

UDC 28.585(253.7)я431+28.585(Мон)я431
BBK 58 (1-925.11/.16+517.3)
P 78

Responsible Editors:

A. I. Shmakov, Dr. Sci. Biol, prof.
A. A. Shibanova, PhD.

Editorial Board:

U. Beket, Dr. Sci. Biol, prof. (Mongolia)
R. Viane, prof. (Belgium)
K. Kondo, Dr. Sci. Biol, prof. (Japan)
N. V. Friesen, PhD, prof. (Germany)
T. M. Kopytina, PhD (Barnaul)
T. A. Sinitsyna (Barnaul)

P 78 **Problems of Botany of South Siberia and Mongolia.** Vol. 21, № 1. Barnaul: Publishing house Altai University, 2022. 215 pp.

System. requirements: Intel Pentium 1,6 GHz and more ; 512 Mб (RAM) ; Microsoft Windows 7 and more ; Adobe Reader. – Title from title screen. - Text: electronic.

ISSN 2686-9268

Periodic electronic publication

The issue contains research papers of the 21th International Scientific and Practical conference «Problems of Botany of South Siberia and Mongolia» in the following directions: geobotany and resource management; study of vegetation in Altai, Siberia and Mongolia; molecular methods of studying plants and chemosystematics; morphology and biology of individual species; plant protection; the role of botanic gardens in the study and reservation of plant biodiversity; flora of southern Siberia, Mongolia and neighboring countries; plant ecology and phytoindication; systematics of individual taxa.

For specialists in the field of botany, ecology, environmental protection and for all interested in questions of the study, protection and rational use of flora.

ISSN 2686-9268

**Динамика популяции и биология *Orchis mascula* (Orchidaceae Juss.)
в Сочинском Причерноморье****Population dynamics and biology of *Orchis mascula* (Orchidaceae Juss.)
in the Sochi Black Sea region**

Аверьянова Е. А.

Averyanova E. A.

Сочинский институт Российского университета дружбы народов, г. Сочи, Россия.

E-mail: drjoma2zimovnikova@gmail.com

Sochi Institute of the Russian Peoples' Friendship University, Sochi, Russia

Реферат. *Orchis mascula* (L.) L. широко распространён в Сочинском Причерноморье. Встречается в лесных фитоценозах низкогорного и среднегорного пояса южного макросклона Главного кавказского хребта. Численность в отдельных популяциях от нескольких особей до нескольких десятков, обычно популяции рассеяны на значительных площадях. Численность варьирует значительно в зависимости от погодных условий и других факторов. *O. mascula* можно отнести к гемиефемероидам, т. е. имеющим побеги весенне-раннелетнезелёные с периодом летне-осенне-зимнего покоя. Период вегетации длится 3,5–4 месяца. Онтогенетические спектры изученных популяций полночленные с преобладанием молодых особей. Показана динамика онтогенетической структуры ценопопуляции из буково-грабового леса за 8 лет. Популяция полночленная, нормального типа, устойчивая. Возобновление семенное. Плодообразование около 23 %. Среднее число плодов, образованных на одной особи, составило 4,8. Число семян в одной коробочке в среднем 9000, одна особь производит до 45 тысяч полноценных семян за сезон. Семена *Orchis*-типа, грушевидной формы, около 370 мкм длиной; зародыш крупный, круглый в проекции. Вид охраняется в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике и Сочинском национальном парке.

Ключевые слова. Биология, морфология, онтогенетическая структура популяции, семенная продуктивность, Сочинское Причерноморье, Orchidaceae, *Orchis mascula*.

Summary. *Orchis mascula* (L.) L. is widely distributed in the Sochi Black Sea region. It occurs in forest phytocenoses of the low-mountain and mid-mountain belts of the southern macroslope of the Main Caucasian Range. The number in individual populations is from a few individuals to several tens, usually the populations are dispersed over large areas. The abundance varies greatly depending on weather conditions and other factors. *O. mascula* can be attributed to hemiephemerooids, i.e., having spring-early summer green shoots with a period of summer-autumn-winter dormancy. The growing season lasts 3.5–4 months. The ontogenetic spectra of the studied populations are complete with a predominance of young individuals. The dynamics of the ontogenetic structure of the cenopopulation from the beech-hornbeam forest for 8 years is shown. The population is full-membered, normal type, stable. Seed renewal. Fruit formation is about 23 %. The average number of fruits formed on one individual was 4.8. The number of seeds in one fruit is on average 9000, one individual produces up to 45 thousand full-fledged seeds per season. Seeds of *Orchis*-type, pear-shaped, about 370 µm long; the embryo is large, round in projection. The species is protected in the Caucasian State Natural Biosphere Reserve and the Sochi National Park.

Key words. Age structure of population, biology, Orchidaceae, *Orchis mascula*, morphology, seed productivity, Sochi Black Sea region.

Актуальность исследований биологии и распространения орхидей на юге нашей страны не снижается из-за продолжающейся деградации природных сообществ под воздействием человека. Стремительный рост города-курорта и пригородных посёлков усиливается с каждым годом. Представленная

статья продолжает серию работ, освещающих вопросы биологии и распространения отдельных видов орхидей Сочинского Причерноморья, без чего сложно представить себе планирование и осуществление мер, направленных на сохранение биоразнообразия региона.

Исследования проведены на территории Адлерского, Хостинского, Центрального и Лазаревского районов г. Сочи в период с 2012 по 2021 гг. Изучение 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 изданию «Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)» (1976). Семенную продуктивность определяли согласно работам И. В. Блиновой, Р. Е. Левиной и Е. А. Ходачек (Левина, 1981; Ходачек, 2007; Блинова, 2009). Подсчитаны семена в 30 плодах из трёх ценопопуляций, собранных в период полного созревания. Выявлен процент беззародышевых семян либо с недоразвитыми зародышами в выборках не менее чем из 500 шт. для нескольких популяций. Определены условно-потенциальная (УПСП), условно-реальная (УРСП) и реальная семенная продуктивность (РСП) вида. Подсчёт семян проводили по сканам в программе ImageJ. Изучение морфологии семян проводили с помощью микроскопа Биолам по методикам Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979). Измерения семян проведены в программе

ТoupView, обработка результатов – в программе Libre-Office-Calc.

Orchis mascula имеет ареал европейско-переднеазиатский, распространён в Скандинавии, Атлантической, Средней и Вост. Европе, Средиземноморье, Малой Азии, Иране, Крыму. В России произрастает в Крыму, на Сев. Кавказе и в Западном Закавказье, в средней полосе и на Урале (Вахрамеева и др., 2014; Куропаткин, Ефимов, 2014). Для Сочинского Причерноморья мы считаем вид широко распространенным и обычным. Отмечен нами более чем в 30 местонахождениях, известных прежде по литературным источникам и новых. Многолетним наблюдениям подверглась ценопопуляция в среднегорной зоне

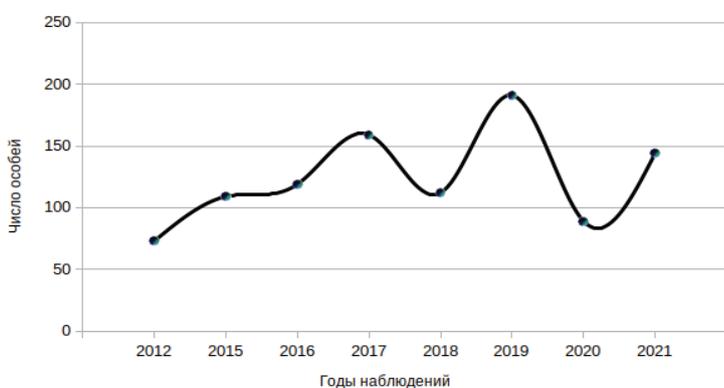


Рис. 1. Численность *Orchis mascula* в изучаемой ценопопуляции в Сочинском Причерноморье.

в окрестностях пос. Воронцовка Адлерского района, в верховьях р. Восточная Хоста. Численность её с 2012 по 2021 гг. колебалась от 73 до 191 особи (рис. 1). Ценопопуляция расположена на пологом отроге Воронцовского хребта с юго-западной экспозицией на высоте около 370 м над ур. м. в мертвопокровном буково-грабовом с примесью дуба лесу. В этом же местонахождении произрастают *Dactylorchiza urvilleana* (Steud.) Baumann et Künkele и *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Площадь части ценопопуляции, где в течение 8 лет провели наблюдения за онтогенетической структурой, около 30 м².

O. mascula представлен 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 по сезонному развитию вид является весенне-раннелетнезелёным.

Генеративное растение в период цветения имеет два округлых стеблекорневых тубероида, несколько шнуrowидных корней, от 3 до 7 розеточных листьев и стебель (у крупных особей гранёный) без полости внутри, несущий один лист-обёртку, 1–2 стеблевых листа и длинное негустое соцветие, ниже побег несёт ещё 2–3 низовых листа. Стеблевые листья не имеют отгиба, кроме обёртки, который защищает соцветие при его формировании. Молодые особи, а также временно нецветущие генеративные, имеют на поверхности почвы только розетку листьев (табл. 1). Розеточные листья узко-обратно-яйцевидной формы со слегка заострённой верхушкой, зелёные или светло-зелёные, часто с блеском. У молодых особей листья удлинённые, у взрослых шире, но в тени формируются более длинные и узкие листья, чем на освещённых местах. Менее половины особей имеют листья с фиолетовым кра-

пом, гуще расположенным к основанию листа. Иногда крап так сильно выражен, что покрывает практически весь лист, сливаясь у его основания в сплошное пятно. Стебель имеет фиолетовое окрашивание разной интенсивности у разных особей, иногда с крапинами и пятнами.

Цветки относительно крупные, раскрываются акропетально. Окраска нежно фиолетовая разных оттенков, с небольшим светлым пятном в основании губы и в зеве, на котором хорошо видны 4–6 фиолетовых точек. Очень редко встречаются гипохромные или полностью белые цветки. Шпорец прямой, горизонтальный или приподнят, иногда конец его слегка изогнут вверх и раздвоен. Все части околоцветника свободны, шлем образован только центральным листочком внешнего круга околоцветника и боковыми листочками внутреннего круга. Завязь скручена и обычно имеет фиолетовое окрашивание. Прицветник треугольный, плёнчатый, с острой верхушкой, чуть длиннее или равен завязи, слабоокрашенный, зеленоватый с фиолетовым оттенком. Поллинии тёмно-фиолетовые.

Плоды гладкие, цилиндрические с округлым основанием и верхушкой, с широкими рёбрами. При созревании они раскручиваются, ориентированы вертикально на стебле. Завязи, не получившие опыления, остаются скрученными и отставленными от стебля. После вскрытия коробочка некоторое время имеет способность закрывать щели в сырую погоду, препятствуя вымыванию семян.

Для *O. mascula* характерен полный онтогенез (Жукова, 1995), тип А, подтип А2.

При выделении онтогенетических состояний за основу взяты размеры и число листьев, а также число жилок листа. У ювенильных особей единственный лист узкий и длинный, с 11–14 жилками, у иматурных два листа с 13–21 жилками. Виргинильные особи, а также временно нецветущие генеративные, имеют от 3 до 5 листьев, размеры которых могут значительно варьировать в зависимости от условий освещённости и других факторов (табл.). У генеративных особей, как правило, от 3 до 7 листьев.

Таблица

Основные морфометрические характеристики особей *Orchis mascula* разных онтогенетических состояний

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	1	2	3–5	6,1 ± 0,2 / 17,4
2	Длина листа, мм	44,3 ± 1,79 / 12,7	49,2 ± 4,86 / 31,2	67,7 ± 6,02 / 28,1	113,7 ± 4,3 / 21,9
3	Ширина листа, мм	12,3 ± 0,73 / 18,8	15,4 ± 0,98 / 20,1	25,6 ± 2,02 / 25,0	26,6 ± 1,6 / 33,9
4	Число жилок листа	12,7 ± 0,3 / 7,5	16,5 ± 0,72 / 13,8	21,4 ± 1,32 / 19,5	27,3 ± 2,4 / 51,9
5	Число цветков	–	–	–	23,6 ± 1,1 / 28,0
6	Высота растений, мм	–	–	–	384,1 ± 16,2 / 24,6
7	Длина соцветия, мм	–	–	–	118,5 ± 7,6 / 37,3
8	Диаметр стебля, мм	–	–	–	7,4 ± 0,3 / 23,4
9	Диаметр оси соцветия, мм	–	–	–	3,8 ± 0,1 / 18,8

Примеч.: в числителе – среднее ± ошибка среднего, в знаменателе – коэффициент вариации (%); im – иматурные особи, v – взрослые вегетативные особи (виргинильные) и нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные. Число листьев генеративных особей указано, включая розеточные и стеблевые. Диаметр стебля измеряли на уровне грунта, диаметр оси соцветия – в основании нижнего прицветника.

Онтогенетическая структура была изучена в нескольких популяциях. Наиболее полно проследили динамику онтогенетической структуры в одной вышеописанной популяции (рис. 2). Её, по нашему мнению, можно отнести к популяциям нормального типа и полночленным по классификации Т. А. Работнова (1950). Онтогенетические спектры в ней менялись по годам, но, как правило, всегда наблюдали преобладание ювенильных особей. Процент иматурных особей также был велик. Вероятно, это означает, что условия произрастания вида в этом местонахождении благоприятны. В других ценопопуляциях Сочинского Причерноморья отмечены сходные спектры с преобладанием молодых особей. Ценопопуляции *O. mascula* на Северном Кавказе также характеризуются преобладанием ювенильных и иматурных особей (Перебора, 2011). Следует отметить, что практически все изучаемые нами популяции

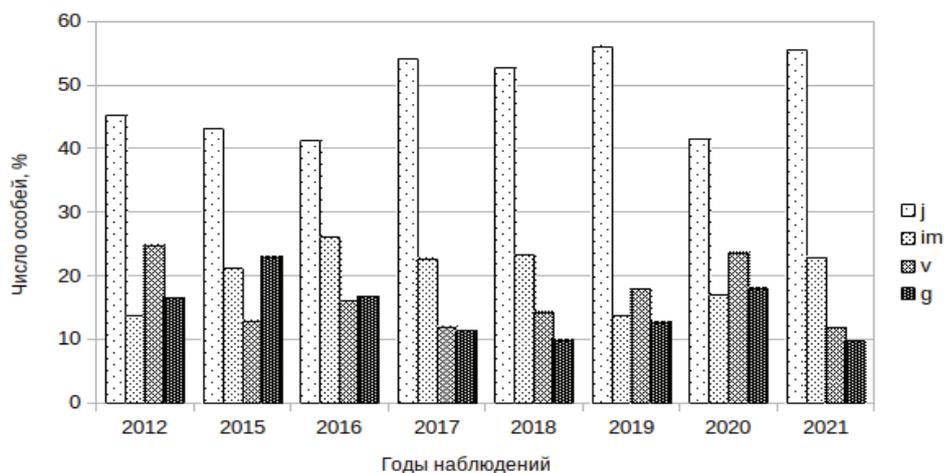


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Orchis mascula* за время наблюдений. Условные обозначения: j – ювенильные особи, im – иммагурные, v – вегетативные (виргинильные) и временно нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные особи.

в зависимости от погодных условий наблюдали в начале февраля–начале марта. При более высоких температурах выход из состояния покоя наблюдался раньше. В холодные вёсны – в середине марта. Цветочная стрелка формируется обычно через месяц после выхода из покоя. Первые цветки отмечены в разные сроки, например, 12 III 2014, 02 IV 2017, 03 IV 2020, 08 IV 22. Цветение ежегодное, продолжается для каждой популяции около двух месяцев. Такой длительный срок цветения обусловлен значительной разницей микроклиматических показателей. Соответственно, наблюдаем фенологическую неоднородность отдельных ценопопуляций. Сроки вступления разных особей в цветение варьируют. Также нужно отметить, что цветки сохраняются свежими довольно долго, если не произошло опыление.

Тип размножения *O. mascula* – семенной, вегетативный не отмечен. Вид – пере­крестноопыляющийся, изолированные от насекомых цветоносы плодов не завязали. Цветки не выделяют нектар, привлекая опылителей с помощью обманной пищевой аттракции. Одновременно с ятрышником мужским, и даже немного раньше, цветёт сочевичник *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Мы полагаем, что именно он, имея сходный габитус, окраску цветков, и произрастая в тех же местах, и является модельным видом для *O. mascula*. Успешнее всего бывают опылены особи в освещённых местообитаниях.

К концу мая на многих цветоносах отмечены подросшие плоды. Надземная часть растений отмирает до полного созревания и вскрытия плодов. Диссеминацию наблюдали в основном в июле. В конце июля–августе уже невозможно обнаружить никаких надземных остатков растений ятрышника. Таким образом, длительность вегетации составляет 3,5–4 месяца, период относительного покоя более 8 месяцев.

Среднее число плодов, образованных на одной особи, составило $4,8 \pm 0,42$ (от 3 до 40). Процент плодообразования – 22,5 %. Длина семенной коробочки в среднем $17,91 \pm 0,48$ мм. Число семян в одной коробочке в среднем $9008,62 \pm 132,94$. Беззародышевых семян в среднем 15,6 % в разных популяциях в разные годы. Условно-потенциальная семенная продуктивность УПСП может достигать 192145, условно-реальная семенная продуктивность УРСП – 43239, тогда как реальная семенная продуктивность РСП оказалась 36494.

Семена можно отнести к *Orchis*-типу по классификации R. L. Dressler (1993). Цвет семян коричнево-бурый. Форма семян грушевидная. При наблюдении в световой микроскоп клетки оболочки семени контрастные: удлинённые в микропиллярной и медиальной областях клеточной оболочки и почти изодиаметрические на халазальном полюсе клетки. Число клеток вдоль оболочки – 7–8, поперёк семени видно 4–5. Антиклинальные стенки клеток халазальной области извитые. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники отсутствуют. Скульптура поверхности периклинальных стенок клеток семенной оболочки не выражена. Зародыш крупный, имеет шарообразную форму, мелкозернистую структуру, слегка просвечивает. Средние размеры семян из разных популяций – $372,11 \pm 6,24 \times 189,81 \pm 4,65$ мкм, размеры зародышей – $131,91 \pm 4,39 \times 98,50 \pm 3,81$ мкм. Индекс семени в среднем $1,99 \pm 0,05$,

оказались полночленными, в отличие от изученных И. Н. Тимухиным (2007) в Дзыхринском ущелье и на отрогах Дзыхринского хребта, где популяции ятрышника мужского были неполночленными.

По классификации И. В. Борисовой (1972) *O. mascula* можно отнести к гемиэфемероидам, т. е. имеющим побеги весенне-ранне-летнезелёные с периодом летне-осенне-зимнего покоя. Появление листьев