

В.Ю. Летухова, И.Л. Потапенко

СТРАТЕГИИ ЖИЗНИ ДВУХ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *ORCHIS* Tourn. ex L. В ЮГО-ВОСТОЧНОМ КРЫМУ

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник
РАН – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН»

Изучены механизмы формирования жизненных стратегий близкородственных видов семейства Orchidaceae: *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. и *O. purpurea* Huds. Для исследований выбраны ценопопуляции из лесных (горный массив Кизилташ) и степных (хребет Тепе-Оба) сообществ. Отмечено, что морфологические параметры особей *O. punctulata* зависят и от условий произрастания, и от условий вегетационного сезона; *O. purpurea* – только от условий вегетационного сезона. Для *O. punctulata* определена защитно-стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, для *O. purpurea* – стрессовая онтогенетическая стратегия. Применение функционального подхода показало, что *O. punctulata* проявляет смешанную CR-стратегию, *O. purpurea* – смешанную CS-стратегию. Применение различных методов позволило установить, что *O. punctulata* и *O. purpurea* проявляют смешанную CSR-стратегию, составляющие которой зависят от эколого-ценотических условий мест произрастания.

Ключевые слова: *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea*, ценопопуляции, CSR-стратегии, онтогенетические стратегии, функциональные признаки, Юго-Восточный Крым

Цитирование: Летухова В.Ю., Потапенко И.Л. Стратегии жизни двух близкородственных видов рода *Orchis* Tourn. ex L. в Юго-Восточном Крыму // Промышленная ботаника. 2026. Вып. 26, № 2. С. 21–32. DOI: 10.5281/zenodo.21492319

Введение

Сохранение редких и исчезающих видов – одна из важнейших задач современной экологии. Представители семейства Orchidaceae являются редкими и уязвимыми в составе растительных сообществ Крыма [9]. В основе разработки мероприятий по охране редких и исчезающих видов должны лежать многолетние мониторинговые исследования, выявление закономерностей популяционного уровня жизни растений, изучение биологии и стратегий жизни видов.

Под стратегией жизни понимают совокупность приспособлений, обеспечивающих растению возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение

в соответствующих биоценозах [14]. Наиболее известными являются типы эколого-ценотических стратегий Раменского – Грайма [12, 23]. В то же время это направление в последнее время приобрело широкую вариативность и разделилось на организменные, популяционные и биоценотические аспекты [19]. Успешным и активно развивающимся оказался функциональный подход, который использует для определения типа стратегии видов растений значения их функциональных признаков [26]. Этот метод уже был применен для широкого спектра видов и оказался достаточно точным для определения стратегии как между видами внутри родов, так и внутри популяций [4, 25].

Объектами настоящего исследования стали популяции двух видов семейства Orchidaceae: *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. и *O. purpurea* Huds. Это многолетние корнеклубневые растения с цветоносным стеблем до 65 см (*O. punctulata*) и 90 см (*O. purpurea*) высотой. Оба вида занесены в Красную книгу Российской Федерации в категорию «редкий вид» и Красную книгу Республики Крым в категории: «сокращающийся в численности» (*O. punctulata*) и «редкий вид» (*O. purpurea*) [9, 10], а также во многие другие региональные Красные книги [13]. Близкое родство этих видов, подкрепленное не только экологическим, но и морфологическим сходством, было доказано другими авторами [30]. В Крыму и на Кавказе они могут произрастать совместно и нередко образуют гибриды [17, 29]. Последнему способствует тот факт, что по результатам молекулярных и генетических исследований эти виды филогенетически очень близки [21, 28].

Цель и задачи исследований

Целью работы было выявление характера ответной реакции *O. punctulata* и *O. purpurea* на изменение условий произрастания и определение стратегий жизни этих видов на разных уровнях организации (организменном, популяционно-онтогенетическом и функциональном). В задачи исследований входило: определение морфометрических параметров растений *O. punctulata* и *O. purpurea*, произрастающих в различных растительных сообществах, расчет индексов виталитета и коэффициентов детерминации признаков, измерение функциональных признаков растений (площадь листа, масса водонасыщенного и масса сухого листа).

Объекты и методики исследований

Для исследований были выбраны ценопопуляции *O. punctulata* и *O. purpurea* из разных типов сообществ: лесных и степных (рис. 1–4), которые различаются между собой по ряду признаков: влажность, освещенность, состав почвы и др. Ценопопуляции из лесных сообществ располагались в горном массиве Кизилташ, из степных сообществ – на хребте

Тепе-Оба. Исследования проводились в 2015–2023 гг.

Горный массив Кизилташ расположен севернее поселка Краснокаменка и западнее поселка Щебетовка (Феодосийский городской округ). Он входит в состав Главной гряды Крымских гор и имеет площадь около 1500 га. В настоящее время эта территория охранного статуса не имеет. Мониторинговые участки были заложены вдоль тропинки в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь. Здесь было выделено три ценопопуляции видов рода *Orchis*: *O. purpurea* – в начале маршрута (Кизилташ (ЦП1)) и в конце маршрута (Кизилташ (ЦП2)), *O. punctulata* – в середине маршрута (Кизилташ (ЦП3)). Все участки находятся в лесных сообществах. Маршрут пролегает 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. Присутствует небольшой подлесок (проективное покрытие 10 %), в нем отмечены *Ligustrum vulgare* L., *Cotinus coggygria* Scop. Травяной ярус сильно разрежен, проективное покрытие 20–30 %. В его составе отмечены: *Carex divulsa* Stokes, *Piptatherum holciforme* (M. Bieb.) Roem. et Schult., *Physospermum cornubiense* (L.) DC. Имеется мощная подстилка (100 %).

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. Здесь также было выделено три ценопопуляции видов рода *Orchis*: две – *O. punctulata* (Тепе-Оба (ЦП1) и Тепе-Оба (ЦП2)) и одна – *O. purpurea* (Тепе-Оба (ЦП3)). Все участки находятся в степных сообществах с незначительным присутствием кустарникового яруса (от 5 до 20 %). Проективное покрытие травяного яруса – от 70 % до 90%. Основными доминантами являются *Festuca valesiaca* Gaudin, *Galatella villosa* (L.) Reichenb. Fil., *Dactylis glomerata* L., *Poa angustifolia* L. Имеется также мохово-лишайниковый ярус (10 %). Тепе-Оба (ЦП1) находится на дне не-



Рис. 1–4. *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. в лесном (1) и степном (2) сообществах; *Orchis purpurea* Huds. в лесном (3) и степном (4) сообществах

Fig. 1–4. *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. in forest (1) and steppe (2) communities; *Orchis purpurea* Huds. in forest (3) and steppe (4) communities

большой ровной балки, которая периодически подвергается подтоплению. Тепе-Оба (ЦП2) расположена на поляне, поросшей кустарниками, на месте деградированных сосновых посадок (*Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe). Тепе-Оба (ЦП3) находится в 100 м от Тепе-Оба (ЦП1) в степном разнотравье.

Исследуемая территория относится к Юго-восточному низкогорному климатическому району Крыма. Среднегодовая температура – 11,0–12,0 °C; годовое количество осадков – 340 мм [3]. Метеорологические условия анализируемых периодов получены с сайта Всероссийского Научно-исследовательского института Гидрометеорологической информации для

станции Феодосия [1, 2]. Наиболее холодный период вегетации растений рода *Orchis* был отмечен в 2021 г. (среднемесячная температура марта – +5 °C, апреля – +9,7 °C). Наиболее теплый период был в 2016 г. (среднемесячная температура марта – +7,9 °C, апреля – +13,2 °C). Наиболее засушливый период вегетации растений отмечен в 2020 г.: сумма осадков за четыре месяца (февраль–май) – 55,3 мм. Наиболее влажный – в 2016 г.: сумма осадков за четыре месяца – 178,4 мм.

У цветущих растений в ценопопуляциях измеряли их морфометрические 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. Исследования проводили на всех генеративных особях в пределах ЦП.

Онтогенетические стратегии определяли по характеру изменения морфологической целостности растений на экоклине в соответствии с рекомендациями Ю.А. Злобина [5], И.П. Ишбирдина и др. [7]. Индекс виталитета (IVC) определяли по размерному спектру особей в популяции по следующей формуле [6]:

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

где X_i – значение i -того признака в ценопопуляции, $\bar{X}_i$ – среднее значение i -того признака для всех ценопопуляций, N – число признаков.

Морфологическую целостность оценивали по коэффициенту детерминации признаков (среднее значение квадратов коэффициентов парной корреляции всех признаков – R_m^2) [15].

Для оценки экологических стратегий на основе функциональных признаков было использовано приложение StrateFu для MS Excel [26]. Данный метод основан на анализе трех признаков: площади листа, массе водонасыщенного и массе сухого листа. В каждой ценопопуляции собирали по 10 хорошо развитых, не поврежденных срединных листьев с разных генеративных растений. Листья помещали в стакан с небольшим количеством воды, накрывали полиэтиленом и оставляли на ночь в холодильнике. Затем водонасыщенные листья сканировали для измерения площади и взвешивали на весах OHAUS SCOUT II. Далее образцы сушили при комнатной температуре (7 суток) и в сушильном шкафу при температуре 80 °C (24 часа). Высушенные листья взвешивали повторно. Площадь листа рассчитывали по сканированному изображению в программе GIMP 2.10.22. Полученные значения усредняли и анализировали в пакете StrateFu.

Подготовительную обработку данных проводили в программе Microsoft Office Excel 2010.

Статистические расчеты выполнены с помощью программной среды R [27].

Результаты исследований и их обсуждение

Размерная дифференциация особей в ценопопуляциях является одним из аспектов организменных механизмов формирования жизненных стратегий [19]. Было исследовано, влияют ли условия произрастания (экологические факторы) и условия вегетационного сезона (климатические факторы) на морфо-биологические признаки *O. punctulata* и *O. purpurea*. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа морфологических параметров особей двух видов представлены в таблицах 1 и 2. Они показали, что условия местообитания и условия вегетационного сезона достоверно значимо влияют на все исследованные морфологические параметры *O. punctulata*. Сила влияния первого фактора (условия местообитания) варьирует от 2,53 % до 22,05 %, второй фактор (условия вегетационного сезона) показал более выраженное влияние – от 7,28 % до 29,74 %. Суммарный вклад обоих факторов имел значимое влияние на семь параметров из 12 изученных. Чаще всего статистически значимые различия морфологических параметров наблюдались между растениями, произрастающими в лесных и степных биотопах (табл. 1).

У *O. purpurea* достоверно значимое влияние условия местообитания обнаружено только для четырех вегетативных (длина и ширина второго листа, формы первого и второго листа) и одного генеративного (среднее расстояние между цветками) параметров. При этом апостериорное сравнение по методу Тьюки подтвердило различия между ценопопуляциями только по трем параметрам (длина и ширина второго листа, среднее расстояние между цветками). Сила влияния этого фактора незначительна и варьирует от 0,12 % до 3,30 %. Второй фактор (условия вегетационного сезона) показал более выраженное влияние на изученные параметры *O. purpurea*: достоверно значимые различия выявлены по всем параметрам кроме признака «число цветков». Сила влияния этого фактора варьирует от 1,02 % до 44,74 % (табл. 2).

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (критерий Фишера) *Orchis punctulata* с апостериорным сравнением ценопопуляций (критерий Тьюки)

Признак	А		В		АВ		Различия при апостериорном сравнении ЦП
	F	η^2 , %	F	η^2 , %	F	η^2 , %	
Высота растений, см	55,11***	17,00	17,40***	21,47	4,08***	7,55	ЦП1–ЦП2***, ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Число листьев	58,75***	19,86	9,07***	12,27	4,13***	8,38	ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Длина первого листа, см	31,81***	15,74	5,72***	11,32	2,74**	8,13	ЦП1–ЦП2***, ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Ширина первого листа, см	5,65**	3,44	3,57***	8,69	1,88*	6,85	ЦП1–ЦП3*, ЦП2–ЦП3**
Длина второго листа, см	54,42***	22,05	9,21***	14,92	1,59	3,86	ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Ширина второго листа, см	26,48***	12,47	7,03***	13,25	1,61	4,56	ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Длина соцветия, см	47,14***	15,77	12,46***	16,68	4,82***	9,68	ЦП1–ЦП2***, ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Число цветков, шт	32,87***	14,49	4,13***	7,28	1,16	3,07	ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Форма первого листа	15,58***	9,24	4,79***	11,38	1,63	5,80	ЦП1–ЦП2*, ЦП1–ЦП3***, ЦП2–ЦП3***
Форма второго листа	6,05**	3,30	6,02***	13,10	1,76	5,75	ЦП1–ЦП3*, ЦП2–ЦП3**
Среднее расстояние между цветками	10,60***	4,42	11,41***	19,02	2,21*	5,53	ЦП1–ЦП2***, ЦП1–ЦП3*
Отношение числа цветков к длине соцветия	7,12***	2,53	20,92***	29,74	2,92***	6,23	ЦП1–ЦП2**, ЦП1–ЦП3*

Примечание: А – условия местообитания (различия между ценопопуляциями), $df=2$; В – условия вегетационного сезона (различия по годам наблюдений), $df=8$; АВ – совместное влияние факторов, $df=12$. F – критерий Фишера; η^2 – сила влияния фактора; достоверность различий: *** – на 99,9 % уровне значимости, ** – на 99 % уровне значимости, * – на 95 % уровне значимости.

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (критерий Фишера) *Orchis purpurea* с апостериорным сравнением ценопопуляций (критерий Тьюки)

Признак	А		В		АВ		Различия при апостериорном сравнении ЦП
	F	η^2 , %	F	η^2 , %	F	η^2 , %	
Высота растений, см	1,48	0,47	35,05***	44,74	1,60	2,30	–
Число листьев	0,24	0,14	2,34*	5,16	0,93	2,29	–
Длина первого листа, см	2,25	1,22	4,94***	10,73	1,07	2,60	–
Ширина первого листа, см	0,23	0,12	4,74***	10,15	0,91	2,20	–
Длина второго листа, см	6,56**	3,30	7,21***	14,5	0,98	2,21	ЦП1–ЦП2**, ЦП1–ЦП3*
Ширина второго листа, см	5,27**	2,67	6,02***	12,18	0,87	1,97	ЦП1–ЦП3**, ЦП2–ЦП3*
Длина соцветия, см	2,59	0,82	34,09***	43,39	2,85**	4,09	–
Число цветков, шт	1,25	0,73	0,44	1,02	1,25	3,30	–
Форма первого листа	3,28*	1,86	2,47*	5,60	1,35	3,43	–
Форма второго листа	3,21*	1,71	4,12***	8,78	1,97*	4,73	–
Среднее расстояние между цветками	6,97**	2,39	28,86***	39,62	1,54	2,38	ЦП1–ЦП2П2**, ЦП2–ЦП3*
Отношение числа цветков к длине соцветия	0,33	0,15	13,16***	23,78	1,32	2,69	–

Примечание: А – условия мест обитания (различия между ценопопуляциями), $df=2$; В – условия вегетационного сезона (различия по годам наблюдений), $df=8$; АВ – совместное влияние факторов, $df=9$. F – критерий Фишера; η^2 – сила влияния фактора; достоверность различий: *** – на 99,9% уровне значимости, ** – на 99% уровне значимости; * – на 95% уровне значимости; «–» – различия незначимы.

Онтогенетические стратегии, характеризующие изменчивость морфологических признаков на градиенте условий обитания, распределились следующим образом. У *O. punctulata* наблюдается чередование защитных и стрессовых компонент в онтогенетической стратегии (рис. 5). Таким образом, для *O. punctulata* установлена защитно-стрессово-защитная стратегия [7]. В наиболее благоприятный для развития растений год (2019) коэффициент детерминации имел одно из минимальных значений ($R^2_m=0,218$). При нарастании стресса происходило сначала усиление детерминированности в развитии морфоструктур, которая достигла своего максимума в 2017 г. ($R^2_m=0,277$). А затем происходило ослабление детерминированности, коэффициент детерминации достиг своего минимума в 2023 г. ($R^2_m=0,203$). В крайне неблагоприятные годы уровень детерминации вновь возрастал.

Для *O. purpurea* установлена стрессовая онтогенетическая стратегия (рис. 5). С ухудшением условий роста происходит ослабление морфологической целостности растения. В наиболее благоприятный для развития растений год (2018) коэффициент детерминации достиг своего максимального значения ($R^2_m=0,229$), в наименее благоприятный (2020) – коэффициент детерминации был минимальным ($R^2_m=0,188$).

При использовании функционального подхода изученные виды в пространстве треугольной ординации были отнесены к следующим стратегиям (рис. 6): *O. punctulata* проявил смешанную CR-стратегию, *O. purpurea* – смешанную CS-стратегию. При этом в лесных сообществах оба вида проявили конкурентную С-стратегию разной степени выраженности (*O. punctulata* – 68,4 %, *O. purpurea* – 71,9–82,1 %). При переходе к более стрессовым усло-

виям степных сообществ *O. punctulata* начинает проявлять рудеральную R-стратегию (степень ее выраженности – 45,2–46,5 %), *O. purpurea* в этих же условиях проявляет стресс-толерант-

ную S-стратегию (степень выраженности – 64,3 %), рудеральная компонента также присутствует, однако она незначительна (13,4 %).

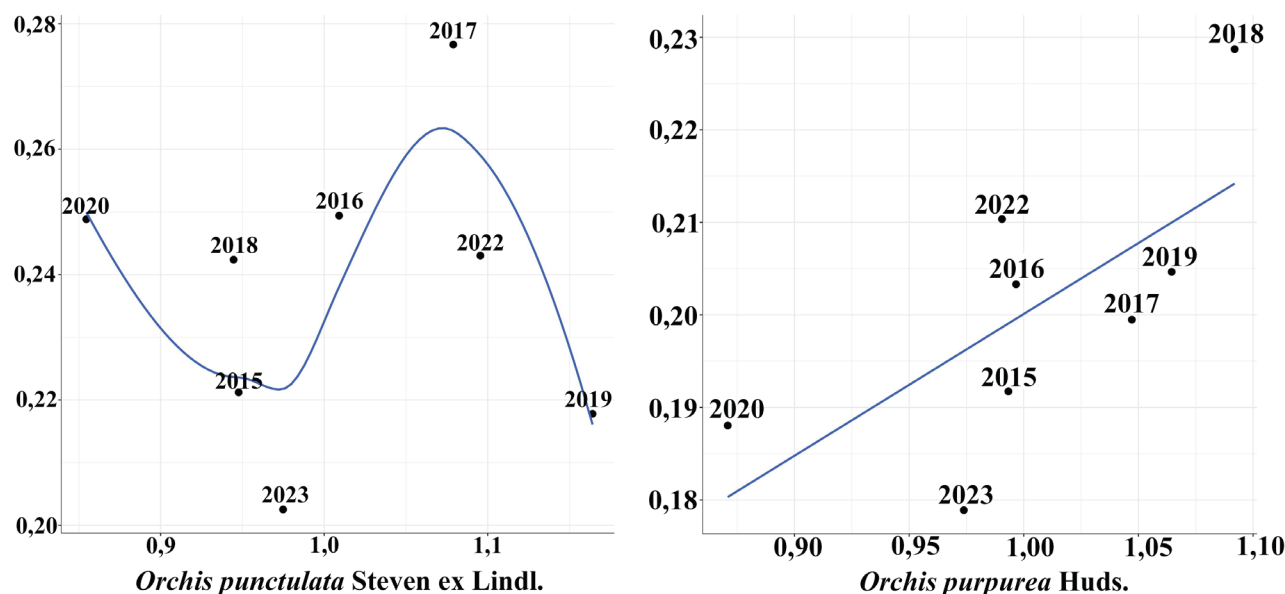


Рис. 5. Тренд онтогенетических стратегий популяций *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. и *Orchis purpurea* Huds. По оси абсцисс – индекс виталитета (IVC), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации, R_m^2)

Fig. 5. Ontogenetic strategies trend of *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. and *Orchis purpurea* Huds. populations. The abscissa axis shows the vitality index (IVC), the ordinate axis shows the morphological integrity (coefficient of determination, R_m^2)

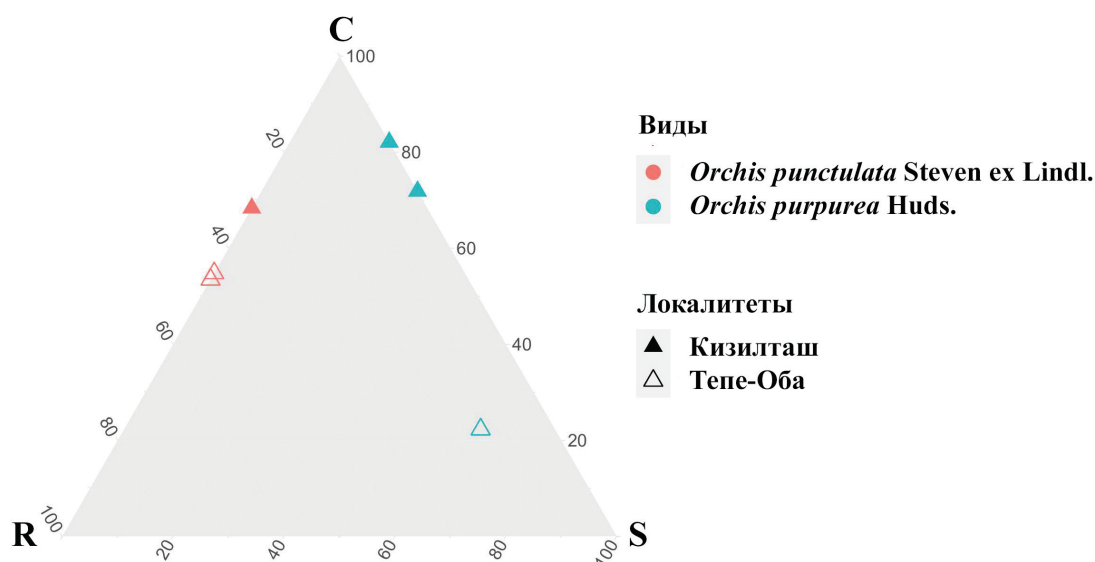


Рис. 6. Ординация видов и локалитетов в «треугольнике Грайма» на основе функциональных признаков. С – конкурентная стратегия, S – стресс-толерантная стратегия, R – рудеральная стратегия

Fig. 6. Ordination of species and localities in the «Grime triangle» based on the functional traits. C – competitive strategy, S – stress-tolerant strategy, R – ruderal strategy

В условиях Крыма *O. punctulata* и *O. purpurea* нередко произрастают совместно в одних и тех же растительных сообществах. Внешне эти виды очень похожи: их объединяют общий габитус, листья, собранные преимущественно в нижней половине стебля, крупные густоцветковые соцветия. Из отличий следует отметить размеры растений (*O. purpurea* немного крупней) и окраску венчика (у *O. punctulata* цветки желтых тонов, у *O. purpurea* – пурпурных) [18].

Помимо внешнего сходства виды также близки по биологическим и экологическим параметрам. В первую очередь они характеризуются сходной фенологией. Цветут они примерно в одно и то же время: период цветения *O. punctulata* – середина апреля – конец мая, *O. purpurea* – конец апреля – начало июня. Оба вида принадлежат к обманывающим орхидеям, использующих пищевую обманывающую цветковую мимикрию: их цветки не выделяют нектар и привлекают опылителей своей яркой окраской [18]. И как было отмечено выше, генетические и молекулярные исследования доказали их филогенетическое родство.

Однако, несмотря на свое морфологическое, биологическое, фитоценоотическое и генетическое сходство, эти виды проявляют различные тактики поведения. В лесных сообществах *O. punctulata* не достигает положения доминанта, встречаясь в относительно небольшом количестве или единичными экземплярами, что придает ему черты фитоценоотических пациентов. С другой стороны, в течение длительного времени этот вид способен удерживать территорию, его численность стабильна. При переходе из лесных в степные сообщества численность популяций *O. punctulata* увеличивается [24], однако сами растения уменьшаются в размерах: наши исследования показали достоверно значимые различия между особями степных и лесных ценопопуляций по всем измеренным морфологическим параметрам. Такие морфофизиологические реакции растений, как прекращение при стрессе видимого роста, аллокация всех имеющихся ресурсов в семена, что в свою очередь приводит к увеличению численности растений в популяции, относятся к механизмам адаптации, характерным для R-стратегов [12].

В лесных сообществах *O. purpurea* характеризуется большой численностью, нередко являясь доминантом в сообществах, что, безусловно, свидетельствует о его виолентности. Реакция растений *O. purpurea* при переходе из лесных в степные сообщества несколько иная, чем у *O. punctulata*: их численность в популяции уменьшается, но морфологические параметры самих растений не изменяются. Наши исследования не выявили статистически значимых различий у растений из разных ценопопуляций для большинства морфологических параметров. Процессы адаптации, не проявляющиеся в морфологических изменениях, согласно Миркину и др. [12] характерны для S-стратегов.

Исследование стратегий жизни с использованием функционального подхода показало похожие результаты (рис. 6). В лесных сообществах оба вида проявляют конкурентную C-стратегию. Причем у *O. purpurea* как у более высоких растений степень выраженности этой стратегии выше. Результаты согласуются с выводами других авторов о том, что степень выраженности конкурентной стратегии возрастает с увеличением линейных размеров растений [4]. При переходе в степные сообщества *O. punctulata* начинает проявлять R-стратегию, а *O. purpurea* – S-стратегию.

Уровень морфологической целостности особей является одной из ключевых характеристик, определяющих состояние особи и, в конечном итоге, популяции [6]. Изученные орхидные по-разному реагируют на стресс на морфологическом уровне. Для *O. punctulata* выделена защитно-стрессово-защитная стратегия. Похожая стратегия была выделена на территории Южно-Уральского заповедника для *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. Такой тип онтогенетической стратегии соответствует конкурентной C-стратегии [11]. В тренде онтогенетической стратегии *O. purpurea* выражена стрессовая компонента, что является проявлением рудеральности вида (R-составляющая стратегии жизни). Подобная стратегия была выявлена и у других орхидных со стеблекорневыми тубероидами, размножающихся семенами: *Orchis militaris* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Herminium monorchis* (L.) R. Br. [16].

Таким образом, по совокупности эколого-биологических признаков, проявляющихся на организменном и популяционном уровнях, у обоих исследованных видов были обнаружены черты всех трех первичных стратегий (виолентов, пациентов, эксплерентов), то есть по системе Раменского-Грайма и *O. punctulata*, и *O. purpurea* проявляют смешанную CSR-стратегию. По данным D. Frank, S. Klotz [22], многие орхидеи, произрастающие в Центральной Европе, характеризуются подобным типом стратегии. Особенно это касается видов со стеблекорневыми тубероидами [8], к которым принадлежат и изученные виды.

Тубероидные виды орхидных с CSR-типом стратегии являются относительно устойчивыми к антропогенному воздействию [16]. Этим объясняется широкое распространение и высокая численность *O. punctulata* и *O. purpurea*, которые являются одними из самых обычных орхидных в Крыму [18]. Однако это не исключает исчезновение этих видов по случайным причинам или вследствие уничтожения их местообитаний. В частности, в результате расширения жилых районов и интенсификации сельскохозяйственного использования биотопов во многих странах (Турции, Кипре и Греции) за последние 30 лет количество цветущих растений стремительно сократилось, а многие из их местонахождений уже исчезли [30].

По нашему мнению, сохранению этих видов орхидных в Юго-Восточном Крыму будут способствовать развитие и совершенствование сети охраняемых территорий, создание новых ООПТ, целью которых станет ограничение хозяйственной деятельности человека и защита мест произрастания редких видов и находящихся под угрозой экосистем. На территории горного массива Кизилташ была обнаружена самая многочисленная в Юго-Восточном Крыму популяция *O. purpurea*. Кроме того, из 754 отмеченных здесь видов 48 являются эндемичными, а 82 – относящимися к различным категориям охраняемых растений [20]. Поэтому мы предлагаем придать этой территории статус ботанического заказника регионального значения.

Выводы

Установлено, что фитоценотические условия и условия вегетационного сезона достоверно значимо влияют на все исследованные морфологические параметры *O. punctulata*, в то время как морфологические параметры особей *O. purpurea* зависят только от условий вегетационного сезона. Достоверно значимое влияние условий местообитания на популяции *O. purpurea* обнаружено только для 5 из 12 исследованных признаков.

Для *O. punctulata* установлена защитно-стрессово-защитная стратегия, для *O. purpurea* – стрессовая онтогенетическая стратегия. При использовании функционального подхода *O. punctulata* проявил смешанную CR-стратегию, *O. purpurea* – смешанную CS-стратегию.

Использование различных подходов позволило установить, что близкородственные виды *O. punctulata* и *O. purpurea* проявляют смешанную CSR-стратегию, составляющие которой зависят от эколого-ценотических условий мест произрастания.

Исследования стратегий жизни очень важны при выявлении лимитирующих факторов и оценке состояния популяций. Их необходимо учитывать при разработке комплекса научно-обоснованных мер по сохранению и рациональному использованию этих редких видов.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН № 1022061600227-9-1.6.20.

1. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Коршунова Н.Н., Шве́ц Н.В. Описание массива данных месячных сумм осадков на станциях России: свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620394 от 27 февраля 2015 г. [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/total-precipitation#описание-массива-данных> (дата обращения 12.10.2024).
2. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Шве́ц Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха

- на станциях России: свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485 от 23 октября 2014 г. [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/temperature#описание-массива-данных> (дата обращения 12.10.2024).
3. *Ведь И.П.* Климатический атлас Крыма. Симферополь: Таврия-плюс, 2000. 118 с.
 4. *Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онипченко В.Г.* Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Северо-Западного Кавказа // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2019. Т. 74, N 3. С. 179–187.
 5. *Злобин Ю.А.* Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.
 6. *Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. С. 113–120.
 7. *Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В.* Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 85–98.
 8. *Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Кривошеев М.М.* Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценологические и популяционные характеристики, антропогенная устойчивость, антропоэкология // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2019. N 3. С. 240–257.
 9. *Красная книга Республики Крым: растения, водоросли и грибы* / отв. ред. А.В. Ена, А.В. Фатерыга. Симферополь: Ариал, 2015. 480 с.
 10. *Красная книга Российской Федерации (растения и грибы)*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
 11. *Методика* изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / под ред. М.М. Ишмуратовой. Уфа, 2020. 276 с.
 12. *Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.* Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, N 6. С. 581–593.
 13. *Плантариум.* Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. 2007–2026. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.plantarium.ru/> (дата обращения 19.02.2026).
 14. *Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1975. Т. 80, N 2. С. 5–17.
 15. *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2002. 308 с.
 16. *Суюндуков И.В.* Стратегии жизни некоторых видов сем. Orchidaceae (Juss.) и вопросы охраны орхидей на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2014. 43 с.
 17. *Тимухин И.Н.* Естественные межвидовые гибриды рода *Orchis* (Orchidaceae) в Туапсе-Адлерском флористическом районе Западного Закавказья // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, N 2. С. 187.
 18. *Фатерыга А.В., Ефимов П.Г., Свирин С.А.* Орхидеи Крымского полуострова / ред. В.В. Фатерыга. Симферополь: Ариал, 2019. 224 с.
 19. *Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х.* Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, N 4. С. 93–109.
 20. *Шатко В.Г., Миронова Л.П.* Конспект флоры района Кизилташа (Восточный Крым) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2008. Вып. 194. С. 75–93.
 21. *Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Yi-Bo L., Pridgeon A.M., Chase M.W.* Molecular phylogenetics and evolution of Orchidi-

- nae and selected Habenariinae (Orchidaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 142, Iss. 1. P. 1–40.
22. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1990. Bd. 32. 167 s.
23. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // American naturalist. 1977. Vol. 111. P. 1169–1194.
24. 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. Vol. 7. P. 407–423.
25. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // Functional Ecology. 2013. Vol. 27, Iss. 4. P. 1002–1010.
26. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide // Functional Ecology. 2017. Vol. 31, N 2. P. 444–457.
27. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, 2025 [Electronic resource]. URL: <https://www.R-project.org/> (accessed 12.04.2026).
28. Şeker Ş.S., Şenel G. Comparative seed morphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related *Anacamptis*, *Orchis* and *Neotinea* genera // Biologia. 2017. Vol. 72, Iss. 1. P. 14–23.
29. Shevera M.V., Protopopova V.V., Tymchenko I.A., Ryff L.E. Lectotypification of *Orchis purpurea* Huds. × *O. punctulata* Steven ex Lindl. (Orchidaceae), described from Crimea, and data on its distribution // Thaiszia – Journal of Botany. 2020. Vol. 30, N 1. P. 23–30.
30. Tsiftsis S., Djordjevic V. Habitat effects and differences in the reproductive success of *Orchis punctulata* and *Orchis purpurea* (Orchidaceae) // Turkish Journal of Botany. 2018. Vol. 42, N 4. P. 400–411.

Поступила в редакцию: 02.05.2026

LIFE STRATEGIES OF TWO CLOSELY RELATED *ORCHIS* TOURN. EX L. SPECIES FROM SOUTH-EASTERN CRIMEA

V.Yu. Letukhova, I.L. Potapenko

*T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS – Branch of A.O. Kovalevsky
Institute of Biology of the Southern Seas of RAS*

Mechanisms of life strategies were studied for two closely related species from Orchidaceae family: *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. and *O. purpurea* Huds. Cenopopulations from forest (Kiziltash mountain range) and steppe (Tepe-Oba ridge) communities were selected for the study. It was noted that the morphological parameters of *O. punctulata* individuals depend on both growing conditions and growing season conditions; morphological parameters of *O. purpurea* do only on growing season conditions. A defense-stress-defense ontogenetic strategy was determined for *O. punctulata*, while a stress ontogenetic strategy was done for *O. purpurea*. Using functional traits, we showed that *O. punctulata* indicates a mixed CR strategy, and *O. purpurea* indicates a mixed CS strategy. Thus, using of various methods made it possible to establish that the closely related species *O. punctulata* and *O. purpurea* indicate a mixed CSR strategy, its components depend on the ecological and cenotic growing conditions.

Key words: *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea*, coenopopulations, CSR strategies, ontogenetic strategies, functional traits, Southeastern Crimea

Citation: Letukhova V.Yu., Potapenko I.L. Life strategies of two closely related *Orchis* Tourn. ex L. species from South-Eastern Crimea // Industrial botany. 2026. Vol. 26, N 2. P. 21–32. DOI: 10.5281/zenodo.21492319
