechter., реже *O. provincialis* Balb.ex DC., *Listera ovata* (L.) R. Br.

D. urvilleana представлен жизненной формой вегетативного однолетника с утолщённой корневой частью тубероида и вытянутыми корневыми окончаниями (Татаренко, 2015). Криптофит, мезофит, гигромезофит. Сциофит, мезотерм. Зимние понижения температуры воздуха до –10...–15 °С переносит в подземном состоянии, поднимается над подстилкой только в конце февраля – начале марта. Весенние заморозки по почве растения не повреждают.

В результате морфометрического обследования установлено, что размеры растений отличаются в широких пределах даже в одном локусе. Наиболее сильно варьируют высота особей и число цветков (табл.). Самые развитые экземпляры достигают высоты 68 см и имеют более 40 цветков. В среднем размерные параметры существенно не отличаются от литературных данных.

Таблица

Морфометрические показатели *D. urvilleana* в популяциях Сочинского Причерноморья

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	1	2	3–4	7 ± 0,11 (6; 8) / 8,39
2	Длина мах листа, см	86,40 ± 3,57 (58,4; 126,2) / 22,63	105,30 ± 7,11 (57,1; 203,6) / 36,98	126,64 ± 5,68 (74,2; 177,0) / 25,75	120,33 ± 2,62 (94,0; 142,3) / 11,94
3	Ширина мах листа, см	11,40 ± 0,52 (5,0; 15,2) / 24,98	15,0 ± 0,65 (8; 22,0) / 23,68	19,36 ± 0,62 (15,6; 27,1) / 18,49	25,92 ± 1,19 (22,0; 39,2) / 23,64
4	Число жилок мах листа	7,80 ± 0,53 (3; 13) / 37,25	11 ± 0,6 (7; 15) / 29,82	14,36 ± 0,34 (11; 17) / 13,57	14,0 ± 0,47 (11; 17) / 18,28
5	Число цветков	—	—	—	20,83 ± 1,57 (9; 36) / 41,18
6	Высота растений, см	—	—	—	404,83 ± 20,18 (282; 677) / 27,31
7	Длина цветоноса, см	—	—	—	94,83 ± 9,57 (52; 205) / 55,33
8	Толщина стебля, мм	—	—	—	6,43 ± 0,22 (5,0; 8,7) / 18,59
9	Толщина цветоноса, мм	—	—	—	3,35 ± 0,17 (2,0; 5,0) / 27,37

Примечание: в числителе – среднее ± ошибка среднего, минимум и максимум (мм), в знаменателе – коэффициент вариации (%); j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные), g – генеративные.

Цветки окрашены обычно в бледно-лиловый цвет с яркими разводами, точками и завитушками. Цветные точки присутствуют не только на губе, но иногда и на боковых листочках внешнего круга околоцветника. Рисунок значительно отличается, как правило, в разных популяциях. Несколько раз встречены белоцветковые особи.

Возрастные состояния особей в популяциях *D. urvilleana* выделяли на основе общепринятых методик (Злобин, 1989). За основные критерии выделения возрастных состояний приняты число листьев и число жилок листа, а также присутствие генеративных органов. Выделены следующие возрастные группы: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (вегетативные) (v), генеративные (g) (табл.). Проследили динамику возрастной структуры популяций в тех же четырёх локусах. Популяции могут быть охарактеризованы как нормальные, возрастные спектры разных популяций полночленные, правосторонние, одновершинные, с максимумом генеративных особей (рис.1). Ювенильные

особи присутствуют в каждой группе растений. Сенильные особи не отмечены. По годам процентное отношение возрастных состояний в спектрах варьирует незначительно. Так, в локусе 1 в 2015 г. наблюдали следующее процентное соотношение: 65g : 15v : 13im : 7j ; в 2017 г. соотношение несколько изменилось в сторону негенеративных особей: 39g : 30v : 20im : 11j , но уже в 2018 г. опять наблюдали возрастание доли генеративных растений: 52g : 25v : 16im : 7j. Практически такие же возрастные спектры исследователи наблюдали в Северо-Осетинском и Тебердинском заповедниках, а также в Туапсинском районе Краснодарского края (Вахрамеева и др., 2014).

Динамика возрастной структуры популяции *Dactylorhiza urvilleana*

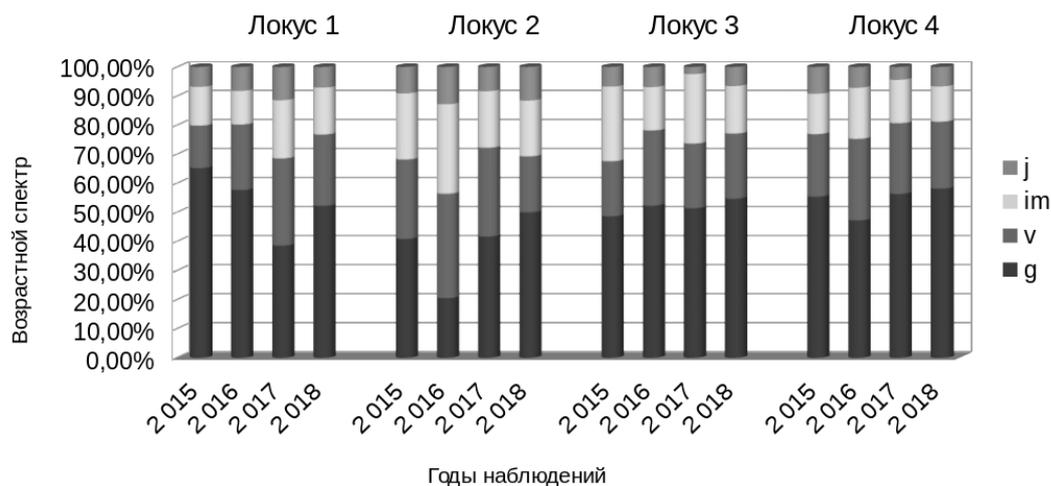


Рис. 1. Динамика возрастной структуры популяций *Dactylorhiza urvilleana* Сочинского Причерноморья. Условные обозначения: j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные (вегетативные), g – генеративные особи.

В малом жизненном цикле вид проходит стадии осенне-зимнего подземного существования, формирования новой розетки листьев в конце февраля – начале марта, после чего поднимается стрелка (конец марта), и уже в конце апреля начинается цветение. Самые первые цветки отмечены 24.04.14, 29.04.15, цветение продолжается до конца мая (последние цветки 24.06.17), к концу июня плоды, как правило, полностью сформированы, но диссеминация начинается ещё почти через месяц, к концу июля. Одновременно с диссеминацией происходит постепенное отмирание надземной части генеративных растений. Вегетация же особей виргинильного и более ранних возрастных состояний продолжается ещё какое-то время (до двух недель дольше). Таким образом, период вегетации продолжается более пяти месяцев, а период подземного существования – до семи месяцев.

Вид характеризуется преимущественно семенным возобновлением. Вегетативное размножение не отмечено.

Эффективность опыления довольно низка. Плодозавязываемость, по нашим данным составляет в среднем от $23,91 \pm 3,18$ до $37,94 \pm 4,89$ %, среднее число плодов одной особи составляет $6,63 \pm 0,89$. Среднее число семян в одном плоде $4711,53 \pm 53,93$ (от 1952 до 6866 семян, меньше в плодах верхней части соплодия и максимально в плодах нижней части) в разных локусах и в разные годы.

Условно-потенциальная семенная продуктивность (УПСП) упомянутых выше четырёх популяций составила 98141,17, а условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) — 31237,44. Реальная же семенная продуктивность (РСП) при доле полноценных семян от 74,7 % до 89,9% составила диапазон 23346,87 – 27766,96 семян на одну особь. Несмотря на то, что цветки вида выделяют нектар, РСП практически не превышает такой же некоторых других видов орхидей, произрастающих в тех же местонахождениях. Например, у безнектарного *Orchis mascula* реальная семенная продуктивность составила 36494,02. Возможно, такой уровень семенной продуктивности пальчатокоренника Дюрвилля определяется численностью насекомых-опылителей и при этом достаточен для самовозобновления популяций.

Семена *Orchis*-типа, коричневато-желтоватые в массе, коротко-веретеновидной формы. По продольной оси семени насчитывается 9–11 клеток, видимое число клеток поперёк семенной оболочки – 8. Скульптурный рисунок периклиналильных стенок клеток семенной оболочки – редкие штрихи, горизонтальные и наклонные, нередко штрихи вильчато разветвляются. Клетки семенной оболочки имеют удлинённую форму в медиальной и микропилярной областях семени, и практически изодиаметричны в халазальной области. Форма зародыша – шарообразная, редко немного вытянутая. Размеры семени в среднем $1285,99 \pm 38,37 \times 277,93 \pm 7,60$ мкм, зародыша – $295,96 \pm 8,94 \times 206,39 \pm 5,77$ мкм. Индекс семени в среднем $4,68 \pm 0,14$, индекс зародыша – $1,46 \pm 0,04$. Объём семени в среднем составил $27,22 \pm 1,79$ мм³ $\times 10^{-3}$, объём зародыша – $7,02 \pm 0,57$ мм³ $\times 10^{-3}$. Объём свободного воздушного пространства внутри семени достигает $73,17 \pm 1,56$ %.

Характерные признаки внешнего вида семян могут быть использованы в диагностических целях в полевых исследованиях, поскольку их сочетание можно считать видоспецифичным среди представителей семейства *Orchidaceae* флоры Сочинского Причерноморья.

Пальчатокоренник нечасто оказывается в букетах, собранных туристами и отдыхающими на природе. Пасущийся скот также не представляет особой угрозы для этого вида. Его популяциям угрожает в настоящее время лишь полное разрушение местообитаний, что происходит закономерно при разрастании инфраструктуры курорта, прокладке водоводов, новых дорог, расширении посёлков, реконструкции ЛЭП и т. д. Таким образом, сохранению вида будут способствовать любые природоохранные мероприятия, имеющие целью спасение других «краснокнижных», редких и исчезающих представителей нашей флоры. Это позволяет достаточно оптимистично рассматривать перспективы выживания *D. urvilleana* в Сочинском Причерноморье.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянова Е. А.** Представители семейства орхидных (*Orchidaceae*) в условиях агломерации город-курорт Сочи // Доклады Сочинского отделения Русского географического общества, Сочи, 2017а. – Вып. 5 – С. 40–48.
- Блинова И. В.** Оценка репродуктивного успеха орхидных за полярным кругом // Вестн. ТвГУ, 2009. – Вып. 12. № 6. – С. 76–83.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В.** Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б.** Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». – М., 1986. – 34 с.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 148 с.
- Куропаткин В. В., Ефимов П. Г.** Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (*Orchidaceae*) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.
- Левина Р. Е.** Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 110 с.
- Литвинская С. А., Перебора Е. А.** Пальчатокоренник Дюрвилля – *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) H. Baumann et Kunkel, 1981 [*Orchis amblyoloba* Nevski, 1935; *Orchis triphyla* C.Koch, 1849; *Dactylorhiza triphyla* (C. Koch.) Czer.] // Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание. / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. – С. 502–503.
- Солтани Г. А.** Кавказские виды орхидей в Сочинском дендрарии // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 2: Сб. статей II Всеросс. науч.-практ. конф. (2–4 декабря 2015 г., Сочи). – Сочи: ГБУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Дониздат, 2015. – С. 330–333.
- Татаренко И. В.** Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. – Москва: Модерат, 2015. – 238 с.
- Тимухин И. Н.** Орхидеи предгорной зоны Черноморского побережья Краснодарского края (Архипо-Осиповка – Псоу) // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации: Материалы конф. (Сочи, 15 сентября 2001 г.). – Сочи, 2002. – С. 100–103.
- Ходачек Е. А.** Семенная репродукция растений в условиях Арктики // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч. 2. – С. 274–279.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья–95, 1995. – 992 с.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot., 1979. – Vol. 66. – № 10. – P. 1128–1137.

Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East (3-rd ed.). – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.

Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. J. Bot., 1980. – Vol. 67. – No 4. – P. 508–518.