

Особенности биологии и динамика популяции *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae Juss.) в Сочинском Причерноморье

Biological features and population dynamics of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae Juss.) in the Sochi Black Sea Region

Аверьянова Е. А.

Averyanova E. A.

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

Sochi Institute (branch) of the Russian Peoples' Friendship University of Russia, Sochi, Russia

Реферат. *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. широко распространена в Сочинском Причерноморье. Встречается в высокоствольных буково-грабовых лесах нижнегорного пояса. Период вегетации длится около 7–8 месяцев. Изучены вариации онтогенетических спектров многочисленной ценопопуляции. Морфометрические данные варьируют незначительно. Процент плодозавязываемости составил около 67 %. Число семян в одной коробочке в среднем $9215,40 \pm 75,92$ (min 5329, max 12928), одна особь может произвести 67620 полноценных семян. Семена Орчис-типа, имеют размеры $629,6 \pm 11,0 \times 173,4 \pm 2,8$ мкм.

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

Summary. *Steveniella satyrioides* (Steven) Schlechter is widely distributed in Sochi Black Sea region. It is found in the high-trunk beech-hornbeam forests of the lower mountain zone. The period of vegetation lasts up to 7–8 months. The variations of the ontogenetic spectra of numerous population have been studied. Morphometric data vary slightly. The percentage of fruit setting was about 67 %, the number of seeds in one fruit is 9215.40 ± 75.92 (min 5329, max 12928), one individual can produce 67620 full seeds. Orchis-type seeds, sized $629.6 \pm 11.0 \times 173.4 \pm 2.8$ um.

Key words. Age structure of populations, biology, morphology, seed productivity, Sochi Black Sea region, *Steveniella satyrioides*, terrestrial orchids.

Семейство Orchidaceae – один из заметных компонентов высокого биоразнообразия флоры Кавказа. На территории Сочинского Причерноморья во влажном теплом климате с чертами субтропического произрастает до полусотни видов из 13 родов. Одним из представителей лесной группы орхидей является *Steveniella satyrioides* (Steven) Schlechter (стевениелла сатириовидная), включённая в Красные книги всех рангов нашей страны и списки охраняемых растений за рубежом.

Исследования проведены на территории Адлерского, Хостинского, Центрального и Лазаревского районов г. Сочи в период с 2011 по 2019 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) и по изданию «Ценопопуляции...» (1976). 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 видов даны по WCSP (2020).

Steveniella satyrioides имеет ареал кавказско-переднеазиатский, в России встречается в Крыму, в Краснодарском крае и в Дагестане (Вахрамеева и др., 2014; Фатерыга и др., 2019). В Сочинском Причерноморье практически по всей низкогорной лесной зоне встречается крайне разрежено, по 1–3 экз. Можно считать вид обычным и широко распространённым. Изредка встречаются скопления до 20 особей в одном месте, и лишь в окр. пос. Воронцовка изучена многочисленная ценопопуляция.

По нашим наблюдениям с 2010 по 2019 гг. численность вида держится практически на одном уровне, однако в многочисленной популяции наблюдались флуктуации (рис. 1), отражающие, видимо, волны возобновления. Плотность здесь местами достигала 15, но в среднем составила от 0,03 до 0,15 экз/м².

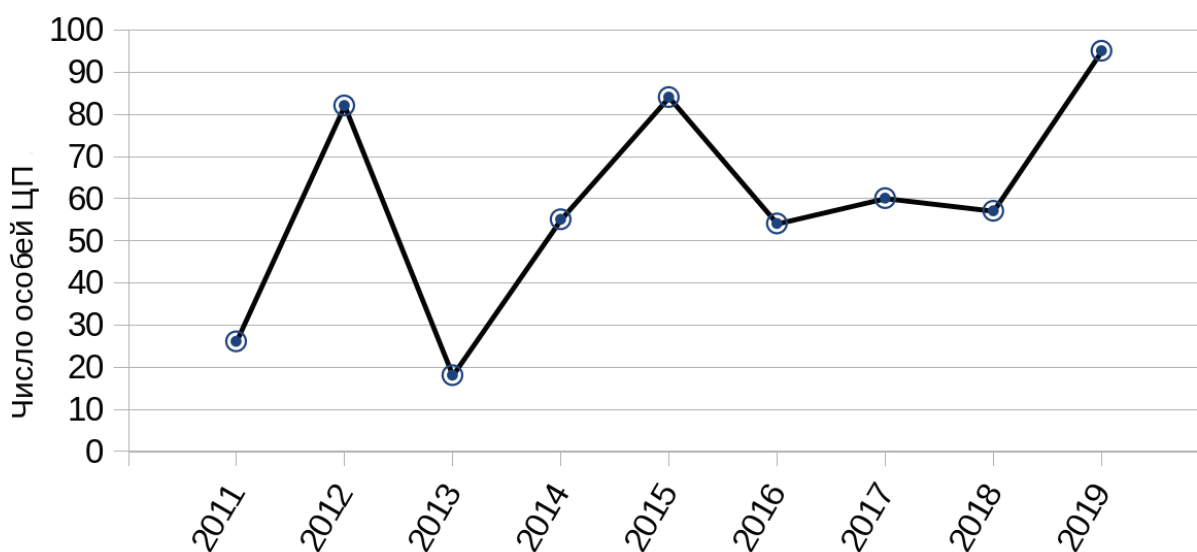


Рис. 1. Численность *Steveniella satyrioides* в ЦП в Сочинском Причерноморье.

Как правило, все встречи в Сочинском Причерноморье происходили в высокоствольном, преимущественно мертвопокровном, буково-грабовом с примесями лесу на склонах разной экспозиции и крутизны, чаще на пологих участках микрорельефа. Вышеназванная многочисленная ценопопуляция (ЦП) расположена на обочинах лесной дороги и склонах вокруг неё с восточной и южной экспозицией, с уклоном не более 30°, со сложным микрорельефом, на высоте около 340 м над ур. м. Площадь ЦП – 620 м². Фитоценоз представляет собой мертвопокровный буково-грабовый лес с сомкнутостью крон 0,95, лишь изредка в травяном ярусе – мелкие осоки и весенние эфемероиды. Почва – тяжёлый суглинок светло-бурого цвета, укрытый подстилкой из опавших листьев. В этом же местонахождении произрастают несколько особей *Platanthera bifolia* (L.) Rich. и в разные годы встречались 2–3 угнетённых экземпляра *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce.

Steveniella satyrioides представлена жизненной формой вегетативного однолетника со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне по И. В. Татаренко (2015); другие авторы (Жмылёв и др., 2017) называют виды такого строения – клубневой травянистый многолетник (замещающий двулетник), клубень которого – подземный стеблекорневой тубероид, генеративный побег полурозеточный моноциклический (летнезеленый поликарпик). В Сочинском Причерноморье по нашим наблюдениям вид осенне-зимне-поздневесеннезелёный.

Генеративное растение в период цветения имеет два округлых стеблекорневых тубероида, один крупный лист в основании побега и цветonos, несущий небольшие стеблевые листья и длинное редкое соцветие. Стеблевые листья в числе 2–3, как правило, не имеют отгиба, лишь у самых мощных особей

нижний стеблевой лист хорошо сформирован и сходен с единственным листом розетки, только вдвое-втрое меньше. В верхней части тубероида расположено около десятка корней, в разных слоях почвы и направленных вниз, в стороны и вверх. Молодые особи, а также временно не цветущие генеративные, имеют на поверхности почвы только единственный лист (табл.), но ниже уровня подстилки побег несёт ещё 2–3 низовых влагалищных листа. Основной лист может иметь только зелёное окрашивание с матовой поверхностью, но чаще имеет широкие бордовые полосы вдоль главной жилки и по бокам от неё и размытые бордовые пятна, может быть также общий бордовый оттенок. Выраженность бордового цвета может варьировать широко, причём рядом могут расти особи с разным окрашиванием.

Таблица

Основные морфометрические характеристики особей *Steveniella satyrioides* разных онтогенетических состояний

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	1	1	1	3,27 ± 0,18 (2; 4) / 21,5
2	Длина листа, мм	26,79 ± 3,42 (10,2; 49,5) / 49,5	71,59 ± 4,35 (43,0; 104,5) / 21,9	110,75 ± 4,22 (81,0; 136,0) / 14,8	119,16 ± 5,49 (62,0; 188,0) / 23,0
3	Ширина листа, мм	3,7 ± 0,15 (2,9; 5,0) / 15,9	8,57 ± 0,63 (5,6; 12,6) / 26,4	17,37 ± 1,25 (11; 25,0) / 27,8	24,66 ± 1,41- (15,1; 40,3) / 29,2
4	Число жилок листа	2,6 ± 0,35 (1; 5) / 52	6,47 ± 0,24 (5; 7) / 14,2	15,4 ± 0,94 (12; 25) / 24,5	20,2 ± 1,26 (11; 31) / 31,1
5	Число цветков	–	–	–	12,54 ± 0,76 (4; 24) / 37,0
6	Высота растений, мм	–	–	–	217,06 ± 12,3 (73,0; 384,0) / 28,3
7	Длина соцветия, мм	–	–	–	59,1 ± 5,38 (22,4; 154,5) / 45,5
8	Толщина стебля, мм	–	–	–	5,03 ± 0,18 (4; 6) / 13,8
9	Толщина оси соцветия, мм	–	–	–	3,27 ± 0,22 (2; 4,5) / 26,6

Примеч.: в числителе – среднее ± ошибка среднего, минимум и максимум (мм); в знаменателе – коэффициент вариации (%); im – имматурные особи; v – взрослые вегетативные особи (виргинильные) и нецветущие генеративные; g – цветущие генеративные. Число листьев генеративных особей указано, включая один основной и стеблевые.

Цветки небольшие, сидячие, зеленоватые. У особей с зелёным листом и стеблем цветки имеют иногда ярко-жёлтый цвет губы, у остальных – разные варианты зелёно-свекольно-бордового окрашивания. Губа несёт толстый короткий мешковидный шпорец, нередко раздвоенный на верхушке. Средняя лопасть губы уже и вдвое длиннее боковых. Листочки наружного круга околоцветника срослись в шлем. Два листочка внутреннего круга очень узкие и вдвое короче шлема. Завязь, скрученная во время цветения, раскручивается по мере созревания; плотно прижата к стеблю. Прицветники треугольные с острой верхушкой, длиной не более 1/3 длины завязи, часто бордового цвета даже на чисто-зелёном стебле. Длина цветоноса увеличивается по мере расцветания цветков снизу вверх, достигая максимального размера при формировании плодов.

Плоды гладкие, цилиндрические с округлыми основанием и верхушкой, ориентированы вверх на стебле и плотно прижаты к нему. Коробочки раскрываются продольными щелями, в начале диссеминации имеют способность закрываться в сырую погоду, затем при высыхании коробочки щели становятся очень широкими.

У ювенильных особей единственный лист узкий и короткий, с 1–3 жилками, у имматурных чаще более широкий с 3–7 жилками, хотя в длину может и не превышать ювенильный. Виргинильные особи, а также временно нецветущие, имеют один лист, размеры которого могут значительно варьировать в зависимости от условий освещённости и других факторов (табл.).

Для *Steveniella satyrioides* характерен полный онтогенез (Жукова, 1995), тип А, подтип А2. При выделении онтогенетических состояний за основу взяты такие индикаторные признаки, как размеры листа и число жилок. Полученные данные позволили изучить онтогенетическую структуру ЦП и её динамику (рис. 2).

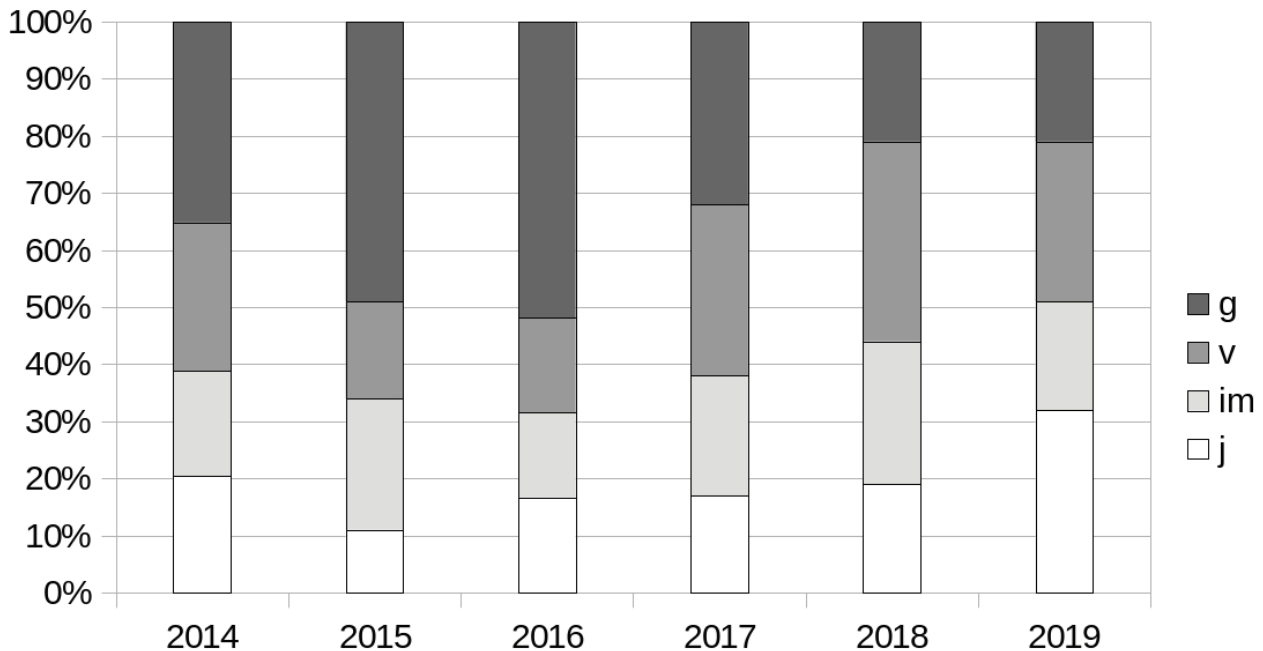


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Steveniella satyrioides*. Условные обозначения: j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные) и временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные особи.

Ценопопуляцию можно считать нормальной, полночленной. Мы считаем популяцию полночленной, т. к. отличить угнетённые вегетативные от сенильных особей невозможно. Онтогенетические спектры значительно менялись по годам. Чаще они были одновёршинные, с максимумом генеративных или виргинильных и временно не цветущих особей. В 2014 и 2016 гг. наблюдали преобладание ювенильных особей над имматурными, что не характерно для онтогенетических спектров других видов орхидей. В 2019 г. процент ювенильных особей вышел на максимум, превысив процентное содержание особей любого другого онтогенетического состояния. Возможно, предыдущие годы оказались благоприятным для развития протокормов, и многие из них сформировали молодые растения.

Steveniella satyrioides имеет побеги зимне-летне-зелёные с осенним периодом покоя по И. В. Борисовой (1972). По нашим наблюдениям, в районе исследований их можно отнести к осенне-зимне-позднелетне-весенним с летним периодом покоя. Выход из периода покоя – появление листа – происходит во влажные годы в конце сентября, при недостаточном увлажнении почвы эта дата может отодвигаться до ноября. В феврале появляется цветоносная стрелка. Начало цветения в разные годы приходится на первую декаду марта. Самая ранняя дата, когда отмечены первые цветки – 7 марта. Последние цветки можно встретить в середине апреля, а иногда – гораздо позже. Если не произошло опыление, цветки долго остаются свежими. Цветение ежегодное на протяжении не менее 5–7 лет по наблюдениям за маркированными особями. Этот факт может отражать благоприятность условий произрастания вида на исследуемой территории.

Диссеминация начинается в апреле и заканчивается в мае – июне. В это же время надземная часть особей отмирает. Период подземного существования захватывает летний засушливый период и заканчивается в октябре. Итак, длительность вегетации составляет около 7–8 месяцев, период летнего относительного покоя – до 4–5 месяцев.

Основной тип размножения – семенной. Стевениелла сатириовидная – перекрестноопыляющийся вид. Цветки не выделяют нектар и привлекают опылителей обманом. По данным, полученным в Крыму, опылителями служат перезимовавшие самки общественных ос родов *Vespula* и *Dolichovespula*. Механизм привлечения опылителей на цветки до конца не изучен; есть данные, что запах цветков имитирует феромон тревоги медоносных пчел (объектов охоты общественных ос) (Фатерыга и др., 2019). В Сочинском Причерноморье опыление вида не изучено. По нашим наблюдениям, недостатка в опылителях нет, поскольку наблюдается высокий процент плодообразования.

Вегетативное размножение не играет роли в возобновлении популяции, хотя изредка присутствует. Так, дважды встречены двойные особи – из одной точки произрастали два идентичных по размерам, форме, числу жилок и окраске листа.

Среднее число плодов, образованных на одной особи, составило $8,83 \pm 0,29$, при среднем числе цветков $13,14 \pm 0,27$. Процент плодообразования – 67,2 %. Длина семенной коробочки в среднем $15,41 \pm 0,29$ мм. Число семян в одной коробочке в среднем $9215,40 \pm 75,92$ (min – 5329, max – 12928). Число семян в одной коробочке в зависимости от расположения её на соцветии колеблется от 5329–9043 в верхних до 8103–12928 в нижних.

Беззародышевых семян в среднем 16,9 % в разных популяциях в разные годы. Условно-потенциальная семенная продуктивность УПСП может достигать 121090,36, условно-реальная семенная продуктивность УРСП – 81371,98, тогда как реальная семенная продуктивность РСП оказалась 67620,12.

Семена можно отнести к Orchis-типу по классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993). Цвет семян светло-коричневый. Форма семян булавовидная или грушевидная. При наблюдении в световой микроскоп клетки оболочки семени удлинённые, почти прямоугольной формы, и только на верхушке изодиаметрические многоугольные. Число клеток вдоль оболочки – 7, поперёк семени видно 4–5. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники отсутствуют. Поверхность клеток имеет отчётливый скульптурный рисунок из косых или почти горизонтальных штрихов, часто образующих дуги. Зародыш относительно мелкий, имеет шарообразную форму, слегка просвечивает, выглядит состоящим из нескольких крупных шарообразных клеток. Средние размеры семян из разных популяций – $629,6 \pm 11,0 \times 173,4 \pm 2,8$ мкм, размеры зародышей – $145,8 \pm 1,8 \times 102,9 \pm 1,5$ мкм. Индекс семени в среднем $3,49 \pm 0,08$, индекс зародыша – $1,43 \pm 0,02$. Объём семени в среднем составил $5,08 \pm 0,19 \times 10^6$ мкм³, объём зародыша – $0,83 \pm 0,003 \times 10^6$ мкм³, объём свободного воздушного пространства внутри семени – $82,54 \pm 0,67$ %.

S. satyrioides внесена в Красную книгу РФ (2008) со статусом 1, в Красную книгу Краснодарского края (2017) – со статусом 2 ИС, и в Красную книгу Сочи (2002) как вид, находящийся под угрозой исчезновения – 1(Е) (Солодько, Кирий, 2002). Вид внесён в Приложение II Конвенции СИТЕС (2006) и в Приложение I Бернской конвенции (1998). Из-за крайней рассеянности популяций и широкого распространения в лесной зоне, а также благодаря невзрачному виду соцветий и некрупному тубероиду, *S. satyrioides* не подвержена сбору на букеты, выкапыванию на лекарственное сырьё и с целью переноса на садовые участки. Популяциям этого вида может угрожать разрушение местообитаний при сведении леса. И эта угроза не велика, поскольку встречи стевениеллы происходят преимущественно на территории Сочинского национального парка, а также Хостинского отдела Кавказского государственного природного биосферного заповедника.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность Татьяне Ивановне Варлыгиной и Марии Георгиевне Вахрамеевой за бесценную поддержку и помощь.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова И. В.** Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным Кругом // Вестн. ТвГУ, 2009. – Вып. 12, № 6. – С. 76–83.
- Борисова И. В.** Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. – М.-Л., 1972. – Т. 4. – С. 5–95.
- 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.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В.** Биоморфологическое разнообразие растений Московской области: монография. – Дубна: Гос. ун-т «Дубна», 2017. – 325 с.
- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 148 с.
- Левина Р. Е.** Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 110 с.
- Солодько А. С., Кирий П. В.** Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы. – Сочи, 2002. – 148 с.
- Татаренко И. В.** Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. – М.: Модерат, 2015. – 238 с.
- Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свиринов С. А.** Орхидеи Крымского полуострова / Ред. В. В. Фатерыга. — Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.
- Ходачек Е. А.** Семенная репродукция растений в условиях Арктики // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч. 2. – С. 274–279.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 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.
- Dressler R. L.** Phylogeny and classification of the orchid family. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.
- WCSP:** World Checklist of Selected Plant Families (version Aug 2017). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life. URL: www.catalogueoflife.org/col. (Дата обращения 10.01.2020)
- 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, № 4. – P. 508–518.