

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *ORCHIS PURPUREA* HUDS. В ЮГО-ВОСТОЧНОМ КРЫМУ

© 2024 г. В. Ю. Летухова*, @, И. Л. Потапенко*

*ФГБУН “Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН”,
пгт. Курортное, ул. Науки, 24, г. Феодосия, Крым, 298188 Российская Федерация

@E-mail: letukhova@gmail.com

Поступила в редакцию: 31.05.2023

После доработки 21.09.2023

Принята к публикации 21.09.2023

Проведено сравнение организменных и популяционных параметров ятрышника пурпурного — *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в различных условиях произрастания. Определены онтогенетический тип ценопопуляций, индексы возрастности, эффективности, восстановления, жизненность особей, индекс пластичности. Наибольшая численность растений отмечена в лесных сообществах. Демографические и морфологические параметры ценопопуляций незначительно различались между собой. Отмечены незначительные колебания жизненности особей в зависимости от условий местообитания и условий вегетационного сезона. Успешность опыления растений степных биотопов гораздо выше, чем у растений лесных биотопов: средняя завязываемость плодов в степных биотопах составила 39.63 %, в лесных — 4.97–5.84 %. Тем не менее, это не повлияло на репродуктивный успех, главным индикатором которого является наличие новых поколений растений: во всех изученных ценопопуляциях отмечена высокая доля особей прегенеративного периода. Установлено, что *O. purpurea* обладает широкой экологической амплитудой и высокой адаптивностью к фитоценоотическим изменениям местообитаний. Вид способен произрастать в широком спектре экологических условий, не меняя своих морфологических, демографических и онтогенетических параметров.

Ключевые слова: *Orchis purpurea* Huds., Крым, демографические параметры, морфологические признаки, жизненность, успешность опыления.

DOI: 10.31857/S1026347024030104, **EDN:** VAICIM

В результате негативного воздействия различных природных и антропогенных факторов растительный мир нашей планеты в настоящее время сталкивается с серьезными угрозами и деградацией на значительных территориях. В первую очередь это относится к редким и уязвимым видам растений, к которым принадлежат и все представители семейства Orchidaceae. Их редкость, в первую очередь, обусловлена особенностями биологии (низким уровнем опыления, низким процентом прорастания семян, длительным прегенеративным периодом развития). На состояние популяций и репродуктивный успех орхидных могут оказывать влияние и условия произрастания: растительные сообщества, условия освещения и увлажнения. Только всестороннее исследование биологии и экологии растений станет основой разработки методов и подходов мониторинга видов и будет способствовать успешному сохранению их природных популяций.

Мониторинг популяций представителей семейства Orchidaceae на территории Юго-Восточного Крыма нами проводится с 2014 г. (Летухова, Потапенко, 2017;

Letukhova, Potapenko, 2021). Объектом данного исследования стал редкий охраняемый вид ятрышник пурпурный — *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae). Вид занесен в Красную книгу Российской Федерации и региональные Красные книги республик Адыгеи, Дагестана, Кабардино-Балкарской, Карачаево-Черкесской, Крыма, Северной Осетии — Алании, Чеченской, Краснодарского и Ставропольского краев и г. Севастополя (Плантариум, 2023), в Конвенцию “О международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения” (CITES, 2023), Европейский Красный список (Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, 1979), Красный список МСОП (Rankou, 2011).

O. purpurea — это многолетнее корнеклубневое растение с цветоносным стеблем до 90 см высотой. Соцветие густоцветковое, часто очень крупное (до 25 см длиной). Цветки пурпурных тонов различной интенсивности с темно-пурпурными пятнами в средней части и более темным краем. *O. purpurea* принадлежит к категории обманывающих орхидей:

ее цветки не выделяют нектар и привлекают опылителей своей яркой окраской. *O. purpurea* встречается в большей части Европы (кроме севера) и в Малой Азии. В Крыму вид распространен в горной части, отмечен на лесных полянах, опушках, в зарослях кустарников, а также в дубовых, буковых, грабинниковых и смешанных лесах (Красная книга республики Крым, 2015; Фатерыга и др., 2019).

Цель настоящей работы — сравнение организменных и популяционных параметров, а также изучение состояния ценопопуляций *O. purpurea* в различных эколого-ценотических условиях Юго-Восточного Крыма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На территории Юго-Восточного Крыма *O. purpurea* отмечен как в степных (Меганом, Узун-Сырт, Тепе-Оба, Карадаг), так и в лесных ценопопуляциях (Карадаг, Кизилташ) (Миронова, Шатко, 2001, 2011; Шатко, Миронова, 2011, 2012; Миронова, Фатерыга, 2015). Вид встречается как одиночно, так и группами. Нами для исследования были выбраны три наиболее многочисленные ценопопуляции (ЦП): две в лесных сообществах и одна — в степном. Ценопопуляции из лесных сообществ располагались в горном массиве Кизилташ, ценопопуляция из степного сообщества — на хребте Тепе-Оба (рис. 1). Исследования проводились в 2015–2022 гг.

Горный массив Кизилташ расположен севернее п. Краснокаменка и западнее п. Щебетовка (поселки, подчиняющиеся Феодосийскому горсовету). Эта

территория входит в состав Главной гряды Крымских гор и имеет площадь около 1500 га. В настоящее время эта территория охранного статуса не имеет. Хребет Тепе-Оба, расположенный вблизи г. Феодосия, протянулся на 8–10 км с востока на запад, имеет максимальную высоту 290 м н. у. м. На его территории находится Государственный природный ботанический заказник регионального значения, площадь которого — 1200 га. Характеристики ценопопуляций следующие.

ЦП1 расположена в начале маршрута, ведущего в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь. Это трансекта длиной 300 м и шириной 10 м. Высота н. у. м. — 270–320 м. Тропа проходит по дубово-грабовому лесу. В древесном ярусе доминируют *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus excelsior* L., *Cornus mas* L. Древесный ярус имеет высоту 3–5 м, сомкнутость крон 6–7. Имеется небольшой подлесок (проективное покрытие 10 %), в нем отмечены *Ligustrum vulgare* L., *Cotinus coggygria* Scop. Травянистый ярус сильно разрежен, проективное покрытие 20 %. Отличительной особенностью травянистого яруса является преобладание в его составе *Carex divulsa* Stokes и *Piptatherum holciforme* (M. Bieb.) Roem. et Schult. Имеется мощная подстилка (100 %).

ЦП2 расположена в конце маршрута, ведущего в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь. Это трансекта длиной 200 м и шириной 10 м. Высота н. у. м. — 330–350 м. Это тот же дубово-грабовый лес, однако в растительном сообществе появляются *Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurtto, *Tilia dasystyla* subs. *caucasica* (V. Engl.) Pigott,



Рис. 1. Локалитеты *Orchis purpurea* в Юго-Восточном Крыму (цифрами обозначены номера ценопопуляций).

а в травянистом ярусе — *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Physospermum cornubiense* (L.) DC. Высота древесного яруса — 5 м, сомкнутость крон — 7–8. Проективное покрытие травянистого яруса — 30 %.

ЦПЗ была выделена в восточной части Тепе-Оба в степном разнотравье. Участок площадью 20×15 м расположен на высоте 100 м н. у.м., на склоне СЗ экспозиции, угол склона 5°. В составе растительного сообщества незначительно присутствует кустарниковый ярус (проективное покрытие 5 %, высота 1.5 м), состоящий из *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Crataegus pallasii* Griseb., *Rosa corymbifera* Borkh., *Rosa spinosissima* L. Травянистый ярус хорошо развит: проективное покрытие 90 %, высота 25 см. В составе доминантов отмечены: *Dactylis glomerata* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Poa angustifolia* L. Также присутствуют следующие виды: *Eryngium campestre* L., *Galatella villosa* (L.) Rchb.f., *Linum pallasianum* Schult., *Medicago falcata* subsp. *glandulosa* (W.D.J. Koch) Kozuharov, *Orchis purpurea*, *Teucrium chamaedrys* L., *Veronica multifida* L. и др.

У всех цветущих растений в ценопопуляциях измеряли их биоморфологические параметры: высоту, число листьев, длину и ширину первого и второго листа, длину соцветия, число цветков. На основании этих признаков были рассчитаны следующие индексы: формы первого и второго листа (длина листа/ширина листа), отношение числа цветков к длине соцветия и отношение высоты растения к длине соцветия.

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений..., 1977). Численность ценопопуляций определяли пересчетом всех растений с учетом их онтогенетических состояний. В качестве учетной единицы считали парциальный побег. Онтогенетические состояния растений выделены на основании следующих морфологических признаков: однолистные растения отнесены к ювенильным особям (j), двулистные — к имматурным (im), трехлистные — к виргинильным (v), а растения, сформировавшие четыре и более листа, отнесены к генеративным особям. При этом мы учитывали, что у растений *O. purpurea*, вступивших в генеративный период, в отдельные годы может не происходить образования генеративных органов, однако при визуальном осмотре зачастую на них присутствуют следы цветения в прошлом (усохшие соцветия). Генеративная группа, в свою очередь, была поделена на: молодые генеративные растения (g_1) — растения с четырьмя листьями (в некоторых случаях растение могло давать генеративный побег, сформировав три листа), зрелые генеративные растения (g_2) — с пятью листьями и старые генеративные растения (g_3) — с шестью и более листьями. Субсенильные и сенильные особи в наших ценопопуляциях встречены не были.

Для детальной характеристики демографической структуры ценопопуляций использованы индексы возрастности (Δ), эффективности (ω)

и восстановления (I_v). Возрастной тип ценопопуляций определяли по классификации “дельта-омега” Л. А. Животовского (Животовский, 2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001). При оценке эффективности самоподдержания ценопопуляций использован индекс восстановления (I_v), который мы рассчитывали как отношение количества ювенильных, имматурных и виргинильных особей к количеству генеративных экземпляров (Жукова, 1987).

Жизненность особей оценивали по индексу виталитета (IVC), который определяется по размерному спектру особей в популяции по формуле (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i — значение i -го признака в ценопопуляции, $\bar{X}_i$ — среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций, N — число признаков. Индекс пластичности рассчитывали по следующей формуле: $ISP = IVC_{\max} / IVC_{\min}$ (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

При изучении успешности опыления определяли завязываемость плодов: процентное отношение количества завязавшихся плодов к количеству цветков в соцветии.

Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии с базой данных “POWO” (POWO, 2023).

Предварительную обработку и анализ данных проводили с помощью Microsoft Office Excel 2010. Статистический анализ проводили в программе R версии 4.1.0. Мы использовали W-критерий Шапиро—Уилка для проверки выборок значений морфометрических параметров на нормальное распределение. В случае если выборки отвечали критерию нормального распределения, мы использовали параметрические методы в статистике (дисперсионный анализ с апостериорным сравнением по методу Тьюки), в случае если выборки не отвечали критерию нормального распределения, мы использовали непараметрические методы (тест Крускала—Уолиса, коэффициент ранговой корреляции Спирмена) (Зайцев, 1984; Янцев, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распределение особей *O. purpurea*, произрастающих в лесных сообществах, было комбинированным регулярно-контагиозным. В ЦП1 растения встречались единично или небольшими группами (до 20—30 особей). В ЦП2 растения были собраны в более многочисленные группы, самая крупная из которых насчитывала 117 особей на площади 4 м². Подобные группы встречались регулярно на протяжении

всего маршрута. Распределение особей в популяции из степного местообитания (ЦПЗ) было диффузным. Расстояние между особями неодинаковое, отдельные особи располагались внутри кустарников. Подобные скопления особей в степном сообществе повторялись каждые 50–100 м.

Наибольшая численность вида была отмечена в ЦП2: в разные годы наблюдений этот показатель варьировал от 347 до 482 особей. Численность особей прегенеративного периода варьировала от 242 до 369, численность особей генеративного периода — от 95 до 149. Таким образом, во все годы наблюдений в онтогенетическом спектре преобладали особи прегенеративного периода. Средние значения составили: индекс возрастности — 0.15, индекс эффективности — 0.37, индекс восстановления — 2.65. Согласно классификации “дельта-омега” тип ценопопуляции не менялся и был отнесен к категории “молодая”. В ЦП1 численность варьировала от 52 до 167 особей. Численность особей прегенеративного периода

варьировала от 25 до 106, численность особей генеративного периода — от 27 до 66. В онтогенетическом спектре также преобладали особи прегенеративного периода, но не так существенно, как в ЦП2. Демографические показатели в разные годы наблюдений незначительно колебались и в среднем составили: индекс возрастности — 0.23, индекс эффективности — 0.48, индекс восстановления — 1.38. Такие показатели также позволили отнести по классификации “дельта-омега” ЦП1 к категории “молодая”. В ЦП3 в 2022 году численность составила 77 особей. В отличие от лесных ценопопуляций, здесь количество особей генеративного периода превышало количество таковых прегенеративного периода (соответственно 42 и 35). Однако это преобладание было незначительным, и по классификации “дельта-омега” эта ценопопуляция также была отнесена к категории “молодая”. Демографические показатели были следующими: индекс возрастности — 0.30, индекс эффективности — 0.60, индекс восстановления — 0.83 (табл. 1).

Таблица 1. Демографическая характеристика ценопопуляций *Orchis purpurea* в Юго-Восточном Крыму

Год	Общее количество особей	Возрастные состояния, количество особей						Демографические показатели			Тип популяции
		j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	Индекс возрастности, Δ	Индекс эффективности, ω	Индекс восстановления, I _в	
ЦП1											
2015	157	40	44	22	26	19	6	0,17	0.41	2.08	Молодая
2016	56	10	7	12	8	10	9	0.28	0.54	1.07	
2017	149	38	31	19	18	26	17	0.23	0.47	1.44	
2018	52	5	8	12	10	9	8	0.29	0.58	0.93	
2019	152	44	28	19	23	20	18	0.22	0.45	1.49	
2020	167	39	37	25	35	27	4	0.19	0.47	1.53	
2021	60	21	6	5	14	9	5	0.22	0.48	1.14	
2022	113	29	21	15	27	17	4	0.20	0.47	1.35	
ЦП 2											
2015	374	129	99	51	56	25	14	0.14	0.34	2.94	Молодая
2016	443	181	93	57	62	29	21	0.14	0.33	2.96	
2017	434	131	86	68	56	61	32	0.19	0.42	1.91	
2018	424	125	107	83	73	26	10	0.14	0.36	2.89	
2020	371	79	100	79	55	38	20	0.17	0.41	2.28	
2021	347	102	73	67	59	38	8	0.16	0.40	2.31	
2022	482	166	97	106	67	34	12	0.13	0.35	3.27	
ЦП3											
2022	77	11	6	18	13	17	12	0.30	0.60	0.83	Молодая

Морфометрические параметры генеративных растений *O. purpurea* в исследованных ценопопуляциях представлены в табл. 2. Высота надземного побега изменяется в пределах от 9 см до 70 см. Однако средние значения этого параметра в трех ценопопуляциях примерно одинаковы (разница между самыми высокими и самыми низкими значениями составила всего 2.06 см). Средние значения остальных морфологических параметров в ценопопуляциях также не сильно различались (за исключением числа цветков в соцветии). Длина первого листа варьирует от 5.5 см до 22 см; ширина — от 3.0 см до 7.5 см. Длина второго листа варьирует от 7.0 см до 26 см; ширина — от 2.5 см до 7.5 см. Длина соцветия варьирует от 3.0 см до 20 см. Самое большое количество цветков было отмечено в ЦП3 (среднее значение — 38.37; максимальное — 68). Наименьшее количество — в ЦП1 (среднее значение — 33.48; минимальное — 14). Разница между средними значениями составила 4.89 цветка, а между крайними — 54 цветка.

Также в табл. 2 представлены коэффициенты вариации признаков, характеризующие уровень их индивидуальной изменчивости. Уровень изменчивости варьирует от среднего до высокого. При этом наиболее высокий уровень изменчивости был выявлен у параметров, характеризующих генеративную сферу. Так, для длины соцветия он составил от 24.15 % до 51.25 %, для числа цветков — от 24.86 % до 36.38 %, для отношения числа цветков к длине соцветия — от 29.68 % до 39.03 %, для отношения высоты растения к длине соцветия — 22.65 % до 40.89 %.

Анализ распределений изученных морфологических признаков в выборках показал, что большинство из них подчиняется закону нормального распределения. Исключение составили следующие признаки: длина соцветия и отношение высоты растения к длине соцветия. Это позволило применить

для сравнения популяций параметрические методы дисперсионного анализа. При сравнении признаков, не отвечающих закону нормального распределения, был использован критерий Краскела—Уоллиса (табл. 3). Исследования показали, что по большинству морфологических признаков растения, произрастающие в лесных и степных сообществах, достоверно между собой не различаются. Статистически значимые различия обнаружены лишь в таких признаках, как длина, ширина и форма второго листа.

Расчеты индекса виталитета (IVC), произведенные по восьми морфологическим признакам, показали, что средняя жизненность особей в ценопопуляциях варьировала незначительно (табл. 4). Наиболее высокий индекс был отмечен в 2018 г. в ЦП 2 (IVC=1.17), наименее благоприятным для роста растений был 2020 г., когда отмечены самые низкие индексы виталитета (в ЦП1 — 0.80; в ЦП 2 — 0.90). В степной ценопопуляции в 2022 г. средний индекс виталитета не отличался от такового для лесных ценопопуляций. Размерная пластичность составила 1.30—1.35, что соответствует пределам размерной пластичности для многолетних растений (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Таким образом, выявлено незначительное влияние условий местообитания и вегетационного сезона на морфолого-биологические признаки *O. purpurea*.

Успешность опыления, выражающаяся в проценте завязавшихся плодов, у растений степных биотопов оказалась гораздо выше, чем у растений из лесных биотопов (табл. 5). Средняя завязываемость плодов в ЦП3 составила 39.63 %, в то время как в ЦП1 и ЦП2 она составила соответственно 5.84 % и 4.97 %. При этом в ЦП1 была обнаружена достоверная ($P=0.043$) умеренная (по шкале Чеддока) отрицательная корреляция завязываемости плодов с расстоянием до ближайшего соседа с коэффициентом корреляции

Таблица 2. Показатели морфологических признаков особей *Orchis purpurea* в различных популяциях

Признак	ЦП1		ЦП2		ЦП3	
	M±m	CV,%	M±m	CV,%	M±m	CV,%
Высота растения, см	39.88±2.50	26.58	39.93±1.52	25.26	41.94±1.78	8.65
Длина первого листа, см	12.46±0.77	25.79	13.45±0.48	23.95	12.75±1.85	30.53
Ширина первого листа, см	4.60±0.20	18.54	4.77±0.14	19.71	4.92±0.48	21.22
Длина второго листа, см	14.20±0.73	21.39	15.68±0.48	20.39	15.80±1.59	22.38
Ширина второго листа, см	4.74±0.18	15.87	4.84±0.14	19.82	5.33±0.42	17.31
Длина соцветия, см	9.70±1.17	51.25	9.02±0.52	37.81	10.0±1.12	24.15
Число цветков	33.48±2.53	32.01	37.11±1.41	24.84	38.37±6.45	36.38
Форма первого листа	2.72±0.14	21.19	2.87±0.10	23.21	2.48±0.43	37.31
Форма второго листа	3.01±0.13	17.31	3.30±0.11	21.06	3.02±0.33	24.53
Отношение числа цветков к длине соцветия	3.96±0.37	39.03	4.42±0.26	38.30	3.80±0.52	29.68
Отношение высоты растения к длине соцветия	4.62±0.30	27.34	4.67±0.16	22.65	4.07±0.77	40.89

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа ANOVA и критерия Крускала—Уолиса с апостериорным сравнением

Признак	F (H)	P	Анализ различий (тест Тьюки)
ANOVA			
Высота растений, см	0.330	0.719	—
Длина первого листа, см	2.377	0.095	—
Ширина первого листа, см	1.248	0.289	—
Длина второго листа, см	5.474	0.005	ЦП1–ЦП2 (P=0.005)
Ширина второго листа, см	2.984	0.052	ЦП1– ЦП3 (P=0.041)
Число цветков	2.595	0.077	—
Форма первого листа	2.039	0.132	—
Форма второго листа	5.829	0.003	ЦП1– ЦП2 (P=0.005)
Отношение числа цветков к длине соцветия	2.746	0.066	—
Критерий Краскала—Уоллиса			
Длина соцветия, см	4.351	0.114	—
Отношение высоты растения к длине соцветия	1.306	0.521	—

Примечание. F — критерий Фишера (в случае применения дисперсионного анализа), H — H-критерий (в случае применения критерия Краскала—Уоллиса); P — достоверность различий; “—” — различия незначимы (P>0.05).

Таблица 4. Средняя жизненность особей и индекс пластичности в популяциях *Orchis purpurea*

Популяция	Индекс виталитета (IVC)								Индекс пластичности (ISP)
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	
ЦП 1	0.955	0.914	1.070	1.053	1.087	0.804	0.938	1.060	1.35
ЦП 2	1.024	1.040	1.097	1.172	1.086	0.901	0.953	0.962	1.30
ЦП 3	—	—	—	—	—	—	—	1.052	—

Таблица 5. Успешность опыления и ее связь с некоторыми морфолого-экологическими параметрами растений

Популяция	Средняя завязываемость плодов, %	Ранговые корреляции Спирмена (r) и уровень достоверности (P)			
		Высота растения, см	Количество цветков	Длина соцветия, м	Расстояние до ближайшего соседа, м
ЦП 1	5.84	r= −0.134; P= 0.608	r= −0.111; P= 0.671	r= −0.059; P= 0.823	r= −0.496; P= 0.043
ЦП 2	4.97	r=0.579; P= 0.006	r=0.261; P= 0.253	r=0.369; P= 0.100	r= −0.147; P= 0.524
ЦП 3	39.63	r= −0.163; P= 0.547	r= −0.246; P= 0.359	r=0.104; P= 0.700	r=0.366; P= 0.163

Примечание: жирным шрифтом обозначены статистически значимые корреляции (P — уровень значимости) изученных параметров с плодозавязываемостью растений *O. purpurea*.

$r = 0.496$, а в ЦП2 — достоверная ($P = 0.006$) заметная (по шкале Чеддока) положительная корреляция завязываемости плодов с высотой растения с коэффициентом корреляции $r = 0.579$. В степных местообитаниях (ЦП3) морфолого-экологические параметры не влияли на завязываемость плодов (коэффициенты корреляции статистически незначимы).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

O. purpurea — одно из наиболее изученных растений семейства Orchidaceae как в Крыму (Андропова и др., 2018; Крайнюк, 2021; Шатко и др., 2022), так и в других частях его ареала (Перебора, 2007, 2008; Kosjan *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2020; Porovich *et al.*, 2020; Аверьянова, 2021). В Крыму мониторинговые исследования показали, что популяции, как правило, многочисленные, полночленные, способные к самоподдержанию (Крайнюк, 2021; Шатко и др., 2022). На Кавказе вид распространен по всему Черноморскому побережью Краснодарского края, нередко образуя обширные многочисленные популяции (Porovich *et al.*, 2020). В нарушенных и малонарушенных условиях местообитания вид может существовать длительное время (Перебора, 2007). В Словении было зафиксировано увеличение площади произрастания: из 20 мест нахождения *O. purpurea* 8 было отмечено впервые (Kosjan *et al.*, 2015). Единственная опасность, которая угрожает этому виду, — высокая антропогенная нагрузка на природные экосистемы: расширение жилых районов и интенсификация сельскохозяйственного использования его биотопов. В результате во многих странах, где распространен этот вид, например в Турции, Кипре и Греции, за последние 30 лет количество цветущих растений стремительно сократилось, а многие из их местонахождений уже исчезли (Tsiftsis, Djordjevic, 2018). Наши исследования позволяют объяснить причину широкого распространения и многочисленности данного вида по сравнению с другими представителями этого семейства.

И в степных, и в лесных местообитаниях в популяциях *O. purpurea* были отмечены одинаковые возрастная структура и тип популяций, показатели виталитета, а также морфолого-биологические параметры особей. Различия начинают появляться с увеличением степени затенения. Джакмин с соавт. (Jasquetun *et al.*, 2010a, 2010b) изучили популяции *O. purpurea* в светлых (где $>25\%$ поступающей солнечной радиации достигало лесной подстилки) и темных (проникновение света в почву $<1\%$) лесных сообществах. Согласно этим исследованиям растения в затененных условиях давали в среднем меньше цветков, уменьшались в размерах, также уменьшалась скорость роста популяций.

Морфологические параметры исследуемого вида могут незначительно отличаться в пределах его ареала. Самые высокие средние значения

морфологических признаков в популяции были отмечены в северо-восточной Греции. Здесь средние значения высоты растений варьировали (в зависимости от местообитания) от 45.22 см до 47.35 см, длина соцветия — от 16.94 см до 17.72 см (Tsiftsis, Djordjevic, 2018). Средние значения морфологических параметров *O. purpurea* в Сочинском Причерноморье примерно соответствовали таковым в Юго-Восточном Крыму: средняя высота генеративного побега составила 42.5 см, длина соцветия — 10.2 см (Аверьянова, 2021). Самые низкие средние значения высоты растений были отмечены в Средиземноморской части Турции, где этот показатель у *O. purpurea* составил 31.6 см (Sevgi *et al.*, 2012).

Иную картину показали популяционные исследования другого близкородственного вида — *O. punctulata* (Letukhova, Potapenko, 2021). Ценопопуляции из лесных и степных сообществ отличались по возрастной и виталитетной структуре, демографическим показателям, морфолого-биологическим параметрам. Согласно Цифцису и Джорджевичу (Tsiftsis, Djordjevic, 2018) особи *O. punctulata* из лесных сообществ имели более крупные соцветия, состоящие из большего количества цветков, в отличие от растений из луговых сообществ. Таких значительных различий в отношении *O. purpurea* обнаружено не было. Таким образом, *O. purpurea*, по сравнению с другим близкородственным видом — *O. punctulata*, обладает более широкой экологической амплитудой, высокой адаптивностью к фитоценоотическим изменениям местообитаний и способен произрастать в широком спектре экологических условий, не меняя своих морфологических и демографических показателей.

Единственное отличие, по которому лесные и степные ценопопуляции *O. purpurea* отличались между собой, — завязываемость плодов. Исследования успешности опыления растений имеют большое значение, поскольку высокий урожай семян может обеспечить долгосрочную жизнеспособность популяции. В лесном сообществе завязываемость плодов оказалась значительно ниже, чем в степном сообществе. Это согласуется с литературными данными. Согласно исследованиям, в Крыму завязываемость плодов *O. purpurea* варьировала от 9 % (лес) до 39 % (луг) (Андропова и др., 2018; Andronova *et al.*, 2020). В южных районах из-за более высокого разнообразия опылителей и благоприятных климатических условий плодозавязываемость *O. purpurea* может быть выше. Однако и там сохраняется разница в завязываемости плодов у растений из лесных и степных местообитаний (Tsiftsis, Djordjevic, 2018). Более высокий уровень плодоношения в открытых биотопах, очевидно, связан с более значительной ресурсной базой для гнездования и кормления насекомых-опылителей. В результате количество, видовое разнообразие и активность опылителей в этих местообитаниях гораздо выше, и этот факт оказывает влияние на репродуктивный успех и у других представителей семейства Orchidaceae (Шибанова, Долгих, 2011; Аверьянова,

2017; Кириллова, Кириллов, 2018, 2020). Однако даже такой низкий уровень завязываемости плодов, который мы наблюдали в лесных сообществах, достаточен для самоподдержания и развития популяции. Более того, численность *O. purpurea* в Юго-Восточном Крыму гораздо выше в лесных сообществах, чем в степных. Это свидетельствует о том, что у представителей семейства Orchidaceae для процветания популяции более значимую роль играют другие факторы, например доступность микоризных грибов, необходимых для прорастания семян (Фатерыга и др., 2019).

В лесных сообществах нами была обнаружена корреляция плодозавязываемости *O. purpurea* с высотой растения и расстоянием до ближайшего соседа. В ЦП1 с увеличением расстояния между генеративными особями завязываемость плодов уменьшалась, в ЦП2 с увеличением высоты растения было отмечено увеличение завязываемости плодов. Этот факт был установлен и другими исследователями для *O. punctulata*, но не подтвержден для *O. purpurea* (Tsiftsis, Djordjevic, 2018).

Таким образом, несмотря на то что орхидные являются очень уязвимой и плохо приспособленной к условиям окружающей среды группой, *O. purpurea* проявляет способность адаптироваться к разнообразным экологическим факторам. Его популяции способны к самоподдержанию и развитию как в условиях ограниченного количества насекомых-опылителей, так и в условиях жаркого засушливого режима степных биотопов. Тем не менее антропогенный прессинг является для него фактором угрозы. Одним из действенных подходов по сохранению редких видов орхидных является предотвращение гибели или нарушения природных мест обитания путем выделения территорий с заповедным режимом как на государственном, так и на региональном уровне (Демидов, Коломейцева, 2004). Почти все территории в Юго-Восточном Крыму, в которых отмечен *O. purpurea*, имеют тот или иной охранный статус. Горный массив Кизилташ, в котором была обнаружена самая многочисленная популяция этого вида, охранный статус не имеет. Здесь расположены популярны маршруты, которые каждый год привлекают тысячи туристов. Мы рекомендуем придать этой территории статус ботанического заказника регионального значения. Это создаст возможность проведения эколого-просветительской деятельности, направленной на воспитание бережного отношения к природе и рациональное использование ее богатств.

ВЫВОДЫ

Все изученные ценопопуляции *O. purpurea* на территории Юго-Восточного Крыма относятся к категории “молодые” согласно классификации “дельта-омега”. В возрастной структуре лесных ценопопуляций преобладают особи прегенеративного периода, в возрастном спектре степной

ценопопуляции отмечено незначительное преобладание особей генеративного периода. По морфологическим признакам растения, произрастающие в лесных и степных сообществах, достоверно между собой не различаются. Индекс виталитета *O. purpurea* незначительно варьировал в зависимости от условий местообитания и условий вегетационного сезона, индекс пластичности составил 1.30—1.35. Таким образом, *O. purpurea* обладает широким диапазоном устойчивости к среде обитания и может произрастать в сообществах с разной степенью освещенности без изменения своих морфологических, демографических и онтогенетических параметров. Установлено, что в степном сообществе средняя завязываемость плодов равна 39.63 %, в лесном сообществе — 4.97—5.84 %. В лесных сообществах отмечена положительная статистически значимая корреляция ($r=0.579$; $P=0.006$) завязываемости плодов *O. purpurea* с высотой растения и отрицательная статистически значимая корреляция ($r=-0.496$; $P=0.043$) завязываемости плодов *O. purpurea* с расстоянием между особями. Фактором угрозы для этого вида является утрата или деградация мест его обитания под влиянием антропогенной нагрузки, поэтому приоритетными мерами по сохранению *O. purpurea* должно быть ограничение хозяйственной деятельности человека.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы гос. задания № 121032300023-7.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянова Е.А. Особенности биологии и распространения *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье (западное Закавказье) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2017. № 5. С. 65—75.
- Аверьянова Е.А. Биология и распространение *Orchis purpurea* subsp. *caucasica* (Regel) B. Baumann et al. (Orchidaceae Juss.) в Сочинском Причерноморье // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. Т. 20. № 1. С. 5—10. DOI 10.14258/pbssm.2021001

- Андропова Е. В., Ковалева А. А., Евдокимова Е. Е., Назаров В. В. Причины низкой жизнеспособности семян *Orchis purpurea* (Orchidaceae) в Крыму // Бот. журн. 2018. Т. 103. № 8. С. 992—1002.
- Демидов А. С., Коломейцева Г. Л. Пути и методы сохранения представителей семейства Orchidaceae Juss. // Интродукция растений. 2004. № 1. С. 13—19.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 21. С. 3—7.
- Жукова Л. А. Динамика популяций луговых растений: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС РАН, 1987. 32 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113—120.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Поволжский экологический журнал. 2018. № 3. С. 259—273. DOI 10.18500/1684-7318-2018-3-259-273
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Экология. 2020. № 4. С. 311—315. DOI 10.31857/S0367059720040095
- Крайнюк Е. С. Мониторинг ценопопуляций *Orchis purpurea* Huds. на особо охраняемой природной территории “Мыс Мартыан” // Наука Юга России. 2021. Т. 17. № 3. С. 62—71. DOI 10.7868/S25000640210308
- Красная книга Республики Крым: растения, водоросли и грибы / Отв. ред. Ена А. В., Фатерыга А. В. Симферополь: ИТ “АРИАЛ”, 2015. 480 с.
- Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. Популяционный анализ рода *Ophrys* на территории ботанического заказника Тепе-Оба // Юг России: экология и развитие. 2017. Т. 12. № 4. С. 71—78.
- Миронова Л. П., Фатерыга В. В. Флора Карадагского природного заповедника (сосудистые растения) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов. Симферополь: Н. Ореанда, 2015. С. 160—204.
- Миронова Л. П., Шатко В. Г. Конспект флоры хребта Эчкидаг в Юго-Восточном Крыму // Бюллетень Главного ботанического сада. 2001. Вып. 182. С. 64—85.
- Миронова Л. П., Шатко В. Г. Конспект флоры хребта Узунсырт и Баракольской котловины в Восточном Крыму // Бюллетень Главного ботанического сада. 2011. Вып. 196. С. 74—101.
- Перебора Е. А. Динамика численности и возрастной структуры популяции *Orchis purpurea* Huds. в условиях Северо-Западного Кавказа // Вест. РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2007. № 3. С. 49—52.
- Перебора Е. А. Экологические аспекты формирования ценопопуляций *Orchis purpurea* Huds. на Северо-Западном Кавказе // Экол. Вест. Сев. Кавказа. 2008. Т. 4. № 2. С. 59—81.
- Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. Доступно на <http://www.plantarium.ru> (дата обращения 20.05.2023)
- Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17—29.
- Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свиринов С. А. Орхидеи Крымского полуострова / Ред. Фатерыга В. В. Симферополь: ИТ “Ариал”, 2019. 224 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1977. 131 с.
- Шатко В. Г., Горбунов Ю. Н., Крючкова В. А. Экологические особенности и мониторинг состояния популяции *Orchis purpurea* Huds. в Юго-Восточном Крыму // Экологические системы и приборы. 2022. № 5. С. 3—14. DOI 10.25791/esip.5.2022.1295
- Шатко В. Г., Миронова Л. П. Конспект флоры полуострова Меганом в Юго-Восточном Крыму // Бюллетень Главного ботанического сада. 2012. Вып. 198. № 1. С. 29—46.
- Шатко В. Г., Миронова Л. П. Конспект флоры хребта Тепе-Оба (Крым) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2011. Вып. 197. С. 43—71.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Влияние условий освещения на завязывание плодов у 9 редких видов орхидных Предуралья // Вест. Пермского ун-та. Сер. биол. 2011. № 2. С. 4—6.
- Янцев А. В. Алгоритмы применения статистических критериев. Статистические таблицы и формулы: Уч. пособие для студентов-биологов. Симферополь, 2007. 76 с.
- Andronova E. V., Kovaleva A. A., Evdokimova E. E., Nazarov V. V., Semeonov A. V. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution // The International J. of Plant Reproductive Biology. 2020. 12. № 1. P. 56—66.
- CITES: Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Available at <http://www.cites.org>. (accessed on 25 May 2023)
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Bern, 1979. 89 p.
- Evans A., Janssens S., Jacquemyn H. Impact of Climate Change on the Distribution of Four Closely Related *Orchis* (Orchidaceae) Species // Diversity. 2020. V. 12. № 8. P. 312. DOI 10.3390/d12080312
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid // Ecology. 2010a. V. 91. № 1. P. 119—129. DOI 10.1890/08—2321.1
- Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland

- orchid // Journal of Ecology. 2010b. V. 98. № 5. P. 1204—1215. DOI 10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x
- Kocjan J., Kačar U., Palka M. Contribution to the knowledge of the distribution of some orchids (Orchidaceae) in Slovenia // Folia biologica et geologica. 2015. V. 56. P. 81—119.
- Letukhova V.Yu., Potapenko I.L. Status and life strategy of *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. (Orchidaceae) in the South-Eastern Crimea // Acta Biologica Sibirica. 2021. Iss. 7. P. 407—423. DOI 10.3897/abs.7.e70771
- 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. 2020. V. 5 (Suppl. 1). P. 46—68. DOI 10.24189/ncr.2020.047
- POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at <http://www.plantsoftheworldonline.org> (accessed 21.04.2023)
- Rankou H. *Orchis purpurea* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T175986A7163217 (accessed 25.05.2023) DOI 10.14787/ijprb.2020.12.1
- Sevgi E., Altundag E., Kara Ö., Sevgi O., Tecimen H.B., Bolat İ. Morphological, anatomical and ecological studies on some *Orchis* (Orchidaceae) taxa of Mediterranean region, Turkey // J. Environ. Biol. 2012. V. 33. № 2. P. 343—353.
- Tsiftsis S., Djordjevic V. Habitat effects and differences in the reproductive success of *Orchis punctulata* and *Orchis purpurea* (Orchidaceae) // Turk. J. Bot. 2018. V. 42. № 4. P. 400—411. DOI 10.3906/bot-1711-22.

Impact of growing conditions on vegetation, development and reproductive success of *Orchis purpurea* Huds. in the South-Eastern Crimea

© 2024 V. Yu. Letukhova*, #, I. L. Potapenko*

*T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station — Nature Reserve of RAS,
Nauki str., 24, Kurortnoye, Feodosia, 298188 Russia

#E-mail: letukhova@gmail.com

The individual and population parameters of lady orchis — *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) under different growing conditions are compared. The ontogenetic type of cenopopulations, age, efficiency, recovery indices, vitality of individuals, plasticity index are determined. The largest number of plants is noted in forest communities. Demographical and morphological parameters differ nonsignificantly. Slight fluctuations in the vitality of individuals are noted depending on the habitat and the conditions of the growing season. The pollination success of plants in steppe biotopes is much higher than that in forest biotopes: the average fruit set in steppe biotopes was 39.63 %, in forest biotopes — 4.97—5.84 %. However, it did not affect reproductive success, the main indicator of which is the presence of new generations of plants: in all studied cenopopulations, a high proportion of individuals of the pregenerative period was noted. It is established that *O. purpurea* has a wide ecological amplitude and high adaptability to various conditions. It can grow in different habitats without changing morphological, demographic and ontogenetic parameters.

Key words: *Orchis purpurea* Huds., Crimea, demographic parameters, morphological features, vitality, pollination success.