

Особенности биологии и динамика популяции *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae Juss.) в Сочинском Причерноморье

Features of biology and population dynamics of *Cephalanthera rubra* (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. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. спорадически распространён в Сочинском Причерноморье. Встречается в лесных фитоценозах низкогорного и среднегорного пояса южного макросклона Главного Кавказского хребта. Численность в отдельных популяциях чаще всего от двух-трёх до десятка особей, обычно популяции удалены друг от друга на большие расстояния. *C. rubra* можно отнести к гемиэфемериодам, имеющим побеги весенне-раннелетнезелёные с периодом летне-осенне-зимнего покоя. Период вегетации длится три месяца. Приведены морфометрические показатели особей разных онтогенетических состояний. Показана динамика онтогенетической структуры популяции из участка грабового леса в окр. пос. Илларионовка за восемь лет. В онтогенетических спектрах изученной многочисленной популяции постоянно преобладание генеративных особей. Популяция полночленная, нормального типа, устойчивая. Вид самосовместимый, автогамия не выявлена. Модельным видом для опылителей является, видимо, *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, которого нет вокруг изучаемой популяции. Плодообразование в разных местонахождениях происходит не всегда, в изучаемой популяции отсутствует. Семена Limodorum-типа, линейной или веретеновидной формы, около 1,3 мм длиной. Вид охраняется в Сочинском национальном парке и в Хостинском отделе Кавказского государственного природного биосферного заповедника.

Ключевые слова. Биология, морфология, онтогенетическая структура популяции, Сочинское Причерноморье, *Cephalanthera rubra*, Orchidaceae.

Summary. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. is sporadically distributed in the Sochi Black Sea region. It occurs in the forests of the low-mountain and mid-mountain belts of the southern macroslope of the Main Caucasian Range. The number of individual populations is from two–three to a dozen individuals, usually populations are distant from each other over long distances. *C. rubra* can be attributed to hemiephemerooids, having spring-early summer green shoots with a period of summer-autumn-winter dormancy. The growing season lasts 3 months. Morphometric indicators of individuals of different ontogenetic states are given. The dynamics of the ontogenetic structure of the population from the area of the hornbeam forest in the vicinity of the village Illarionovka for 8 years is shown. In the ontogenetic spectra of the studied large population, the predominance of generative individuals is constant. The population is full-membered, normal type, stable. The species is self-compatible, autogamy was not revealed. The model species for pollinators seems to be *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, which is absent from the studied population. Fruit formation in different locations does not always occur; it is absent in the studied population. Seeds of Limodorum-type, linear or fusiform, about 1.3 mm long. The species is protected in the Sochi National Park and in the Khosta Department of the Caucasian State Natural Biosphere Reserve.

Key words. Age structure of population, biology, *Cephalanthera rubra*, morphology, Orchidaceae, Sochi Black Sea region.

Сочинское Причерноморье характеризуется богатыми растительными сообществами в южных низкогорьях Главного Кавказского хребта. Заметным компонентом фитоценозов являются представители семейства орхидных (Orchidaceae), большинство из которых являются охраняемыми видами на региональном, федеральном и международном уровнях. Некоторые виды имеют длинную вегетацию, другие являются гемиэфемериодами. К последней группе можно отнести пыльцеголовник красный – *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. В числе прочих представителей семейства пыльцеголовник красный необходимо изучать для принятия эффективных мер охраны.

Исследования распространения и основных особенностей биологии проводили в 2008–2022 гг. на территории агломерации город-курорт Сочи, включающей муниципальные земли и Сочинский национальный парк. 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). Многолетние наблюдения проводили за компактной популяцией *C. rubra* в окр. пос. Илларионовка в басс. р. З. Хоста (Адлерский район г. Сочи). Выделение онтогенетических состояний проводили по изданию «Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)» (1976). Морфологию семян изучали с помощью микроскопа Биолам по методикам Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979). Измерения семян проведены в программе ToupView, обработка результатов – в программе Libre-Office-Calc.

Вид имеет средиземноморско-европейско-переднеазиатский ареал, встречается в ряде регионов центра европейской части России, в Поволжье и на Урале, указан также для Калининградской, Ленинградской и Псковской областей, растёт в Крыму, Краснодарском и Ставропольском краях, республиках Северного Кавказа (Вахрамеева и др., 2014). В Сочинском Причерноморье редок, распространён спорадически по всей территории, единично или небольшими группами, приурочен к различным лесным сообществам. Локальные популяции рассеянного типа (Porovich et al., 2020). Найдены несколько новых местонахождений на хребтах между реками Мзымта, Кудепста, Восточная и Западная Хоста. В низкогорной зоне в окр. пос. Илларионовка расположена многочисленная популяция вида, в которой проводили изучение численности, онтогенетической структуры, фенологии и морфологии.

Местонахождение представляет собой сухой, довольно крутой склон хребта юго-западной экспозиции, покрытый практически мёртвопокровным грабовым лесом с примесью бука, сомкнутость крон 0,9 с двумя окнами. Площадь, занятая популяцией, около 30 кв. м, за время наблюдений она немного увеличилась. Возможно, это связано с тем, что к 2019 г. у кромки обрыва, по нижней границе участка, погибли шесть деревьев, за счёт чего освещённость местообитания улучшилась. Подрост – единичные экземпляры *Fagus orientalis* Lipsky и *Carpinus betulus* L.; кустарники представлены *Smilax excelsa* L. и *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn., покрытие 5 %; травяной ярус – *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Hedera colchica* (K. Koch) K. Koch, *Clematis vitalba* L., *Sanicula europaea* L., *Carex* sp. и др., не более 10 %. Почва почти вся под листовым опадом, есть участки с моховым покрытием. Плотность популяции составляет около 8 экз./кв. м. В этом же местонахождении произрастают отдельные особи *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, а также несколько (от 2 до 7 в разные годы) компактно расположенных *Epipactis pontica* Taub.

На рис. 1 показана численность изучаемой популяции вида в период с 2016 по 2022 гг. Минимум в 56 особей был отмечен в 2018 г., максимум в 129 – в 2020 г. Возможно, увеличение численности связано с локальным улучшением освещённости.

C. rubra представлен короткокорневищной многолетней жизненной формой по И. В. Татаренко (2015). В Сочинском Причерноморье, по нашим наблюдениям, по сезонному развитию вид является эфемероидом, весенне-раннелетнезелёным.

Генеративное растение в период цветения представляет собой вертикальный облиственный побег высотой от 20 до 55 см, несущий 2–3 низовых листа, от 2 до 8 срединных листьев и редкое соцветие, покрытое густым светлым опушением, несущее от 1 до 25 цветков в зависимости от мощности особи. Листовые пластинки светло-зелёные, узколанцетные, плоские, с ровным краем, длиннее междоузлий (табл. 1). У самых мощных особей в других местонахождениях наблюдали гораздо более широкие листья, сходные по форме с листьями *C. damasonium*. Прицветные листья внизу цветоноса листовидные, длиннее завязи, верхние короче. Цветки относительно крупные, раскрываются акропетально. Завязь опушена, скручена, при созревании раскручивается, остаётся ориентирована вертикально вверх. Неопылённые цветки в течение 4–5 дней осыпаются вместе с завязью. Нецветущие особи отличаются только отсутствием цветоноса либо его недоразвитием.

Для *C. rubra* характерен полный онтогенез (Жукова, 1995), который с некоторой степенью условности можно отнести к типу Б. Однако онтогенез вида подробно не изучен. Связано это с редкостью вида, а также с трудностями его культивирования.

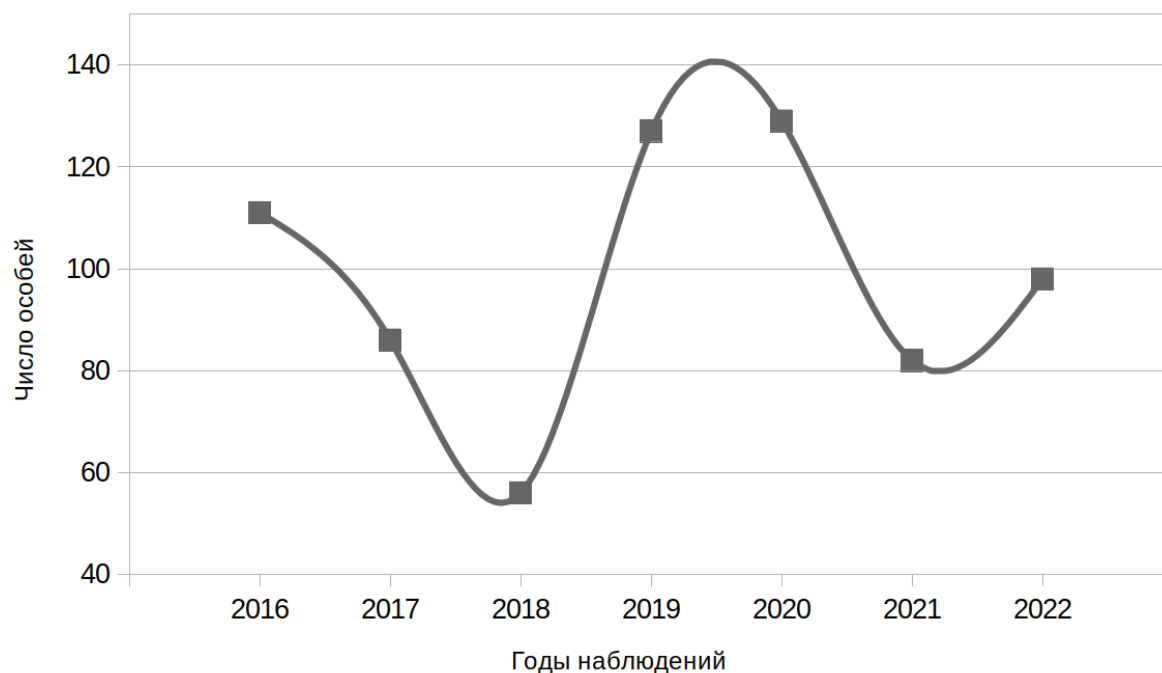


Рис. 1. Численность *Cephalanthera rubra* в изучаемой ценопопуляции в Сочинском Причерноморье.

Таблица 1

Основные морфометрические характеристики особей *Cephalanthera rubra* разных онтогенетических состояний

Показатель	j	im	v	g
Высота растений, мм	65,5 ± 2,9 / 17,0 (54; 86)	82,2 ± 4,0 / 18,9 (53; 103)	91,6 ± 5,2 / 22,9 (62; 123)	331,1 ± 27,4 / 32,0 (206; 547)
Число листьев	2,7 ± 0,2 / 19,4 (2; 3)	4	5,4 ± 0,1 / 9,3 (5; 6)	5,4 ± 0,1 / 19,0 (2; 8)
Длина тах листа, мм	33,1 ± 2,1 / 24,7 (21; 43)	43,9 ± 1,3 / 11,2 (38,2; 52,3)	49,1 ± 2,5 / 20,2 (30,8; 68,5)	58,1 ± 2,8 / 18,7 (35; 70)
Ширина тах листа, мм	7,1 ± 0,2 / 8,3 (6,1; 8,1)	8,8 ± 0,3 / 11,1 (7,6; 10,3)	11,5 ± 0,7 / 25,8 (8,6; 19)	17,2 ± 1,5 / 34,2 (9,9; 31)
Число жилок тах листа	12,3 ± 0,5 / 17,0 (9; 15)	15,5 ± 0,6 / 14,2 (13; 19)	22,0 ± 1,2 / 21,1 (14; 29)	30,4 ± 1,9 / 23,6 (21; 45)
Длина тах прицветника, мм	–	–	–	15,7 ± 1,5 / 36,9 (7,6; 29)
Ширина тах прицветника, мм	–	–	–	3,3 ± 0,4 / 52,8 (1,8; 8,8)
Число жилок тах прицветника	–	–	–	4,7 ± 0,8 / 67,5 (3; 15)
Число цветков	–	–	–	4,1 ± 0,1 / 52,9 (1; 10)
Длина соцветия, мм	–	–	–	69,4 ± 10,9 / 60,8 (18; 174)
Диаметр стебля, мм	–	–	–	2,1 ± 0,1 / 25,3 (1,3; 3,1)
Диаметр оси соцветия, мм	–	–	–	1,3 ± 0,2 / 43,9 (0,6; 2,8)

Примеч.: в числителе – среднее ± ошибка среднего, в знаменателе – коэффициент вариации (%), в скобках – min и max показатели, j – ювенильные особи, im – иммагурные особи, v – взрослые вегетативные особи (виргинильные) и нецветущие генеративные, g – цветущие генеративные. Указано число стеблевых листьев, имеющих отгиб. Диаметр стебля измеряли на уровне грунта, диаметр оси соцветия – в основании нижнего прицветника.

Онтогенетическая структура изученной популяции показана на рис. 2. По нашему мнению, её можно отнести к популяциям нормального типа и полночленной по классификации Т. А. Работнова (1950). Онтогенетические спектры в ней менялись по годам, но практически всегда мы наблюдали преобладание генеративных особей. Размерные характеристики генеративных особей, представленные в таблице, не включают максимальные, отмеченные в других местонахождениях. Вероятно, это означает, что условия произрастания вида в этом месте не вполне благоприятны. Сходный спектр с преобладанием генеративных особей отмечен у *C. rubra* в Самарской области (Ильина, 2018), как и у части популяций Северного Кавказа (Перебора, 2011).

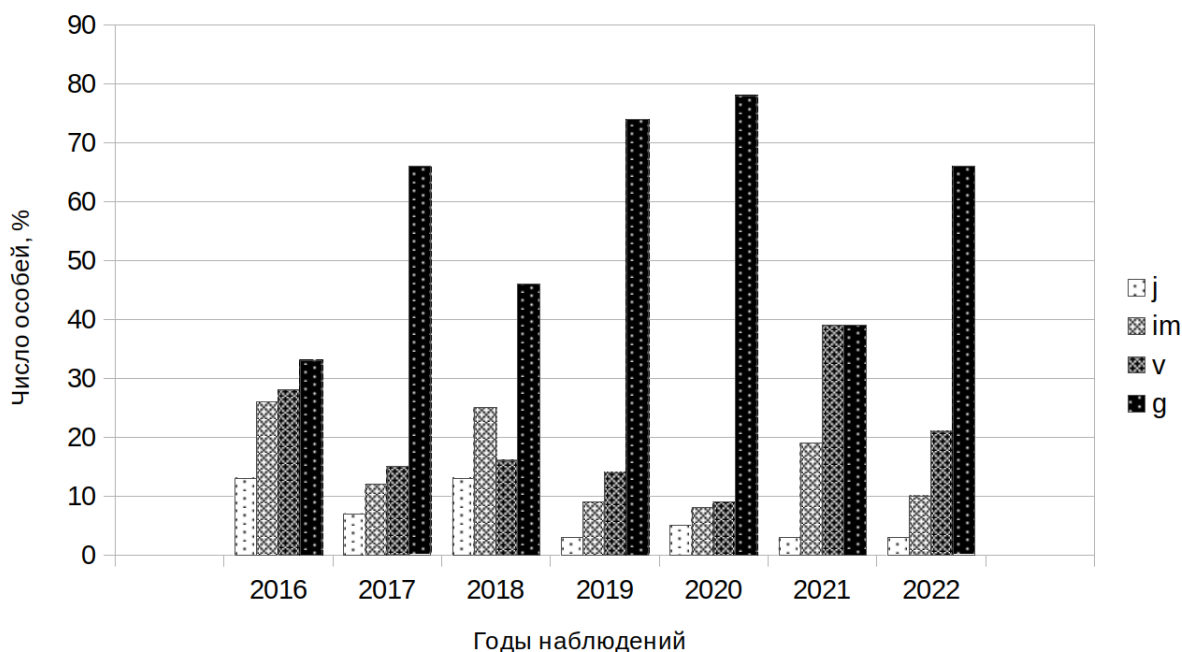


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Cephalanthera rubra* за время наблюдений. Условные обозначения: j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные) и временно не цветущие генеративные, g – цветущие генеративные особи.

По классификации И. В. Борисовой (1972) *C. rubra* можно отнести к гемизэфмероидам, имеющим побеги весенне-раннелетнезелёные с периодом летне-осенне-зимнего покоя. Появление побегов в зависимости от погодных условий наблюдали в конце апреля – начале мая. Начало цветения отмечено в начале июня, окончание – в конце июня. Созревание плодов происходит к концу июля. В августе растение отмирает. Таким образом, длительность вегетации составляет не более трех месяцев, период относительного покоя более девяти месяцев. Возможен сдвиг этих периодов на более поздние даты в среднегорных местообитаниях.

Тип размножения – семенной и вегетативный (Summerhayes, 1951; и др.). В наших наблюдениях отмечены встречи двойных побегов, произрастающих из одной точки, как правило, разноразмерных. Это может указывать на присутствие вегетативного размножения. В то же время увеличение численности изучаемой популяции могло происходить за счёт вегетативного размножения, т. к. за время наблюдений не отмечено естественное образование плодов.

Вид перекрёстноопыляющийся, изолированные от насекомых цветоносы плодов не завязали. Опыты по искусственному опылению дали положительные результаты, вид проявил самосовместимость. Цветки не выделяют нектар, привлекая опылителей с помощью обманной пищевой аттракции. Одновременно с *C. rubra* и немного раньше в низкогорье Сочинского Причерноморья цветёт чина рыхлоцветковая *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, сходная с ним по габитусу, рисунку и общему тону окраски цветков. Можно предположить, что именно она является модельным видом для пыльцеголовника красного. Отмечено, что в изучаемой популяции чина не произрастает, это сопровождается отсутствием естественно сформированных плодов на протяжении всего периода наблюдений. В то же

время в рассеянной популяции по хребту, на расстоянии около 500 м, где чина встречается часто, в отдельные годы отмечено успешное естественное плодоношение *C. rubra*.

Семена относятся к *Limodorum*-типу по классификации R. L. Dressler (1993). Цвет семян желтовато-сероватый. Форма семян преимущественно линейная и веретеновидная. При наблюдении в световой микроскоп клетки оболочки семени однородно-прямоугольные. Число клеток вдоль оболочки – 15–17. Антиклинальные стенки клеток ровные, толстые. Межклеточный бордюр гладкий, межклетники отсутствуют. Скульптура поверхности периклинальных стенок клеток семенной оболочки не выражена. Зародыш относительно мелкий, имеет линзообразную форму, мелкозернистую структуру, слегка просвечивает.

Средние размеры семян из изучаемой популяции, полученные в результате искусственного аллогамного опыления, составляют $1280,6 \pm 17,47 \times 229,85 \pm 4,01$ мкм, размеры зародышей – $270,62 \pm 4,17 \times 162,79 \pm 2,99$ мкм. Индекс семени в среднем $5,62 \pm 0,13$, индекс зародыша – $1,67 \pm 0,03$. Объём семени в среднем составил $17,85 \pm 0,68 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$, объём зародыша – $4,42 \pm 0,19 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$, объём свободного воздушного пространства внутри семени – $74,74 \pm 1,14$ %. Сходные показатели получены при изучении семян из других местонахождений Сочинского Причерноморья. Размерные характеристики семян из Предуралья (Шибанова, Долгих, 2010) отличаются в меньшую сторону, что, возможно, отражает географическую изменчивость либо является следствием произрастания в более суровых климатических условиях.

Вид занесён в Красные книги РФ и 37 субъектов федерации, в том числе Красную книгу Краснодарского края со статусом 3 УВ «Уязвимый». *C. rubra* внесён в Приложение II Конвенции СИТЕС. Основные лимитирующие факторы в регионе – уничтожение местообитаний. Преимущественно места обитания вида находятся на территории Сочинского Национального парка, однако это не гарантирует сохранение отдельных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И. В.** Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Т. 4. – М.–Л., 1972. – С. 5–95.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В.** Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Тов-во науч. изд. 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.
- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Ильина В. Н.** Онтогенетическая структура и состояние популяций некоторых редких видов сем. Orchidaceae в Самарской области // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV междунар. науч. конф. (г. Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). – Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, Гуманитарный ин-т, 2018. – С. 354–358.
- Перебора Е. А.** Экология орхидных Северо-Западного Кавказа: монография // Под общ. ред. И. С. Белюченко. – Краснодар: КубГАУ, 2011. – 441 с.
- Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых фитоценозах // Тр. Ботан. института им. В. Л. Комарова. – М., 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 7–204.
- Татаренко И. В.** Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. – М.: Модерат, 2015. – 238 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).** – М.: Наука, 1976. – 217 с.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В.** Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского ун-та, 2010. – Вып. 2. – С. 4–6.
- 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.
- Popovich A. V., Averyanova E. A., Shagarov L. M.** Orchids of the Black Sea Coast of Krasnodarsky krai (Russia): Current State, New Records, Conservation. Nature Conservation Research. Заповедная наука, 2020. – 5 (Suppl. 1). – 23 p. DOI: 10.24189/ncr.2020.047
- Summerhayes V.** Wild Orchids of Britain. – London: Collins, 1951. – 366 p.