

УДК 582.594.2:581.48(479.2)

Морфология семян некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Западного Закавказья

Аверьянова Е. А.

*Сочинский институт Российского университета дружбы народов
Сочи, Россия
drjoma2zimovnikova@gmail.com*

Изучена морфология семян 15 видов корневищных и тубероидных орхидей. Зрелые семена брали в период диссеминации из коробочек средней части соцветий популяций орхидей Сочинского Причерноморья, Туапсинского, Геленджикского и Новороссийского районов (Западное Закавказье). Семена исследовали, измеряли и фотографировали под световым микроскопом. Семена трех видов относят к *Limodorum*-типу, остальные – к *Orchis*-типу. Представлены данные о некоторых качественных (цвет, форма, скульптура клеток оболочки) признаках семян и результаты их количественной оценки (число клеток вдоль зародыша, размеры и объем семени и зародыша, объем свободного воздушного пространства внутри семени, индексы семени и зародыша). Полученные данные проанализированы в сравнительном аспекте. Сделаны предварительные выводы о диагностической ценности нескольких качественных характеристик семян.

Ключевые слова: Orchidaceae, семена, морфология, диагностические признаки, Западное Закавказье.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение процесса репродукции орхидей, включая выявление степени морфологических отличий семян отдельных видов, важно как для выявления филогенетических связей внутри семейства, так и для разработки мер по охране и восстановлению популяций этих редких и, в ряде случаев, исчезающих видов. Значимость морфологии семян как устойчивого комплекса признаков оценена многими исследователями (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980; Chase, Phippen, 1988; Arditti, Ghani, 2000 и др.) и в последнее время ее изучению уделяется особое внимание (Akçin et al, 2010; Barthlott et al, 2014; Verma et al, 2014; Güler, 2016; Şeker, Şenel, 2017 и др.).

Изучение морфологии семян орхидных Западного Закавказья до наших работ не проводилось. Представленные в данной статье сведения получены в ходе продолжения проведенных нами ранее исследований по изучению морфологии семян орхидей Сочинского Причерноморья (Аверьянова, 2015).

Определение орхидных до вида в природных условиях удается, как правило, только в короткий период цветения (2–3 недели в году). В отдельных биоценозах разные виды цветут коротко и в разное время. Поэтому в период цветения каждый участок приходится обследовать несколько раз, что значительно повышает трудоемкость исследовательских работ и ограничивает их в пространственном отношении. Во время зимней вегетации можно предполагать по внешнему виду розетки листьев, к какому роду относится встреченная особь, и это касается примерно третьей части спектра родов. После цветения полевое определение до вида уже затруднено, до рода – может быть более достоверным при хорошем знании местной флоры орхидных, но выявить новые виды не удастся. Таким образом, изучение флоры орхидных в биотопе возможно лишь в узких временных рамках. Эти рамки можно раздвинуть достаточно значительно, учитывая длительную диссеминацию многих видов (до 3–4, а иногда до 6–7 месяцев в году), если разработать метод определения по семенам.

Цель исследований – дальнейшее пополнение массива данных по морфологии семян орхидей Западного Закавказья и выявление отличий семян разных таксонов в изученных группах – *Limodorum*-тип и *Orchis*-тип.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена орхидных 15 видов собраны в разных популяциях в низко- и среднегорьях Западного Закавказья в бассейнах рек Псоу, Мзымта, Хоста, Агура, а также в Новороссийском, Геленджикском и Туапсинском районах Краснодарского края (табл. 1). Исследования проводились на протяжении 2011–2017 годов.

Зрелые семена брали из коробочек средней части соцветий.

Измерения и фотографирование проводили под откалиброванным микроскопом Биолам с камерой Levenhuk800.

Морфометрию семян проводили по работам J. Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979; Nealey et al., 1980). Индекс семени (ИС) и индекс зародыша (ИЗ) вычисляли как отношение длины к ширине. Объем семени (ОС) вычисляли по формуле $ОС=2/3 \times \pi \times (1/2 \text{ ШС})^2 \times (1/2 \text{ ДС})$, где ШС – ширина семенной оболочки, ДС – длина семенной оболочки. Объем зародыша (ОЗ) вычисляли по формуле $ОЗ=4/3 \times \pi \times (1/2 \text{ ДЗ}) \times (1/2 \text{ ШЗ})^2$, где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша. Объем свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) вычисляли по формуле $ОВ=(ОС-ОЗ)/ОС \times 100 \%$.

В ходе исследований проведена морфометрия 50–70 семян каждого вида. Статистическая обработка данных проведена в программе Libre–Office–Calc.

Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995), а также работе В. В. Куропаткина и П. Г. Ефимова (Куропаткин, Ефимов, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993) семена трех из изученных видов относятся к *Limodorum*-типу (*Cephalanthera cuculata* Boiss. et Heldr., *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich.), остальные двенадцать – к *Orchis*-типу.

Limodorum-тип. Семена крупные – до 1,5 мм в длину, имеют ярко выраженную удлиненную веретеновидную или линейную форму. Клетки семенной оболочки слегка продолговатые или изодиаметрические, видимое число их – 24–32 вдоль семени и 10–12 поперек. Скульптура поверхности клеток не выражена, наблюдали лишь отдельные продольные (по одному на клетку) и реже поперечные штрихи, напоминающие складки. Под световым микроскопом зародыш овалоидный, с темно-коричневым однородным содержимым, с выступом в сторону микропиле, а иногда и к халазальному концу (рис. 1А). Наибольшая длина семени в этой группе у *Cephalanthera longifolia*, у него же максимален объем свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ, табл. 2). Последнее обстоятельство отразилось на цвете семян: семена в массе при наблюдении в лупу очень светлые, серо-желтоватые, в отличие от светло-коричневых у других видов. Семена *C. cuculata* отличны от других видов рода по плотности стенок клеток семенной кожуры: и антиклинальные, и периклинальные стенки толстые, слабо прозрачные (рис. 1В). В роду наименьшие размеры имеют семена *C. damasonium* (Mill.) Druce (см. также Аверьянова, 2015).

Orchis-тип. Семена, как правило, мелкие по сравнению с *Limodorum*-типом. Семена веретеновидные, грушевидные, овальные либо промежуточной формы. Максимум ширины семени обычно приходится на область зародыша, иногда – ближе к халазальной части (грушевидная форма). Клетки семенной оболочки различны по форме в зависимости от места расположения: немного удлиненные в микропиллярной части, значительно вытянутые в области зародыша и практически изодиаметрические в халазальной части. У ряда видов эта разница выражена сильно (например, *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman), у других гораздо слабее (*Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.). Число клеток чаще 7–9 вдоль семени и 5–7 поперек, у некоторых число клеток отличается (например, *Coeloglossum viride*). Скульптура поверхности клеток семенной оболочки выражена в разной степени: от полного

отсутствия (*Orchis mascula* (L.) L., *O. punctulata* Stev. ex Lindl.) (рис. 1С) до отчетливо видимой (*Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) H. Baumann & Kunkele, *D. romana* subsp. *georgica* (Klinge) Soo, *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *N. tridentata*, *P. bifolia* (L.) Rich.) (рис. 2А), с промежуточными вариантами (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *O. militaris* subsp. *stevenii* (Rchb. f.) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter, *O. simia* Lam. (рис. 2В). При этом у *P. bifolia* наблюдаем частые штрихи скульптуры, а у *D. urvilleana* – редкие с разветвлениями и перемычками (рис. 2С).

Видимый в световой микроскоп рисунок поверхности клеточных стенок может быть сходен у неродственных видов как, например, петлевидный рисунок антиклинальных стенок *Anacamptis laxiflora* subsp. *dielsiana* (Soó) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr. и *G. conopsea* (рис. 3А, 3В).

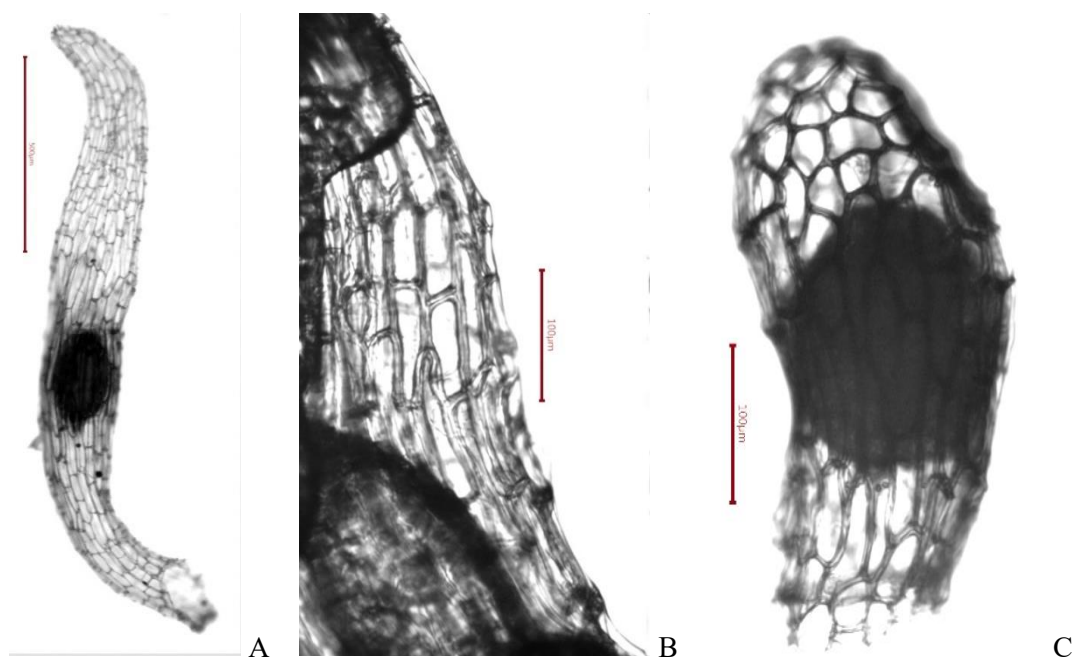


Рис. 1. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Cephalanthera longifolia*, семя *Limodorum*-типа; В – *Cephalanthera cuculata*, фрагмент оболочки с утолщенными стенками клеток; С – *Coeloglossum viride*, семя *Orchis*-типа, периклиальные стенки клеток оболочки без скульптурного рисунка.

Извитые линии выступов антиклинальных стенок на халазальном конце семени характерны для видов рода *Orchis*, встречаются, например, у *O. punctulata* и у *O. militaris* subsp. *stevenii* и особенно отчетливо у *O. mascula* (рис. 3С).

В этой группе максимальны размеры семян у *P. bifolia*, *D. romana* subsp. *georgica* и *D. urvilleana*. Минимальны – у представителей рода *Orchis* и *H. caprinum*. За счет относительно крупного зародыша минимальное воздушное пространство отмечено у *G. conopsea*, максимальное – у *O. mascula* и *O. simia*. Цвет семян преимущественно коричневый разной интенсивности.

Зародыш уплощенно-овалоидный, иногда почти шаровидный, часто с заметным выступом в сторону микропиле. На просвет у многих видов зародыш выглядит состоящим из относительно крупных шарообразных клеток (рис. 4).

Сведения о наиболее общих морфологических признаках семян 15 видов изученных нами видов орхидей с указанием местонахождения и даты их обнаружения в Западном Закавказье представлены в таблице 1. Результаты морфометрических исследований представлены в таблице 2.

Полученные нами данные по морфологии семян орхидных в основном совпадают с аналогичными данными по этим видам из других частей ареалов. Так, размеры семян *O. mascula*, *O. simia*, *H. caprinum* и *N. tridentata* из Турции (Akçin, 2009; Güler, 2016) близки к размерам семян этих видов из Западного Закавказья. Исключение составляют семена *D. urvilleana* из окрестностей Сочи, которые значительно крупнее семян орхидеи этого вида из Турции. Кроме того, семена *O. purpurea* subsp. *caucasica* заметно мельче семян *O. purpurea* из Турции, что можно расценивать как подтверждение подвидового статуса первого. Совпадение наблюдается также в размерах семян *C. longifolia*, *C. rubra*, *G. conopsea* и *P. bifolia* с таковыми из Предуралья (Шибанова, Долгих, 2010).

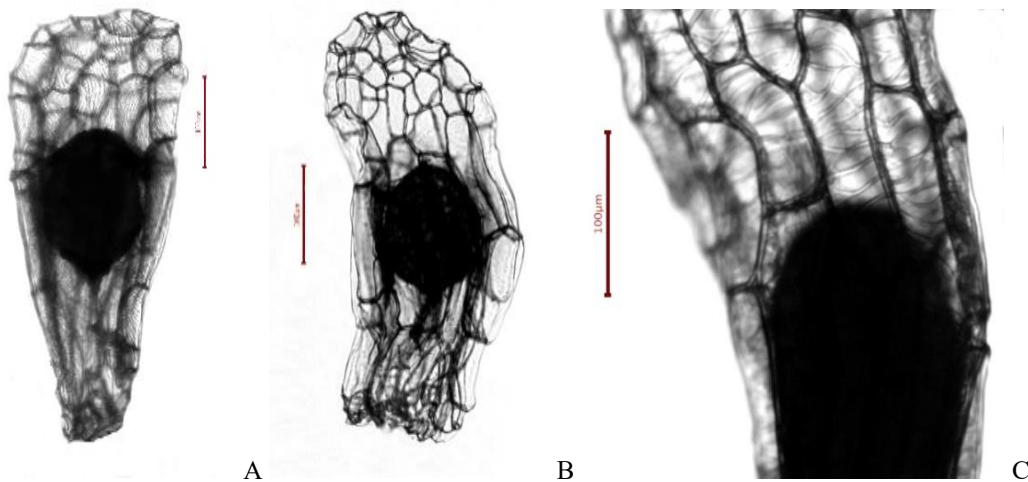


Рис. 2. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Neotinea tridentata*, частые штрихи скульптуры периклиальных стенок; В – *Orchis militaris* subsp. *stevenii*, скульптурный рисунок выражен слабо; С – *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica*, редкие штрихи скульптуры периклиальных стенок.

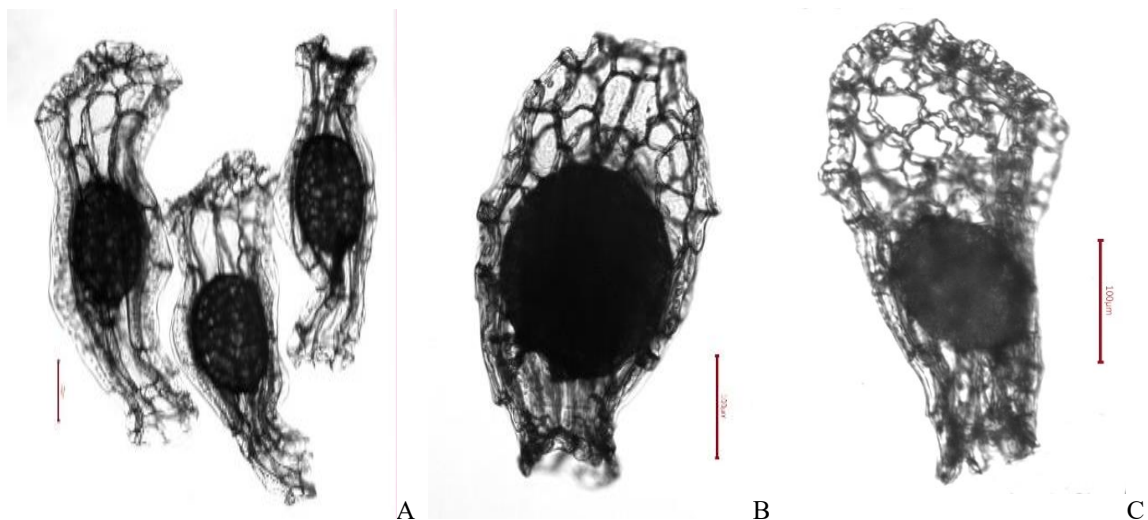


Рис. 3. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Anacamptis laxiflora* subsp. *dielsiana*, петлевидный рисунок антиклинальных стенок; В – *Gymnadenia conopsea*, петлевидный рисунок антиклинальных стенок; С – *Orchis mascula*, извитые антиклинальные стенки халазальной части семени.

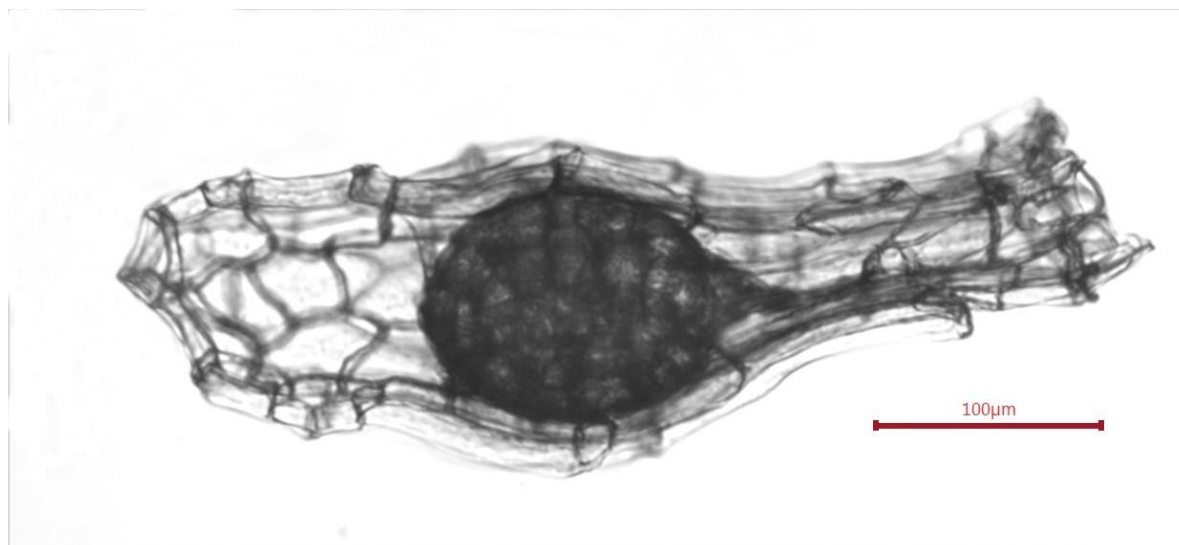


Рис. 4. Семя *Orchis militaris* subsp. *stevenii* с зародышем в проходящем свете. Видны шарообразные клетки зародыша.

Таблица 1

Общие морфологические признаки семян орхидей с указанием местонахождения и даты их обнаружения в Западном Закавказье

Вид	Местонахождение	Дата	Цвет семян	Форма семени	Число клеток вдоль семени	Скульптура клеток оболочки семени	Особые признаки
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Anacamptis laxiflora</i> subsp. <i>dielsiana</i>	Новороссийский р-он, Суджукская лагуна	25.06.16	Светло-коричневый	Удлиненно-грушевидная	7	Утолщения антиклинальных стенок	Петлевидный рисунок антиклинальных стенок
<i>Cephalanthera cuculata</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	20.06.16	Светло-желтый	Веретеновидная	16–18	Продольные редкие складки	Толстые стенки клеток
<i>C. longifolia</i>	Окр. пос. Текос Геленджикского р-на	21.07.16	Серовато-желтоватый	Линейная	30–32	Нет	-
<i>C. rubra</i>	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	06.08.16	Серовато-желтоватый	Линейная	15–17	Продольные редкие складки	Утолщенные стенки клеток
<i>Coeloglossum viride</i>	Хр. Аибга Адлерского р-на	14.08.15	Ярко-коричневый	Овальная	8–10	Нет	Толстые антиклинальные стенки
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	03.07.16	Коричнево-желтый	Коротко-веретеновидная	9–11	Редкие штрихи	-
<i>D. romana</i> subsp. <i>georgica</i>	Окр. пос. Текос Геленджикского р-на	21.07.16	Желтовато-коричневатый	Грушевидная	9	Четкие редкие штрихи	-
<i>Himantoglossum caprinum</i>	Окр. пос. Верхне-Баканский Новороссийского р-на	21.07.16	Темно-коричневый	Овальная	5–7	Частые косые штрихи	-
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	20.06.16	Коричневый	Овально-грушевидная	7–8	Слабые разводы	Петлевидный рисунок антиклинальных стенок
<i>Neotinea tridentata</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	25.06.17	Светло-коричневый	Удлиненно-грушевидная	5	Частые изогнутые штрихи	Контрастная форма клеток

Морфология семян некоторых видов орхидей
(Orchidaceae) Западного Закавказья

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Orchis mascula</i>	Окр. пос. Монастырь Адлерского р-на	27.06.17	Коричневый	Грушевидная	7–8	Нет	Извитые антиклинальные стенки
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevanii</i>	Окр. пос. Бжид Геленджикского р-на	05.07.17	Коричневый	Грушевидная	6	Слабые волнистые штрихи	-
<i>O. punctulata</i>	Окр. г. Туапсе	01.07.17	Светло-коричневый	Овально-грушевидная	6–8	Нет	Слабые петли антиклинальных стенок
<i>O. simia</i>	Окр. пос. Виноградный Геленджикского р-на	22.06.16	Коричневый	Удлиненно-овальная	5–8	Слабые разводы	Редкие поперечные складки периклинальных стенок
<i>Platanthera bifolia</i>	Окр. пос. Хлебороб Адлерского р-на	10.08.11	Коричневый	Веретеновидная	9–11	Частые косые штрихи	-

Таблица 2

Морфометрические параметры семян орхидей Западного Закавказья

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зародыша	ОС, мм ³ ×10 ⁻³	ОЗ, мм ³ ×10 ⁻³	ОВ, %
	x±m						
<i>Anacamptis laxiflora</i> subsp. <i>dielsiana</i>	535,89±15,58 × 186,88±3,66	158,45±4,68 × 117,62±2,69	2,89±0,08	1,34±0,02	5,07±0,3	1,22±0,079	75,73±1,01
<i>Cephalanthera cuculata</i>	1226,97±19,86 × 235,0±6,46	260,56±5,23 × 168,48±4,56	5,35±0,19	1,57±0,04	18,05±0,99	4,59±0,26	73,46±1,47
<i>C. longifolia</i>	1510,90±30,38 × 212,72±5,42	237,64±4,51 × 140,97±6,12	7,24±0,24	1,76±0,08	18,06±0,85	2,93±0,23	82,92±1,70
<i>C. rubra</i>	1280,61±17,47 × 229,86±4,02	270,62±4,17 × 162,79±2,99	5,62±0,13	1,67±0,03	17,85±0,69	4,42±0,19	74,74±1,14
<i>Coeloglossum viride</i>	443,82±8,41 × 178,48±3,99	178,62±3,50 × 126,85±1,99	2,54±0,05	1,42±0,03	3,98±0,27	1,53±0,07	57,20±1,60
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	1285,99±38,37 × 277,93±7,60	295,96±8,94 × 206,39±5,77	4,68±0,14	1,46±0,04	27,22±1,79	7,02±0,57	73,17±1,56
<i>D. romana</i> subsp. <i>georgica</i>	803,26±17,56 × 203,23±4,64	205,21±4,31 × 146,25±3,30	4,02±0,09	1,42±0,02	9,25±0,46	2,86±0,18	67,78±1,21
<i>Himantoglossum caprinum</i>	402,64±4,35 × 162,84±2,01	147,54±1,93 × 118,20±1,60	2,49±0,03	1,25±0,01	2,83±0,09	1,10±0,04	60,54±1,26
<i>Gymnadenia conopsea</i>	445,04±9,03 × 209,62±4,18	196,85±4,20 × 159,75±2,85	2,14±0,05	1,23±0,02	5,19±0,22	2,70±0,15	46,08±2,69
<i>Neotinea tridentata</i>	453,36±10,82 × 167,30±6,26	149,05±5,54 × 115,56±5,54	2,79±0,12	1,44±0,13	3,46±0,26	1,16±0,13	67,62±2,49
<i>Orchis mascula</i>	372,11±6,24 × 189,81±4,65	131,91±4,39 × 98,50±3,81	1,99±0,05	1,36±0,02	3,62±0,21	0,76±0,08	79,59±1,51
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevanii</i>	451,72±11,16 × 143,46±2,19	135,24±1,95 × 100,96±1,44	3,18±0,09	1,34±0,02	2,46±0,10	0,74±0,03	69,24±1,04
<i>O. punctulata</i>	328,58±6,81 × 149,03±4,75	117,93±3,08 × 88,98±2,06	2,29±0,07	1,33±0,03	2,02±0,13	0,51±0,04	70,58±2,17
<i>O. simia</i>	397,73±5,87 × 184,67±3,84	138,69±2,26 × 101,31±2,07	2,21±0,07	1,38±0,02	3,61±0,16	0,79±0,04	77,48±1,27
<i>Platanthera bifolia</i>	819,18±10,62 × 155,95±1,72	217,04±3,51 × 137,87±1,65	5,28±0,08	1,60±0,02	5,26±0,15	2,19±0,08	68,20±0,95

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

Данные по *C. longifolia* из Калужской области (Хомутовский, 2015) совпадают с полученными нами, но, судя по микрофотографии М. И. Хомутовского, семена из Калужской области имеют несколько другую форму – они менее вытянуты, соответственно, индекс семени у них значительно ниже, чем у причерноморских особей. Размеры семян крымских особей *C. longifolia* и *C. rubra* (Назаров, 2016) несколько меньше, чем у экземпляров, изученных нами. Возможно, это является следствием произрастания особей крымских популяций в более засушливых условиях, характерных для Крыма.

Все эти и другие зафиксированные нами вариации в морфологии семян орхидей, произрастающих в разных частях ареала, говорят о том, что как размеры семян, так и их форма, несмотря на относительную консервативность этих признаков, в определенной степени изменчивы под влиянием экологических факторов или являются следствием продолжительной географической изоляции.

Предварительная оценка специфичности, например, угла наклона штрихов утолщения в скульптурном рисунке поверхности клеток семенной оболочки у тех видов, у которых они хорошо заметны, оценивается нами как низкая. Такой вывод, вопреки мнению N. Güler (Güler, 2016), сделан на основе прямых наблюдений. Углы наклона штрихов по отношению к продольной оси клетки у *Neotinea tridentata* варьируют, и штрихи могут быть названы косо-диагональными, дуговидно-изогнутыми, иногда близкими к продольным. У вышеназванного автора утверждается, что штрихи у этого вида поперечные, и это даже положено в основу ключа для определения видов орхидей Турции по внешним признакам семян. Мы не можем исключать, что отмеченная разница определяется географической изменчивостью видов. Но все же данный факт заставляет более внимательно относиться к выбору значимых диагностических признаков. Тем более, что наблюдения над *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. показывают варьирование косых штрихов с продольными в присутствии иногда поперечных; аналогичные факты отмечены и для видов рода *Ophrys* L., для *Stevaniella satyrioides* (Stev.) Schlechter и некоторых других видов. В то же время расстояние между штрихами, на наш взгляд, является более специфичным признаком, чем угол наклона. Частые штрихи скульптуры характерны для *N. tridentata*, *P. bifolia*, *H. caprinum* и некоторых других, а большие расстояния между штрихами присущи семенам видов *Dactylorhiza*. Исключение составляет *D. euxina* (Nevski) Czer. с хребта Аибга, у которого нами скульптура не обнаружена вообще. Отсутствие скульптурных утолщений оболочки семени в сочетании с извитыми антиклинальными стенками клеток халазальной области дает комплекс диагностических признаков *O. mascula*, *O. provincialis* Balb. ex DC, но не присуще subgen. *Orchis* sect. *Orchis*, то есть специфичность этого комплекса уже выше, чем у таких признаков, как угол наклона штрихов и их частота. Одновременно необходимо учитывать, что сами по себе отсутствие скульптуры и извилистость антиклинальных стенок по отдельности встречаются и у других таксонов.

Что касается цвета семян, то интенсивность этого показателя меняется даже в пределах одной популяции, трудно поддается объективной оценке и зависит как от экологических факторов, так и от стадии вызревания семян, и потому может быть использована при диагностике лишь в ограниченной степени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Расширение базы данных по морфологии семян орхидей, включающей и качественные, и количественные характеристики, дает все больше возможностей выделения и оценки тех особенностей строения семян, которые могут помочь определению видов в полевых условиях. Последнее обстоятельство необычайно важно в деле охраны и восстановления популяций редких орхидей.

Кроме этой сугубо прагматической задачи, изучение морфологии семян даст дополнительные основания для построения более естественной классификации наземных орхидей нашей флоры, тем более что в список ее включаются все новые и новые виды.