

УДК 582.594.2 (477.75)

Оценка стратегий жизни орхидных, произрастающих на территории горного массива Кизилташ (Крым)

Летухова В. Ю., Потапенко И. Л.

Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
letukhova@gmail.com

В статье обсуждаются различные проявления стратегий жизни орхидных, произрастающих на территории урочища Кизилташ (Юго-Восточный Крым). Популяционные исследования орхидных проводили с 2011 по 2017 год на двух маршрутах (длиной 1,5 км и шириной 10 м). Была подсчитана численность ценопопуляций, установлена пространственная структура, определены жизненность и размерная пластичность особей. Установлено, что *Orchis purpurea* обладает комбинированной CS-стратегией развития, *Anacamptis pyramidalis* и *Cephalanthera damasonium* – SR-стратегией, а такие виды, как *Epipactis helleborine*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis punctulata*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, и *Platanthera chlorantha*, проявляют жизненную стратегию пациентов (S-стратегия).

Ключевые слова: стратегии жизни, орхидные, Кизилташ, Юго-Восточный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Для понимания причин редкости того или иного вида важное значение имеет изучение так называемых стратегий жизни, то есть комплексов эволюционно возникших адаптивных признаков, обеспечивающих растению возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в экосистеме, выживать и поддерживать стабильность популяций (Работнов, 1975; Чадаева, Шхагапсоев, 2016). В настоящее время наибольшее распространение получила система стратегий жизни Раменского-Грайма, согласно которой виды дифференцируются на три первичные типы стратегий: виоленты, или конкуренты (С), пациенты, или стресс-толеранты (S), и эксплеренты, или рудералы (R) (Grime, 1977; Миркин и др., 2001).

Горный массив Кизилташ расположен в Юго-Восточном Крыму, севернее п. Краснокаменка и западнее п. Щebetовка. Эта территория входит в состав Главной гряды Крымских гор и имеет площадь около 15 км². Наивысшая точка Кизилташа – г. Сандык-Кая (около 700 м), другие вершины имеют следующие высоты: г. Гондарлы-Кая и Курбан-Кая – 590 м, г. Сочарикон-Кая – 360 м. Несмотря на близость населенных пунктов, живописный ландшафт и своеобразные природные условия, изучение флоры и фауны этого региона начато относительно недавно (в начале XXI века), и до сих пор этот уникальный уголок природы не наделен никаким охранным статусом. Связано это главным образом с тем, что до 1992 года здесь находилась военная часть со строгим режимом охраны, поэтому доступ научных исследователей сюда был ограничен. Тем не менее район очень интересен богатством видового состава и наличием большого количества эндемичных и редких охраняемых видов. Список флоры насчитывает 754 вида, в том числе 48 эндемичных видов флоры Крыма и 82 охраняемых вида (Шатко, Миронова, 2008).

С 2011 года на территории Кизилташа ведется мониторинг популяций видов семейства Orchidaceae. Первые три года исследования носили рекогносцировочный характер, с 2014 года начаты популяционные исследования орхидных с определением их численности, возрастного состава, жизненности. Поскольку все виды орхидных занесены в Красную книгу, очень актуальными являются исследования современного состояния их популяций и выявления возможных причин сокращения численности.

Цель данной работы – изучить характер ответной реакции растений семейства Orchidaceae на негативные факторы и на основании этого определить тип экологи-

ценотической стратегии видов на территории природного комплекса Кизилташ. Объектами исследований стали 11 видов орхидных: *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *Limodorum abortivum* (L.) Sw, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl., *Orchis purpurea* Huds., *Orchis simia* Lam., *Orchis tridentata* Scop., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мониторинг орхидных проводили на двух маршрутах длиной около 1,5 км и шириной 10 м. Ежегодно осуществляли один проход по маршруту № 1 и два прохода (для учета позднецветущих орхидных) по маршруту № 2. В 2015 году второй раз пройти по маршруту не удалось, поэтому данные по численности позднецветущих растений отсутствуют. Численность орхидных определяли пересчетом всех растений с учетом их онтогенетических состояний. В качестве учетной единицы считали надземный побег. У цветущих растений измеряли их биоморфологические параметры: высоту растений, число листьев, длину и ширину первого и второго листа, длину соцветия, число цветков. Жизненность особей оценивали по индексу виталитета (IVC), который определяется по размерному спектру особей в популяции. При этом для оценки виталитета особей была использована следующая формула (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004):

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

где X_i – значение i -того признака в ценопопуляции, \bar{X}_i – среднее значение i -того признака для всей ценопопуляции (при мониторинге одной ценопопуляции – среднее значение для всех лет наблюдения), N – число признаков.

Индекс размерной пластичности рассчитывали по формуле: $ISP = IVC_{max} / IVC_{min}$. (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Описание маршрутов и природные условия горного массива Кизилташ. Маршрут № 1 начинается у подножия горы Горданлы-Кая и продолжается к ее вершине. Проходит преимущественно по дубово-грабовому лесу. В древесном ярусе доминируют *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus excelsior* L. Кроме того, здесь также отмечены: *Cornus mas* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Acer campestre* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz и в конце маршрута *Juniperus excelsa* Bieb. В кустарниковом ярусе единично присутствует *Euonymus verrucosa* Scop. Травянистый ярус выражен очень слабо, его проективное покрытие не превышает 10–20 %. В первой части маршрута из травянистых видов отмечены: *Carex hallerana* Asso, *Euphorbia amygdaloides* L., *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Galium mollugo* L., *Hippocrepis emeroideis* (Boiss.&Spruner) Czerep. В средней части маршрута к вышеперечисленным видам добавляются: *Paonia daurica* Andr., *Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Vincetoxicum scandens* Somm. et Levier, *Clinopodium vulgare* L., *Lapsana intermedia* Bieb., *Polygonatum hirtum* (Vocs ex Poir.) Pursh. Ближе к вершине в конце маршрута отмечены *Salvia tomentosa* Mill. и *Echinops sphaerocephalus* L. В весенней синузии представлены *Galanthus plicatus* Bieb., *Primula acaulis* (L.) L., *Viola alba* Bess., *Dentaria quinquefolia* Bieb. Заканчивается маршрут реликтовыми можжевельниковыми редколесьями из *Juniperus excelsa* Bieb. и *Juniperus oxycedrus* L.

Маршрут № 2 полностью повторяет тропу в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь, поэтому его начало отмечено соответствующим указателем. Так же, как и маршрут № 1, тропа проходит по дубово-грабовому лесу с тем же составом древесного яруса. Отличительной особенностью травянистого яруса является преобладание в его составе *Carex divulsa* Stokes и *Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult. Кроме того,

здесь также отмечены: *Lapsana intermedia* Bieb., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Galium mollugo* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Campanula taurica* Juz. В целом, проективное покрытие травянистого яруса на этом участке составляет 15–20 %. Открытые участки тропы приурочены к выходам скальных пород, поэтому в составе травянистого яруса доминируют сообщества петрофитных степей (с проективным покрытием травянистого яруса до 50 %). В их составе были отмечены следующие виды: *Festuca valesiaca* Gaudin., *Cleistogenes serotina* (L.) Keng, *Salvia tomentosa* Mill., *Teucrium chamaedrys* L., *Teucrium polium* L., *Melampyrum arvense* L., *Thymus tauricus* Klok. et Shost., *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth, *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC. В древесном ярусе здесь начинает доминировать *Juniperus oxycedrus* L., кроме того, также встречаются: *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Cotinus coggygia* Scop., *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Juniperus excelsa* Bieb. Несколько раз тропа спускается в глубокую балку, и тогда в древесном ярусе появляется *Tilia begoniifolia* Stev., а в травянистом ярусе – *Hedera helix* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Physospermum cornubiense* (L.) DC.

Климатические характеристики были взяты из ближайшего от района исследований пункта наблюдений – ландшафтно-экологического стационара Карадагского природного заповедника (данные Летописи природы). Они показали, что на протяжении 2013–2017 годов среднесуточные температуры воздуха по годам отличались незначительно (табл. 1). Значительные отличия были выявлены в количестве выпавших осадков, так, наиболее влажным годом оказался 2016 (618,7 мм), наименее влажным – 2013 год (374,9 мм). При этом важное значение имеют осадки, выпавшие весной (в период цветения орхидных) и летом (в период закладки почек будущего года). По этим показателям наиболее влажным также оказался 2016 год, наименьшее количество осадков весной выпало в 2013 году (33,9 мм), летом – в 2015 (83,9 мм).

Таблица 1

Климатические данные из ближайшего метеорологического пункта наблюдений

Год	Климатические характеристики					
	Среднесуточная температура, °С			Осадки, мм		
	годовая	весна	лето	годовая	весна	лето
2013	13,0	12,2	23,9	374,9	33,9	183,6
2014	12,9	12,2	23,7	515,3	37,9	228,2
2015	13,1	10,4	23,7	446,5	115,4	83,9
2016	12,5	11,7	24,1	618,7	153,8	262,6
2017	12,8	11,0	23,5	389,3	136,1	84,8

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на территории Кизилташа отмечен 21 вид орхидных, что составляет 42 % орхидных Крыма (Шатко, Миронова, 2008; Ена, 2012). На двух маршрутах за все годы наблюдения нами было обнаружено 11 видов орхидных (8 корнеклубневых и 3 короткокорневищных). Они представлены в таблице 2 за исключением *Orchis tridentata*, который мы отмечали единично на маршруте № 1 в 2011 году. Наиболее богатым на орхидные оказался маршрут № 2 (здесь отмечено 10 видов, или 48 % всех орхидных Кизилташа), что неудивительно, поскольку этот маршрут пролегает в более влажных условиях по склонам северных экспозиций. На маршруте № 1 было отмечено всего 5 видов орхидных (*Cephalanthera damasonium*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*,

Orchis purpurea, *O. tridentata*). Численность орхидных на двух маршрутах также существенно различалась (табл. 2).

Наши наблюдения показали, что на численность орхидных, вероятно, влияют не среднесуточные температуры (которые за исследованный период существенно не менялись), а количество выпавших осадков. При этом наибольшее значение имеют осадки, выпавшие летом, то есть в период закладки почек будущего года вегетации. Так, например, вспышка численности большинства видов (6 видов из 10) пришлась на 2017 год после наиболее влажного за исследованный период 2016 года.

Таблица 2

Численность видов на маршрутах в различные годы наблюдений (кол-во особей)

№ п/п	Вид	№ маршрута	2014	2015	2016	2017
1	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	2	70	–	126	177
2	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	1	4	0	15	4
		2	1	66	4	22
3	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	2	0	–	0	1
4	<i>Himantoglossum caprinum</i> (Bieb.) C. Koch	1	0	–	10	0
		2	0	–	25	41
5	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw	1	1	0	0	0
		2	10	–	2	11
6	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	2	0	–	0	1
7	<i>Orchis punctulata</i> Stev. ex Lindl.	2	1	3	24	21
8	<i>Orchis purpurea</i> Huds.	1	43	130	79	112
		2	266	656	563	608
9	<i>Orchis simia</i> Lam.	2	1	1	1	1
10	<i>Platantera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	2	26	41	48	51

Анализ пространственной структуры является важным вопросом популяционной ботаники, проливающим свет на взаимоотношения организмов как внутри популяции, так и в целом в растительном сообществе. Кроме того, эти исследования позволяют выявить реакцию того или иного вида на стрессовые факторы среды. При исследовании горизонтальной структуры, как правило, различают: случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное размещение особей (Ипатов, Кирикова, 1997; Фардеева и др., 2008).

По нашим наблюдениям, клинальное размещение особей, которое выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей по территории, было отмечено только на маршруте № 1. Связано оно было с особенностью данного маршрута, который проходил от подножия горы к ее вершине. С постепенным увеличением высоты наблюдалось уменьшение количества орхидных. Так, например, из 79 растений *Orchis purpurea*, отмеченных на маршруте № 1 в 2016 году, 62 (78,5 %) особи произрастали в первой трети маршрута, 12 (15,2 %) – во второй трети, 5 (6,3 %) – в последней трети маршрута, то есть ближе к вершине. Та же тенденция прослеживается и для *Cephalanthera damasonium*: в 2016 году 14 (93,3 %) особей этого вида было отмечено в начале маршрута, 1 (6,7 %) особь – в середине маршрута, и ни одного растения не было встречено в конце маршрута. Помимо клинального, на маршруте № 1 были отмечены контагиозное (*Orchis tridentata* – группа особей на поляне в середине маршрута) и случайное (*Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum* – одно растение или группа растений также в середине маршрута) размещение орхидных.

На маршруте № 2 отмечено регулярное, регулярно-контагиозное и контагиозное размещение орхидных. Регулярное размещение было отмечено у таких видов, как

Anacamptis pyramidalis, *Cephalanthera damasonium* и *Orchis purpurea*. Эти виды встречались равномерно на протяжении всего маршрута, но с различной частотой. Наибольшая плотность отмечена для *Orchis purpurea*, наименьшая – для *Cephalanthera damasonium*. Помимо этого, *O. purpurea* в последней трети маршрута нередко образовывал крупные локусы, состоящие преимущественно из вегетативных (нецветущих) особей. Таких скоплений мы насчитали до 7 шт., их площадь варьировала от 1 до 10 м², а численность – от 12 до 90 особей. В таких местах *O. purpurea* начинал преобладать в структуре растительных сообществ (в травянистом ярусе), а его проективное покрытие достигало до 80 %.

Для остальных видов было характерно контагиозное (групповое) размещение. При этом такие виды, как *Himantoglossum caprinum*, *Orchis simia*, были отмечены только на полянах и опушках леса, по всей видимости, распространение их на данной территории ограничивается условиями освещения и прочими экологическими факторами (фитогенными полями древесных растений, конкурентным взаимодействием с травянистыми видами). Для *Platanthera chlorantha* было отмечено три места произрастания (в начале и середине маршрута), расстояние между первым и вторым локусами – около 800 м, между вторым и третьим – не более 10 м. При этом внутри локусов растения произрастали достаточно компактно: в среднем расстояние между особями не превышало 30–40 см. *Orchis punctulata* произрастает в одном месте (в середине маршрута), однако распределение особей в популяции более диффузное: растения удалены друг от друга в среднем на 2–3 м, некоторые особи – на 10–15 м. У *Limodorum abortivum* было выделено одно групповое (в середине маршрута) и несколько единичных произрастаний (в середине и в конце маршрута) особей. При этом единичные растения отмечались не каждый год, переходя в условиях стрессовых факторов в состояние вынужденного покоя. Групповое произрастание относительно небольшое: локус состоял из 5–6 растений, удаленных друг от друга на расстояние 20–30 см. И наконец, такие виды, как *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis* и *Orchis tridentata*, практически все время находятся в состоянии вторичного покоя, и лишь в отдельные благоприятные годы на исследуемых маршрутах были отмечены единичные особи.

В оценке состояния популяций жизненность особей (то есть степень их процветания или угнетения) является важнейшей диагностической характеристикой. Расчет индекса виталитета (IVC) показал, что наиболее благоприятным для роста орхидных оказался 2017 год: четыре вида из шести исследованных (*Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *Orchis punctulata* и *Orchis purpurea*) в этот год показали наибольшую жизненность (табл. 3). Наименее благоприятным оказался 2014 год – большинство видов (*Anacamptis pyramidalis*, *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea* и *Platanthera chlorantha*) в этот год проявили наименьшую жизненность. Самый высокий индекс размерной пластинчатости был отмечен у *Cephalanthera damasonium*: на маршруте № 1 он был равен 2,87, на маршруте № 2 – 4,26. Также высокий индекс был у *Anacamptis pyramidalis* (2,74). У остальных видов индекс размерной пластинчатости примерно одинаков (2,24–2,32).

Антропогенный фактор на территории Кизилташа выражен слабо. На исследованной территории выпас скота отсутствует, хотя оба маршрута являются туристическими, мы не зафиксировали там палаточных стоянок, кострищ, сильно вытопанных участков, степень рекреационной нарушенности довольно низкая. Единственным проявлением антропогенного воздействия является сбор на букеты такого крупного декоративного вида, как *Anacamptis pyramidalis*, который мы отмечали на маршруте № 2.

Определение стратегий жизни редких растений имеет важное значение для оценки состояния природных популяций, разработки комплекса мер по их охране. Разница между типами эколого-ценотических стратегий главным образом определяется по отношению к двум важнейшим факторам: стрессу и нарушению (Grime, 1977; Миркин и др., 1999). Однако поскольку на территории Кизилташа каких-либо нарушений (в том числе антропогенного характера) нами выявлено не было, адаптивные стратегии орхидных нами выделялись на основании их реакции на факторы стресса (различные эколого-ценотические и климатические условия). В природе виды с первичными стратегиями встречаются редко, как правило, сочетание в разных соотношениях промежуточных признаков определяет

выделение переходных вторичных типов стратегий. К примеру, по нашим наблюдениям, на территории Кизилташа *Orchis purpurea* реализует СS-стратегию.

Таблица 3

Средняя жизненность особей в популяции по годам

№ п/п	Вид	№ маршрута	Средняя жизненность особей				Индекс размерной пластичности (ISP)
			2014	2015	2016	2017	
1	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	2	0,882	–	0,996	1,067	2,74
2	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	1	0,948	–	0,877	1,145	2,87
		2	1,174	1,005	1,252	1,025	4,26
3	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw	2	1,019	–	–	0,954	2,24
4	<i>Orchis punctulata</i> Stev. ex Lindl.	2	0,892	1,264	1,083	1,370	2,28
5	<i>Orchis purpurea</i> Huds.	1	1,220	1,007	0,930	0,994	2,32
		2	0,921	0,995	0,970	1,072	2,30
6	<i>Platantera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	2	0,822	1,051	1,019	0,976	2,28

Признаки виолентности проявляются в образовании крупных локусов и в высоком доле участия вида в растительных сообществах, активном вегетативном размножении, а также в крупных по сравнению с сопутствующими видами размерах особей. Однако на остальной территории вид ведет себя как стресс-толерант, что выражается в уменьшении его роли в растительных сообществах. Кроме того, стресс-толерантная стратегия проявляется и в особой экологической специализации, направленной на завершение активной вегетации и формирование генеративных органов до наступления жаркого и засушливого периода. Впрочем, такая S-составляющая стратегии характерна для всех орхидных этого региона.

В целом, следует отметить, что поскольку все орхидные являются редкими охраняемыми видами, стресс-толерантная составляющая эколого-ценотической стратегии является преобладающей, однако выражается она у разных видов по-разному. Такие виды, как *Himantoglossum caprinum*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, не выходят за пределы определенных растительных сообществ (полян, опушек леса), которые на территории Кизилташа распространены мало (90 % этой территории покрыты лесом). Поэтому в данной случае следует говорить о фитоценотической патиентности видов, объясняющей причину их низкой численности в этом регионе. Популяции *Orchis punctulata* и *Platantera chlorantha* фрагментированы, по сути они представляют собой сумму популяций, что также является проявлением S-стратегии выживания. Наиболее распространенной реакцией на стресс у пациентов является прекращение видимого роста и переход в состояние покоя (Миркин и др., 1999). Такая реакция была характерна для *Limodorum abortivum*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*. Два последних вида большую часть своей жизни находились в состоянии вторичного покоя, и образование надземных побегов было отмечено только в 2017 году, наиболее благоприятном годе для развития орхидных.

Реакция на стресс у виолентов и рудералов несколько иная (Миркин и др., 1999). Основной адаптивный процесс С-стратегов – это поддержание вегетативного роста, при этом накопление биомассы обеспечивает высокую продуктивность растительного покрова. Ярким тому примером является *Orchis purpurea*, на протяжении всех лет наблюдений на двух маршрутах в популяции преобладали вегетативные (нецветущие) особи. Однако если в наиболее благоприятный для этого вида 2017 год соотношение цветущих и нецветущих