

УДК 581.48:582.52/.59

## МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE) СОЧИНСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Аверьянова Е. А.

Сочинское отделение Русского географического общества, Сочинский институт РУДН, Сочи,  
drjoma2zimovnikova@gmail.com

Приведены результаты исследования морфологии семян 15 видов орхидных Сочинского Причерноморья. Семена четырёх видов относят к Limodorum-типу, остальные – к Orchis-типу. Проанализированы параметры семян разных видов, отмечены максимальные и минимальные значения, проведено сравнение разных видов. Впервые для России дана характеристика семян *Epipactis pontica* Taub.

*Ключевые слова:* Orchidaceae, семена, морфология, Сочинское Причерноморье.

### ВВЕДЕНИЕ

Сочинское Причерноморье, расположенное на южном макросклоне Главного Кавказского хребта (Западное Закавказье) имеет ряд существенных особенностей по сравнению со смежными территориями, что делает местную флору уникальной. Список видов семейства орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья составляет 40 видов по сведениям А. С. Зернова (Зернов, 2013), 41 вид по данным С. А. Литвинской (Литвинская, 2011) и 46 видов по данным А. С. Солодько и Е. Л. Макаровой (Солодько, Макарова, 2011), и этот список дополнился в последние годы двумя видами (Макарова, Шулаков, 2011; Аверьянова, 2013). Представители семейства орхидных – наиболее редкие и уязвимые компоненты фитоценозов. Для эффективной разработки стратегии и тактики их охраны необходимо знать в деталях особенности репродуктивной биологии видов. Важным аспектом в этом плане являются морфологические характеристики семян орхидных, играющие большую роль в том числе и в понимании филогенетических связей внутри семейства (Barthloff et al., 2014). Семенные характеристики довольно консервативны по сравнению с признаками строения цветков и вегетативной сферы (Chase, Rippen, 1988), что позволяет пользоваться ими для диагностических целей на родовом уровне, а часто даже и на видовом. Они могут оказаться полезными и в изучении природных гибридов орхидных. Но репродуктивная биология орхидных Сочинского Причерноморья изучена слабо, данные по параметрам семян отсутствуют. В связи с этим нами начата работа по накоплению данных о морфологии семян и семенной продуктивности представителей семейства в Западном Закавказье.

Цель исследований – изучить особенности семян 15 видов орхидных Сочинского Причерноморья и провести сравнительный анализ их параметров.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучали семена орхидных 15 видов: *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr.; *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.; *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce; *Dactylorhiza euxina* (Nevski) Czerep.; *Epipactis helleborine* (L.) Crantz; *E. pontica* Taubenheim; *Limodorum abortivum* (L.) Sw.; *Ophrys apifera* Huds.; *O. caucasica* Woronow ex Grossh.; *O. oestriifera* M. Bieb.; *Orchis provincialis* Balb. ex Lam. & DC.; *O. purpurea* Huds.; *Serapias feldwegiana* H. Baumann & Künkele; *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall; *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.

Семена собирали в разных популяциях в 2011–2015 годы в низко- и среднегорьях Западного Закавказья в бассейнах рек Псоу, Мзымта, Кудепста, Хоста, Агура, Мацеста. Зрелые семена брали из коробочек средней части соцветий особей, измерения проводили под откалиброванным микроскопом Биолом с окуляр-микрометром. Индекс семени (ИС) и индекс зародыша (ИЗ) вычисляли как отношение длины к ширине (Кириллова, 2015), объём

семени (ОС) вычисляли по формуле  $ОС=2/3 \times \pi \times (1/2 ШС)^2 \times (1/2 ДС)$ , где ШС – ширина семенной оболочки; ДС – длина семенной оболочки; объём зародыша (ОЗ) – по формуле  $ОЗ=4/3 \times \pi \times (1/2 ДЗ) \times (1/2 ШЗ)^2$ , где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша; объём свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) – по формуле  $ОВ=(ОС-ОЗ)/ОС \times 100\%$  (по Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980).

Проанализировано 80–120 семян каждого вида орхидей. Число беззародышевых семян подсчитано в выборках, содержащих не менее 500 семян. Микрофотографии сделаны с помощью микроскопа Биолам с фотонасадкой. Статистическая обработка данных проведена в программе Libre-Office-Calc.

Название вида *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* дано по обзору В. В. Куропаткина и П. Г. Ефимова (Куропаткин, Ефимов, 2014); *Epipactis pontica* и *Serapias feldwegiana* – по П. Дельфоржу (Delforge, 2006); все остальные виды – по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993) семена четырех из изученных видов относятся к Limodorum-типу (*C. damasonium*, *L. abortivum*, *E. helleborine* и *E. pontica*), остальные одиннадцать – к Orchis-типу.

Семена Limodorum-типа отличаются относительно крупными размерами, веретенообразной формой и многочисленными, почти одинаковыми клетками семенной оболочки. Скульптура поверхности клеток оболочки выражена слабо и при наблюдении в оптический микроскоп не обнаруживается. В отличие от них, семена Orchis-типа характеризуются меньшими размерами, небольшим числом и неодинаковой формой клеток оболочки на микропиллярном конце, на халазальном конце и в медианной области, иногда извитыми антиклинальными стенками клеток и выраженной скульптурой их поверхности. Число клеток оболочки по продольной оси у видов с семенами Orchis-типа составляет обычно от 7 до 12, тогда как у Limodorum-типа в среднем 19–23. Удлиненные клетки в медиальной области и более округлые ближе к халазальному концу характерны для первых, для вторых же мы наблюдаем более-менее однородную изометрическую или слегка удлиненную форму всех клеток оболочки семени.

Оболочка семян *D. euxina* имеет многочисленные почти одинаковые изометрические клетки по всей длине, без заметного скульптурного рисунка, что характерно для Limodorum-типа, но размеры семян более соответствуют Orchis-типу. Вероятно, семена этого вида будет оправдано отнести к особому Dactylorhiza-варианту.

**Limodorum-тип.** Наибольшие размеры имеют семена *C. damasonium*, *E. helleborine*, *E. pontica* и *L. abortivum*, при этом объём семенной оболочки у *L. abortivum* значительно больше, чем у видов рода *Epipactis* за счёт большей ширины семени; этот показатель определяет и характерную, как бы вздутую форму оболочки семени лимодорума. Объём свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) практически одинаков у *L. abortivum* и *E. helleborine*, и заметно меньше у *C. damasonium* и *E. pontica*. Зародыши в семенах этой группы видов очень мелкие относительно размеров оболочки. Виды рода *Epipactis* достоверно различаются по размерам семян, различия в форме семенной оболочки хорошо видны на микрофотографии (рис. 1 а, б). Морфометрические исследования семян *E. pontica* проведены впервые в нашей стране.

Установлено соответствие морфометрических характеристик отдельных широко распространённых видов в Западном Закавказье и в других частях ареала. В частности, размеры семян *E. helleborine* ( $1392 \pm 24,6 \times 214,6 \pm 4,1$  мкм) сходны с таковыми в республике Коми –  $1,25 \pm 0,019 \times 0,25 \pm 0,004$  мм (Кириллова, 2015), на Валдайской возвышенности –  $1085,91 \pm 15,072 \times 161,61 \pm 3,095$  мкм (Хомутовский, 2012), в Калифорнии –  $1.15 \pm 0.15 \times 0.25 \pm 0.02$  мм (Arditti, Ghani, 2000). Заметную разницу можно объяснить географической изменчивостью, что отмечают и А. И. Широков с соавторами (Широков и др., 2007).

**Orchis-тип.** Минимальны размеры семян у *O. provincialis*, но объём свободного воздушного пространства у него больше, чем у семи других видов (рис. 2 а).

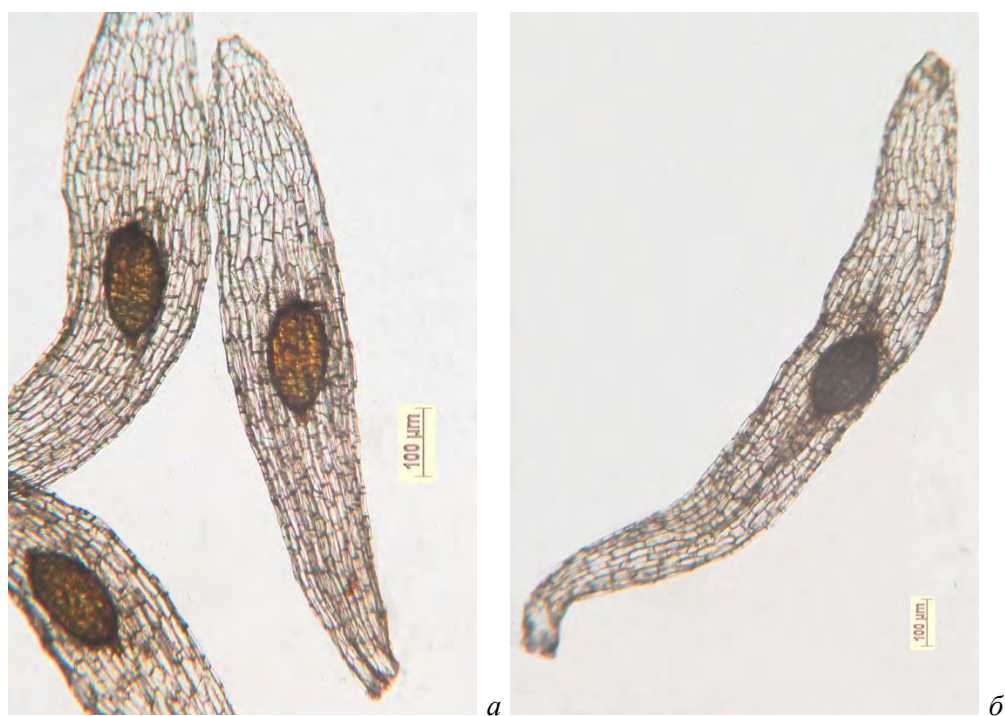


Рис. 1. Семена орхидных Limodorum-типа: *Epipactis pontica* (а) и *Epipactis helleborine* (б)

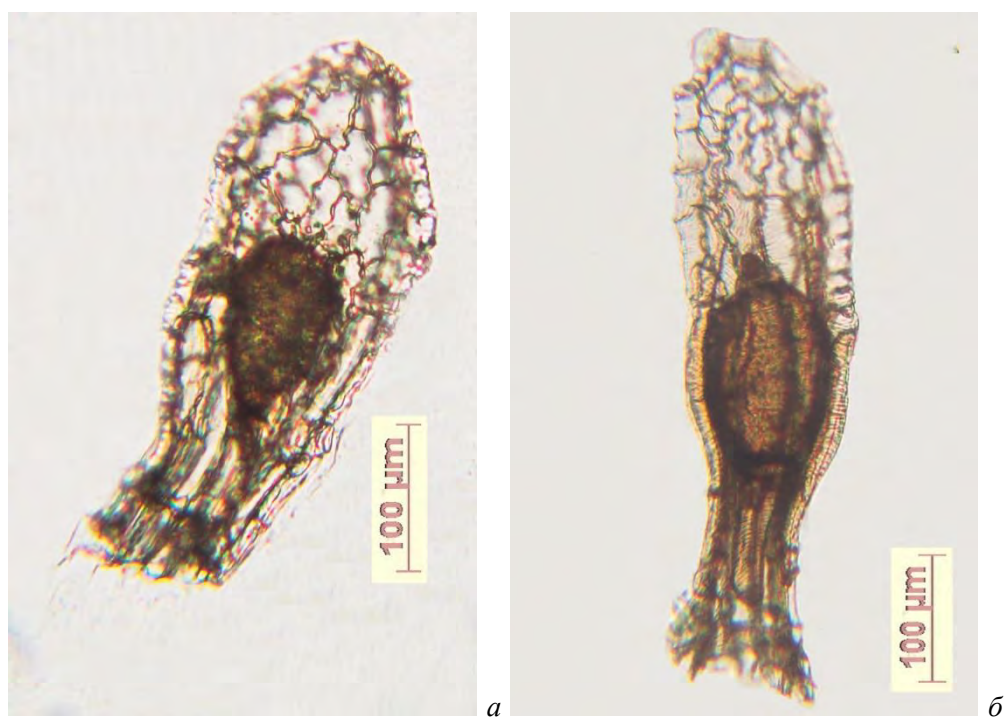


Рис. 2. Семена орхидных Orchis-типа: *Orchis provincialis* (а) и *Serapias feldwegiana* (б)

Минимальным ОВ обладает *S. spiralis*. Размеры семян скрученника по нашим данным немного больше, но объём воздушного пространства несколько меньше ( $57,52 \pm 1,40$  %) приведенного в литературе – 69 % (Arditti, Ghani, 2000).

Сравнение трёх видов рода *Ophrys* показало, что минимальны размеры семян у *Ophrys O. caucasica*, однако за счёт более мелкого зародыша объём воздушного пространства семени у этого вида больше, чем у *O. apifera* Huds., семена которой несколько больше по размерам. Семена *O. oestriifera* крупнее, чем у двух предыдущих видов, и крупнее других семян *Orchis*-типа.

Зародыши в семенах *A. pyramidalis*, *O. provincialis*, *S. satyrioides* относительно мелкие, тогда как в семенах *A. morio* subsp. *caucasica*, *S. spiralis*, *O. purpurea*, *S. feldwegiana*, видов рода *Ophrys* гораздо крупнее относительно длины семенной оболочки, что хорошо заметно визуально при просмотре под микроскопом. К видовым характеристикам можно отнести волнистые антиклинальные стенки клеток оболочки около халазального конца у *O. provincialis* (при слабо выраженной скульптуре, рисунок 2 а) и *S. feldwegiana* (при ярко выраженном скульптурном рисунке периклинальных стенок клеток семенной оболочки, рисунок 2 б).

Изученная группа видов включает луговые и лугово-опушечные светолюбивые виды с семенами *Orchis*-типа и лесные теневыносливые виды с семенами *Limodogum*-типа. Можно предположить, что для лесных видов оправдано иметь семена с большим объёмом воздушного пространства, тогда как луговым видам достаточно меньшего объёма для эффективного распространения семян в условиях свободного движения воздуха на открытых пространствах. Некоторые виды несколько не вписываются в такую достаточно простую схему, и тому могут быть найдены вполне логичные объяснения в истории распространения видов по обширным территориям ареалов. Например, *S. satyrioides* производит семена *Orchis*-типа, при этом в Сочинском Причерноморье произрастает в тенистых широколиственных лесах. Однако в Геленджикском, Новороссийском районах и в Крыму нередко встречается в открытых местообитаниях и там может условно считаться лугово-опушечным видом. Ситуация с соответствием типа семян и типа местообитаний будет проясняться по мере дальнейшего накопления сведений о морфологии семян разных видов орхидных, произрастающих в различных условиях.

Результаты морфометрических исследований представлены в таблице 1.

Таблица 1

Морфометрические параметры семян орхидных Сочинского Причерноморья.

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зарод.	ОС, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>-3</sup>	ОЗ, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>-3</sup>	ОВ, %
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i>	582,09±9,06 × 143,94±2,62	158,06±2,10 × 102,22±1,69	4,19±0,12	1,57±0,03	3,19±0,11	0,90±0,004	70,70±1,15
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	460,02±8,25 × 154,02±3,83	156,61±4,19 × 101,49±2,36	3,10±0,08	1,56±0,03	3,07±0,19	0,94±0,006	67,93±1,43
<i>Cephalanthera damasonium</i>	1002,13±14,80 × 189,18±3,44	208,30±2,24 × 134,03±1,95	5,46±0,13	1,58±0,03	9,52±0,33	2,00±0,006	77,25±0,96
<i>Dactylorhiza euxina</i>	379,04±6,44 × 175,11±3,61	140,42±1,98 × 87,44±1,38	2,26±0,07	1,64±0,03	3,11±0,13	0,58±0,002	78,81±1,26
<i>Epipactis helleborine</i>	1392,0±24,60 × 214,60±4,1	217,0±2,7 × 111,5±1,8	6,63±0,15	1,98±0,04	17,47±0,82	1,44±0,005	90,77±0,40
<i>Epipactis pontica</i>	914,9±22,3 × 212,2±4,7	222,0±2,4 × 113,6±1,8	4,0±0,12	1,98±0,03	11,68±0,66	1,55±0,006	83,67±0,92
<i>Limodorum abortivum</i>	1019,3±16,7 × 312,2±5,7	228,8±2,8 × 138,3±2,1	3,36±0,08	1,68±0,03	26,54±0,99	2,35±0,008	90,62±0,35

Продолжение табл. 1

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зарод.	ОС, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>-3</sup>	ОЗ, мм <sup>3</sup> ×10 <sup>-3</sup>	ОВ, %
<i>Ophrys apifera</i>	507,3±15,4 × 121,2±4,4	121,9±2,7 × 82,1±1,8	4,36±0,09	1,50±0,02	2,64±0,24	0,49±0,003	71,63±1,03
<i>Ophrys caucasica</i>	448,0±6,0 × 122,2±2,4	114,7±3,2 × 48,1±1,6	3,44±0,07	1,46±0,03	2,21±0,001	0,42±0,002	80,44±0,96
<i>Ophrys oestriфера</i>	664,9±40,1 × 144,6±2,2	121,7±1,4 × 79,7±1,2	3,40±0,07	1,55±0,03	2,67±0,001	0,42±0,01	83,53±0,79
<i>Orchis provincialis</i>	340,34±6,77 × 131,22±3,36	100,11±2,05 × 74,95±1,55	2,72±0,08	1,36±0,03	1,63±0,009	0,32±0,002	78,08±1,34
<i>Orchis purpurea</i>	403,49±4,74 × 132,02±2,10	129,65±1,89 × 82,85±1,55	3,12±0,06	1,60±0,03	1,88±0,006	0,49±0,002	72,08±1,46
<i>Serapias feldwegiana</i>	459,56±6,36 × 141,08±2,29	144,68±2,25 × 95,54±1,64	3,32±0,07	1,53±0,03	2,45±0,009	0,36±0,002	75,54±0,53
<i>Spiranthes spiralis</i>	518,7±9,0 × 126,4±2,4	189,7±2,9 × 93,8±1,6	4,20±0,10	2,06±0,04	2,24±0,1	0,90±0,004	57,52±1,40
<i>Steveniella satyrioides</i>	629,6±11,0 × 173,4±2,8	145,8±1,8 × 102,9±1,5	3,49±0,08	1,43±0,02	5,08±0,19	0,83±0,003	82,54±0,67

Примечание к таблице. ОС – объём семени, ОЗ – объём зародыша, ОВ – объём свободного воздушного пространства внутри семени. Цифрами дан средний показатель ± ошибка среднего.

Процент беззародышевых семян по подсчётам 2014 и 2015 годов варьирует у разных видов от 0,3 до 43 %, минимален (менее 6 %) у *O. oestriфера*, *O. purpurea*, *S. spiralis* и всех видов с семенами Limodorum-типа, максимален (более 38 %) у *A. morio* subsp. *caucasica*, *A. pyramidalis*, *S. feldwegiana*. Этот показатель может варьировать у одного вида по годам и в разных популяциях. Например, *O. caucasica* имела 8 и 14 % семян без зародышей в двух местонахождениях в 2014 году и 24 % в первом из них год спустя. Причины могут быть разными, в том числе и в погодных условиях, от которых зависит активность опылителей.

## ВЫВОДЫ

1. Семена изученных видов орхидей относятся к Limodorum-типу и Orchis-типу. Семена большинства видов хорошо различаются по размерным характеристикам и деталям строения семенной оболочки.

2. Максимальная длина семенной оболочки характерна для видов с семенами Limodorum-типа, в этой группе самые крупные семена отмечены у *Epipactis helleborine*. По объёму воздушного пространства на первом месте – *Limodorum abortivum*. Семена *Epipactis helleborine* и *Epipactis pontica* достоверно различаются по размерам и форме семенной оболочки.

3. Самые мелкие семена из изученных видов отмечены у *Orchis provincialis*, объём воздушного пространства внутри семени минимален у *Spiranthes spiralis*.

4. Сравнение параметров семян близких видов показывает их сродственность и в то же время в некоторых случаях заметны характерные видовые различия.

5. Сопоставление литературных и собственных данных для некоторых широко распространённых видов, в частности, *Epipactis helleborine*, указывает на наличие географической изменчивости основных характеристик для значительно удалённых популяций.

6. Предварительно можно отметить соответствие типа семян и типа местообитаний видов.

7. Доля семян без зародышей варьирует в плодах у разных видов, у разных популяций одного вида и в разные годы.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю признательность Макаровой Елене Леонидовне, бесценной спутнице в путешествиях по Сочинскому Причерноморью, а также активистам Сочинского отделения Русского географического общества за многолетнюю поддержку.

### Список литературы

- Аверьянова Е. А. *Epipactis pontica* Taubenheim (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // Turczaninowia. – 2013б. – Т. 16, вып. 3. – С. 38–43.
- Зернов А. С. Иллюстрированная флора юга Российской Причерноморья. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 588 с.
- Кириллова И. А. Морфометрический анализ и качество семян орхидных на северной границе распространения // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1–5 июня 2015 г. Минск, Беларусь). – Минск: А. Н. Варакин, 2015. – С. 84–88.
- 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 // Ботан. журн. 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.
- Литвинская С. А. Семейство Orchidaceae на Северо-Западном Кавказе: география, экология, охрана // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 272–279.
- Макарова Е. Л., Шулаков А. А. *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn. (Orchidaceae) – новый вид для природной флоры России и Кавказа // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 286–289.
- Солодько А. С., Макарова Е. Л. Орхидеи Сочинского Причерноморья. – Сочи, 2011. – 48 с.
- Хомутовский М. И. Антэкология, семенная продуктивности оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности. – Дисс. ... к.б.н., Москва. – 2012. – С. 77.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. – 2007. – Вып. 4. – № 8 (36). – С. 205–208.
- Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. – 2000. – 145. – P. 367–421.
- 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, N 10. – P. 1128–1137.
- Barthlott W., Große-Veldmann B. & Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. – Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, 2014. – Englera 32. – 245 p.
- Chase, M W., Phippen, J. Seed morphology in the Oncidiinae and related subtribes (Orchidaceae) // Syst. Bot. – 1988. – 13 – P. 313–323.
- Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. – London: A&C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
- Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 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, N 4. – P. 508–518.

**Averyanova E.A. Morphology of seeds of some species of orchids (Orchidaceae) Sochi Black Sea Coast // Ekosystemy. 2015. Iss. 4 (34). P. 52–57.**

The results of the study of seed morphology of 15 species of orchids Sochi Black Sea Coast. The seeds of four species referred to *Limodorum*-type, and the rest – to the *Orchis*-type. Analyzed parameters of seeds of different species, marked by the maximum and minimum values, the comparison of different species is given. For the first time in Russia characteristic of seeds of *Epipactis pontica* Taub. is given.

*Key words:* Orchidaceae, seeds, morphology, Sochi Black Sea Coast.

Поступила в редакцию 17.12.2015 г.