




DOI 10.23859/estr-221228

EDN ICPZPM

УДК 581.5; 582.594.2

Научная статья

Формирование жизненных стратегий растений техногенных экотопов на примере коротко-корневищных орхидей

Н.Ю. Егорова^{1, 2} , В.Н. Сулейманова^{1, 2*} 

¹ *Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, 610000, Россия, г. Киров, ул. Преображенская, д. 79*

² *Вятский государственный агротехнологический университет, 610017, Россия, г. Киров, Октябрьский пр-кт, д. 133*

**venera_su@mail.ru*

Аннотация. На примере коротко-корневищных орхидей *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Neotia ovata* и *Cypripedium calceolus* показаны результаты анализа жизненной стратегии видов растений в измененных биотопах. В 2020–2022 гг. проанализировано 16 ценопопуляций орхидей на зарастающем деревьями не восстановленном карбонатном карьере. Показано, что рассматриваемые виды растут в лесных и лесо-луговых сообществах. Среди сосудистых растений изученных фитоценозов преобладают луговые и лугово-опушечные виды. У рассматриваемых орхидей наблюдаются две стратегии развития, которые отличаются последовательностью защитных и стрессовых элементов. Морфометрические параметры почти всех изученных видов проявляют дивергентно-конвергентные или конвергентно-дивергентные тактики.

Ключевые слова: адаптации растений, жизненная форма, изменчивость признаков, коэффициент детерминации, нарушенные экосистемы, онтогенетические тактики, сем. Orchidaceae Juss., экоклин, эколого-ценотические группы

ORCID:

Н.Ю. Егорова, <https://orcid.org/0000-0002-5891-4580>

В.Н. Сулейманова, <https://orcid.org/0000-0001-8401-1417>

Для цитирования: Егорова, Н.Ю., Сулейманова, В.Н., 2024. Формирование жизненных стратегий растений техногенных экотопов на примере коротко-корневищных орхидей. *Трансформация экосистем* 7 (2), 176–188. <https://doi.org/10.23859/estr-221228>

Поступила в редакцию: 28.12.2022

Принята к печати: 11.01.2023

Опубликована онлайн: 31.05.2024

DOI 10.23859/estr-221228

EDN ICPZPM

UDC 581.5; 582.594.2

Article

Formation of a life strategy in plant species from technogenic ecotopes by the example of short-rhizomatous Orchids

N.Yu. Egorova^{1, 2} , V.N. Suleimanova^{1, 2*} 

¹ Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, ul Preobrazhenskaya 79, Kirov, 610000 Russia

² Vyatka State Agrotechnological University, Oktyabrsky pr. 133, Kirov, 610017 Russia

*venera_su@mail.ru

Abstract. The paper presents the results of the analysis of a life strategy formation in plant species under conditions of anthropogenically transformed ecosystems by the example of short-rhizomatous orchids: *Epipactis atrorubens*, *Epipactis helleborine*, *Neottia ovata*, and *Cypripedium calceolus*. In 2020–2022, 16 cenopopulations of the studied species from a non-reclaimed limestone quarry overgrown with trees were examined. These species grow in forest communities and forest-meadow ecotone biotopes in the technogenic environment. Vascular plants of the studied phytocenoses, meadow and meadow-edge species dominate. Representatives of the family Orchidaceae have two types of ontogenetic strategies distinguished by the alternation of protective and stress components. Morphobiological parameters almost in all taxa exhibit mixed types of tactics: divergent-convergent and convergent-divergent.

Keywords: plant adaptation, life form, variability of traits, coefficient of determination, disturbed ecosystems, ontogenetic tactics, fam. Orchidaceae Juss., ecocline, ecological-cenotic groups

ORCID:

N.Yu. Egorova, <https://orcid.org/0000-0002-5891-4580>

V.N. Suleimanova, <https://orcid.org/0000-0001-8401-1417>

To cite this article: Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N., 2024. Formation of a life strategy in plant species from technogenic ecotopes (by the example of short-rhizomatous Orchids). *Ecosystem Transformation* 7 (2), 176–188. <https://doi.org/10.23859/estr-221228>

Received: 28.12.2022

Accepted: 11.01.2023

Published online: 31.05.2024

Введение

С каждым годом антропогенная нагрузка на естественные экосистемы возрастает. И по мере увеличения масштабов, интенсивности и разнообразия антропогенных форм воздействий на природу становятся все более актуальными исследования механизмов устойчивости видов на пост-техногенных территориях.

Известно, что устойчивость вида достигается посредством его жизненной стратегии, которая представляет собой комплексы адаптаций, возникшие в результате естественного отбора и характеризующие наиболее общие приспособления видов к факторам биотической и абиотической среды. При этом для каждого типа стратегии характерен свой комплекс адаптивных реакций, детальное изучение которого на организменном и популяционно-онтогенетическом уровнях позволяет выявить механизмы устойчивости вида в сообществе, направленные на его выживание, сохранение места в ценозе, восстановление структуры и функций после стрессовых воздействий (Ишбирдин и др., 2005; Миркин и Наумова, 2005; Работнов, 1992). При анализе стратегий нужно иметь в виду и то, что стратегии – это видовые характеристики, и познать их можно, только изучая позиции вида в разных сообществах, в разных местообитаниях (Василевич, 1987). Как отмечают А.Р. Ишбирдин и М.М. Ишмуратова (2004), оценка стратегий выживания растений остается одной из ключевых задач популяционной ботаники, а одной из важных характеристик, определяющих состояние особи и популяции, является степень целостности (интеграции) организма на анатомо-морфологическом уровне, обеспечиваемой адаптивным развитием различных структур в онтогенезе.

Представители семейства Орхидные, помимо естественных местообитаний, часто встречаются и в условиях антропогенных ландшафтов (Суюндуков, 2011; Телеганова, 2019; Филимонова и др., 2014), где они формируют достаточно многочисленные популяции. В настоящее время исследования адаптационного потенциала редких и охраняемых растений в условиях вторичных биотопов являются одним из актуальных направлений в изучении процессов антропогенной трансформации флоры и выяснении способности аборигенных видов осваивать различные типы нарушенных местообитаний (Березуцкий и др., 2012; Телеганова, 2019). В данное исследование были включены орхидеи *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., *Cypripedium calceolus* L. Эти виды имеют международный статус охраны, включены в Приложение II Конвенции о международной торговле СИТЕС (Bilz et al., 2011; Convention..., 2013)¹, охраняются во многих регионах РФ (Плантариум, 2022)².

Цель настоящей работы – определить тип жизненной стратегии коротко-корневищных видов сем. Orchidaceae Juss. в условиях антропогенно трансформированных экосистем на примере зарастающего древесными породами не рекультивированного карьера по добыче известняка.

Материал и методы

Исследования проводились в период с 2020 по 2022 гг. на территории отработанного карьера по добыче известняка (окр. п. Первомайский, Слободской район, Кировская область). Карьер находится в верхней части крутого склона коренного берега р. Вятки (подзона южной тайги). Отвалы карьера на протяжении более 30 лет подвергались биологической рекультивации путем пассивного и активного расселения простейших, растений и животных из окружающих лесных, луговых фитоценозов и агроценозов. Обследовано 16 ценопопуляций (ЦП) изучаемых видов (Табл. 1).

Описание исследованных растительных сообществ осуществляли в соответствии с общепринятыми геоботаническими методами и подходами (Андреева и др., 2002). Названия видов приведены согласно базе данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org>)³. Принадлежность вида к эколого-ценотической группе (ЭЦГ) определяли по справочной базе данных (Смирнова и др., 2004; Смирнов и др., 2006).

¹ Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Интернет-ресурс. URL: <https://cites.org/eng/disc/text.php> (дата обращения: 26.12.2022).

² Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений, 2007–2024. Электронный ресурс. URL: <https://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 26.12.2022).

³ Plants of the World Online. Электронный ресурс. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (дата обращения: 12.02.2024).

Табл. 1. Характеристика ценопопуляций исследуемых видов. ЦП – ценопопуляция; IVC – индекс виталитета ценопопуляции.

Вид	ЦП	Тип фитоценоза	IVC
<i>Neottia ovata</i>	1	Сосняк грушанковый	0.991
	2	Опушка ельника с примесью осины и сосны	0.988
	3	Ивняк грушанковый	1.042
	4	Сосняк грушанково-зеленомошный	0.980
<i>Epipactis atrorubens</i>	1	Опушка сосняка разнотравно-бобового	0.94
	2	Опушка сосняка травяно-бобового	0.97
	3	Сосняк с примесью осины и ели грушанково-разнотравный	1.03
	4	Ивняк грушанковый	1.01
<i>Epipactis helleborine</i>	1	Ивняк грушанковый	1.11
	2	Ельник зеленомошно-травяной	0.84
	3	Ивово-сосновый разнотравный лес	1.06
<i>Cypripedium calceolus</i>	1	Ельник разнотравный	1.00
	2	Ельник травяной	1.01
	3	Сосняк травяной	1.02
	4	Ельник с примесью пихты и сосны травяной	1.14
	5	Сосняк с ивой разнотравный	0.83

При оценке типов онтогенетических тактик и стратегий использовали методические разработки Ю.А. Злобина (1989, 2009), А.Р. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой (2004). Всего было проанализировано 10 морфологических признаков у *Neottia ovata*, 18 у *Cypripedium calceolus* и по 11 для *Epipactis atrorubens* и *E. helleborine*. Из комплекса морфометрических параметров в анализ нами были включены наиболее изменчивые признаки: высота вегетативно-генеративного побега, число листьев срединной формации, длина соцветия, число цветков, длина листовой пластинки 2-го листа, ширина листовой пластинки 2-го листа, число жилок листовой пластинки⁴.

Онтогенетическая тактика вида служит отражением тенденций варьирования признаков в зависимости от положения ценопопуляции на экоклинe (Злобин, 1989; 2009). Уровень варьирования признаков оценивается по коэффициенту вариации (CV, %). Для установления экоклина (градиента ухудшения условий произрастания) был применен индекс виталитета ценопопуляций (IVC), т.е. коэффициент жизнeнности, рассчитанный по формуле (Ишбирдин и Ишмуратова, 2004; Ишмуратова и Ишбирдин, 2002):

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

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

Определение онтогенетической стратегии видов осуществлялось в соответствии с динамикой морфологической интеграции (целостности растений) на экоклинe (Ишбирдин и Ишмуратова, 2004). Морфологическая целостность оценивалась как среднее значение коэффициентов детерминации (квадратов коэффициента корреляции признаков). коэффициентов детерминации (R^2m), или квадратов коэффициентов корреляции всех пар признаков.

Статистический анализ данных выполнен с использованием Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 10.

⁴ Материалы статьи были представлены на международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность».

Результаты исследований

Исследуемые виды в условиях техногенной среды произрастают в лесных сообществах (сосняк грушанковый, сосняк травяной, сосняк грушанково-зеленомошный, сосняк с ивой разнотравный, сосняк с примесью осины и ели грушанково-разнотравный, ивняк грушанковый, ельник зеленомошно-травяной, ельник травяной, ельник разнотравный, ельник с примесью пихты и сосны травяной, ивово-сосновый разнотравный лес) и лесо-луговых экотонных биотопах (опушка сосняка разнотравно-бобового, опушка ельника с примесью осины и сосны) (Егорова и Сулейманова, 2021; Егорова и Сулейманова, 2022; Егорова и др., 2022; Egorova and Suleimanova, 2022) (Табл. 1).

Лесо-луговые экотонные биотопы. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса здесь колеблется от 30 до 50%. Высота травостоя варьирует от 20 до 35 см. В травяном ярусе описано от 46 до 53 видов, из них в сложении яруса с наибольшим постоянством принимают участие *Pyrola rotundifolia* L., *Fragaria vesca* L., *Prunella vulgaris* L., *Hieracium umbellatum* L., *Plantago lanceolata* L., *Origanum vulgare* L., *Trifolium pratense* L., *T. hybridum* L., *T. repens* (L.) Nevski, *Alchemilla xanthochlora* Rothm., *Melica nutans* L., *Tussilago farfara* L., *Veronica chamaedrys* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Centaurea jacea* L., *Festuca pratensis* Huds., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Lathyrus pratensis* L., *Veronica longifolia* L., *Medicago sativa* L., *Solidago virgaurea* L., *Rubus saxatilis* L., *Taraxacum officinale* F. H. Wigg. и др.

Вторичные лесные сообщества. В изученных лесных фитоценозах участвуют такие древесные породы как *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst и *Salix caprea* L. Подлесок средней сомкнутости, в основном образован *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Salix caprea* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk., *Hippophae rhamnoides* L., *Viburnum opulus* L., *Lonicera xylosteum* L., реже *Padus avium* Mill., *Rosa majalis* Herrm. Средняя высота подлеска 1.5–2.0 м. Всего в составе подлеска отмечено 9 видов кустарников. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 25 до 40%. Высота травостоя изменяется от 15 до 25 см. Число видов сосудистых растений в составе травяно-кустарничкового яруса изученных лесных фитоценозов составляет от 22 до 41. С наибольшим постоянством в сложении травяного яруса принимают участие *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola minor* L., *Prunella vulgaris* L., *Hieracium umbellatum*, *Plantago lanceolata* L., *Origanum vulgare* L., *Alchemilla xanthochlora* Rothm., *Trifolium hybridum* L., *Melica nutans* L., *Fragaria vesca* L., *Tussilago farfara* L., *Veronica chamaedrys* L., *Pimpinella saxifraga* L. др. Моховой покров образуют 2 вида листостебельных мхов: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. с покрытием от 3–5% (фрагментарно, пятнами) в сосняках и ивняках до 40–50% в ельниках.

Местообитания исследуемых видов, приуроченные к антропогенно-трансформированным биотопам, являются примером сосуществования видов различных эколого-ценотических групп (ЭЦГ). В их составе отмечены сосудистые растения, относящиеся к 6 ЭЦГ (Рис. 1). Наиболее представлены луговые и лугово-опушечные виды (42.11–58.82%): *Centaurea phrygia* L., *Trifolium hybridum*, *Trifolium repens* L., *Lathyrus pratensis* L., *Medicago falcata* L., *M. sativa*, *Taraxacum officinale*, *Galium mollugo* L. и др. Широкое распространение видов данной ЭЦГ связано с сукцессионными изменениями, которые происходят в настоящее время на исследуемых территориях и представляют собой смену лугового сообщества лесным. В связи с этим в ценотической структуре рассматриваемых биотопов много и бореальных видов (от 13.04 до 15.79%): *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus idaeus* L., *Orthilia secunda* (L.) House и др. и несколько меньше мелкотравья (5.88–13.04%): *Rubus saxatilis*, *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Equisetum sylvaticum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd. и др. Доля неморальных видов варьирует от 4.35 до 15.79%; это, например, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Convallaria majalis* L., *Neottia ovata*, *Viola mirabilis* L. и др. На долю водно-болотных видов приходится 8.57% (*Veronica longifolia*, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.), а боровых видов (*Hieracium umbellatum*, *Chamaecytisus ruthenicus* и др.) – 7.54% от общего числа видов. В незначительном количестве встречаются высокотравные (*Chamaenerion angustifolium*) и нитрофильные (*Ribes nigrum* L.) виды – по 4.46 и 2.22% соответственно.

Наиболее высокими показателями жизненности характеризуются ЦП *N. ovata*, *E. atrorubens*, *E. helleborine*, изученные в условиях сосняков и ивняков грушанковых, разнотравных (IVC от 0.991 до 1.110). Здесь формируются более благоприятные для роста условия (низкое проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса, моховой покров отсутствует или фрагмента-

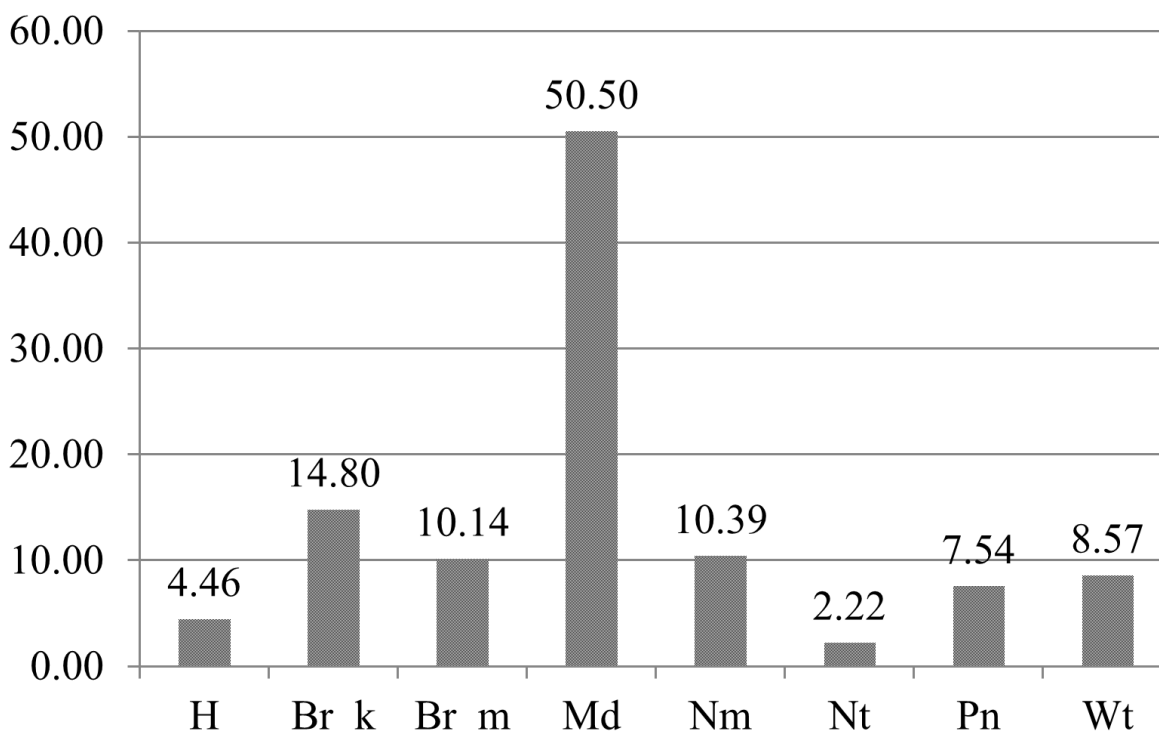


Рис. 1. Доля участия видов различных эколого-ценотических групп (%) в изученных фитоценозах. H – высокотравная, Br_k – бореальная (кустарнички и вечнозеленые травы), Br_m – бореальная (мелкотравье), Md – луговая и лугово-опушечная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Pn – боровая, Wt – водно-болотная (гигрофильная).

рен), что отразилось и на увеличенном размере растений (Табл. 1). Снижение жизненности видов отмечается в ЦП, приуроченных к опушечным биотопам (IVC от 0.94 до 0.98), что объясняется действующими здесь одновременно биотическими и антропогенными факторами: обострение межвидовой конкуренции (увеличение видового разнообразия и общего проективного покрытия) и усиление вытаптывания (примыкают тренировочные дорожки спортсменов-мотогонщиков). Также низкий индекс виталитета отмечен в ЦП этих видов, произрастающих в ельниках и сосняках с выраженным моховым покровом и высокой сомкнутостью древостоя (IVC от 0.84 до 0.98). В этих сообществах развивались более низкорослые растения, обладающие меньшими ресурсными требованиями и энергозатратами на побегообразование, что важно для сохранения места вида в фитоценозе.

Несколько другие результаты получены при оценке жизненности ЦП *S. calceolus* в изученных растительных сообществах. В наиболее благоприятных условиях здесь находятся ЦП, произрастающие в хвойных средне-полнотных насаждениях (сомкнутость крон древостоя 0.3–0.4). Данные насаждения являются сохранившимися небольшими фрагментами лесной растительности, не затронутой при добыче известняка. Наименее благоприятные условия характеризуют ЦП *S. calceolus* в сосняке с ивой разнотравном (IVC = 0.83), который представляет собой вторичный биотоп, сформировавшийся в процессе сукцессионных изменений на отработанном карьере.

Обсуждение результатов

Адаптации к условиям местообитания в популяциях растений реализуются посредством различных тактик развития морфологических структур (Злобин, 1989). Проявлением той или иной тактики служит уровень изменчивости особей. В ценопопуляциях исследуемых видов изменчивость морфологических признаков широко варьирует от низкого до очень высокого (10.35–66.71%). Наиболее вариабельными являются признаки генеративной сферы (длина соцветия, число цветков). У *S. calceolus* и *N. ovata* они характеризуются уровнем изменчивости от среднего до высокого (CV = 21.9–40.89%), у видов рода *Epipactis* – от среднего до очень высокого (CV = 14.64–66.71%). Параметры вегетативной сферы менее изменчивы (Табл. 2).

Табл. 2. Коэффициенты вариации (CV) и детерминации (R²ch) морфологических признаков исследуемых видов. Над чертой указан коэффициент вариации (%), под чертой – коэффициент детерминации.

Признак	Вид																
	<i>Neottia ovata</i>			<i>Eripactis atrorubens</i>			<i>Eripactis helleborine</i>			<i>Syrripedium calceolus</i>							
	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5
Высота вегетативно-генеративного побега	$\frac{24.35}{0.40}$	$\frac{16.54}{0.24}$	$\frac{22.0}{0.66}$	$\frac{39.07}{0.40}$	$\frac{23.52}{0.37}$	$\frac{26.67}{0.38}$	$\frac{26.05}{0.23}$	$\frac{35.65}{0.64}$	$\frac{21.98}{0.28}$	$\frac{22.26}{0.38}$	$\frac{31.79}{0.56}$	$\frac{14.10}{0.30}$	$\frac{22.27}{0.23}$	$\frac{26.07}{0.23}$	$\frac{25.85}{0.41}$	$\frac{14.10}{0.30}$	$\frac{32.09}{0.36}$
Число листьев срединной формации	–	–	–	–	$\frac{22.76}{0.13}$	$\frac{22.61}{0.12}$	$\frac{27.21}{0.03}$	$\frac{26.95}{0.31}$	$\frac{23.14}{0.04}$	$\frac{22.87}{0.33}$	$\frac{18.96}{0.18}$	$\frac{14.79}{0.27}$	$\frac{15.49}{0.08}$	$\frac{14.17}{0.04}$	$\frac{12.87}{0.15}$	$\frac{14.79}{0.27}$	$\frac{15.86}{0.06}$
Длина соцветия	$\frac{31.14}{0.43}$	$\frac{32.64}{0.12}$	$\frac{26.55}{0.47}$	$\frac{35.02}{0.50}$	$\frac{32.36}{0.34}$	$\frac{42.40}{0.37}$	$\frac{37.03}{0.27}$	$\frac{55.70}{0.62}$	$\frac{49.73}{0.21}$	$\frac{36.63}{0.45}$	$\frac{46.86}{0.26}$	–	–	–	–	–	–
Число цветков	$\frac{33.33}{0.28}$	$\frac{21.90}{0.14}$	$\frac{23.22}{0.49}$	$\frac{24.64}{0.54}$	$\frac{39.14}{0.33}$	$\frac{42.17}{0.28}$	$\frac{43.98}{0.23}$	$\frac{14.64}{0.55}$	$\frac{37.32}{0.22}$	$\frac{57.0}{0.44}$	$\frac{66.71}{0.50}$	$\frac{40.89}{0.04}$	$\frac{35.85}{0.13}$	$\frac{35.54}{0.03}$	$\frac{32.49}{0.15}$	$\frac{40.89}{0.04}$	$\frac{35.59}{0.06}$
Длина листовой пластинки 2-го листа	$\frac{20.37}{0.42}$	$\frac{19.82}{0.26}$	$\frac{22.60}{0.65}$	$\frac{22.13}{0.47}$	$\frac{29.98}{0.13}$	$\frac{26.72}{0.14}$	$\frac{23.48}{0.03}$	$\frac{33.61}{0.47}$	$\frac{18.22}{0.06}$	$\frac{19.44}{0.26}$	$\frac{18.04}{0.08}$	$\frac{10.35}{0.16}$	$\frac{17.90}{0.17}$	$\frac{16.25}{0.25}$	$\frac{15.74}{0.34}$	$\frac{10.35}{0.16}$	$\frac{20.56}{0.30}$
Ширина листовой пластинки 2-го листа	$\frac{21.96}{0.55}$	$\frac{21.98}{0.38}$	$\frac{26.46}{0.69}$	$\frac{27.84}{0.60}$	$\frac{20.67}{0.22}$	$\frac{24.56}{0.26}$	$\frac{27.39}{0.12}$	$\frac{44.48}{0.55}$	$\frac{17.54}{0.35}$	$\frac{15.70}{0.38}$	$\frac{28.78}{0.59}$	$\frac{12.53}{0.31}$	$\frac{18.57}{0.12}$	$\frac{23.42}{0.07}$	$\frac{21.20}{0.23}$	$\frac{12.53}{0.31}$	$\frac{20.46}{0.21}$
Число жилок листовой пластинки	$\frac{11.57}{0.07}$	$\frac{16.67}{0.39}$	$\frac{17.88}{0.51}$	$\frac{16.87}{0.33}$	$\frac{43.82}{0.14}$	$\frac{35.59}{0.04}$	$\frac{32.91}{0.17}$	–	$\frac{15.82}{0.09}$	$\frac{12.45}{0.14}$	$\frac{21.74}{0.36}$	$\frac{19.90}{0.27}$	$\frac{22.74}{0.16}$	$\frac{24.14}{0.18}$	$\frac{29.75}{0.27}$	$\frac{19.90}{0.27}$	$\frac{21.74}{0.28}$

Табл. 3. Онтогенетические тактики коротко-корневищных видов сем. Orchidaceae Juss. в условиях антропогенно трансформированных экосистем. «–» – признак не анализировался.

Признак	Вид			
	<i>Epipactis atrorubens</i>	<i>Epipactis helleborine</i>	<i>Neottia ovata</i>	<i>Cypripedium calceolus</i>
Высота вегетативно-генеративного побега	дивергентно-конвергентная	дивергентно-конвергентная	конвергентно-дивергентная	дивергентно-конвергентная
Число листьев срединной формации	конвергентная	конвергентно-дивергентная	–	дивергентная
Длина соцветия	дивергентно-конвергентная	конвергентная	дивергентная	–
Число цветков	конвергентно-дивергентная	дивергентно-конвергентная	дивергентно-конвергентная	дивергентно-конвергентная
Длина листовой пластинки 2-го листа	дивергентно-конвергентная	конвергентно-дивергентная	конвергентно-дивергентная	дивергентно-конвергентная
Ширина листовой пластинки 2-го листа	дивергентно-конвергентная	дивергентно-конвергентная	конвергентно-дивергентная	дивергентно-конвергентная
Число жилок листовой пластинки	дивергентная	дивергентно-конвергентная	конвергентно-дивергентная	дивергентная

В Табл. 3 представлены онтогенетические тактики организменных признаков изучаемых коротко-корневищных орхидей в разных типах местообитаний отработанного карьера. Такие признаки, как высота вегетативно-генеративного побега, ширина листовой пластинки 2-го листа, число цветков у всех изучаемых таксонов проявляют дивергентно-конвергентную тактику, за исключением *N. ovata* по первым двум признакам и *E. atrorubens* по признаку числа цветков, для которых выявлена конвергентно-дивергентная тактика. При этом коэффициент изменчивости признака с ухудшением условий обитания в случае дивергентно-конвергентной тактики сначала возрастает, затем снижается, а конвергентно-дивергентной наоборот, сначала снижается, затем возрастает.

У всех коротко-корневищных орхидей для таких морфометрических параметров, как длина соцветия, число листьев, число жилок формируются четыре различные онтогенетические тактики: конвергентная, дивергентная, дивергентно-конвергентная, конвергентно-дивергентная.

Применительно к изученному комплексу признаков наибольшее разнообразие онтогенетических тактик (4 типа) формируется у *E. atrorubens*. Это может свидетельствовать о повышенной гетерогенности ценопопуляций в пессимальных условиях и являться проявлением защитного механизма реагирования вида на стресс. Только два типа тактик (дивергентная, дивергентно-конвергентная) отмечены у *C. calceolus*, что обусловлено, по-видимому, снижением морфоразнообразия особей этого вида при выраженном стрессовом воздействии комплексного эколого-ценотического фактора.

Для рассматриваемой группы видов характерен смешанный тип онтогенетической стратегии. Видам *Epipactis atrorubens* и *E. helleborine* соответствует защитно-стрессовая стратегия (Рис. 2А, В). При этом защитная компонента, являющаяся одним из механизмов популяционной адаптации вида, в онтогенетической стратегии проявляется только на начальных этапах ухуд-

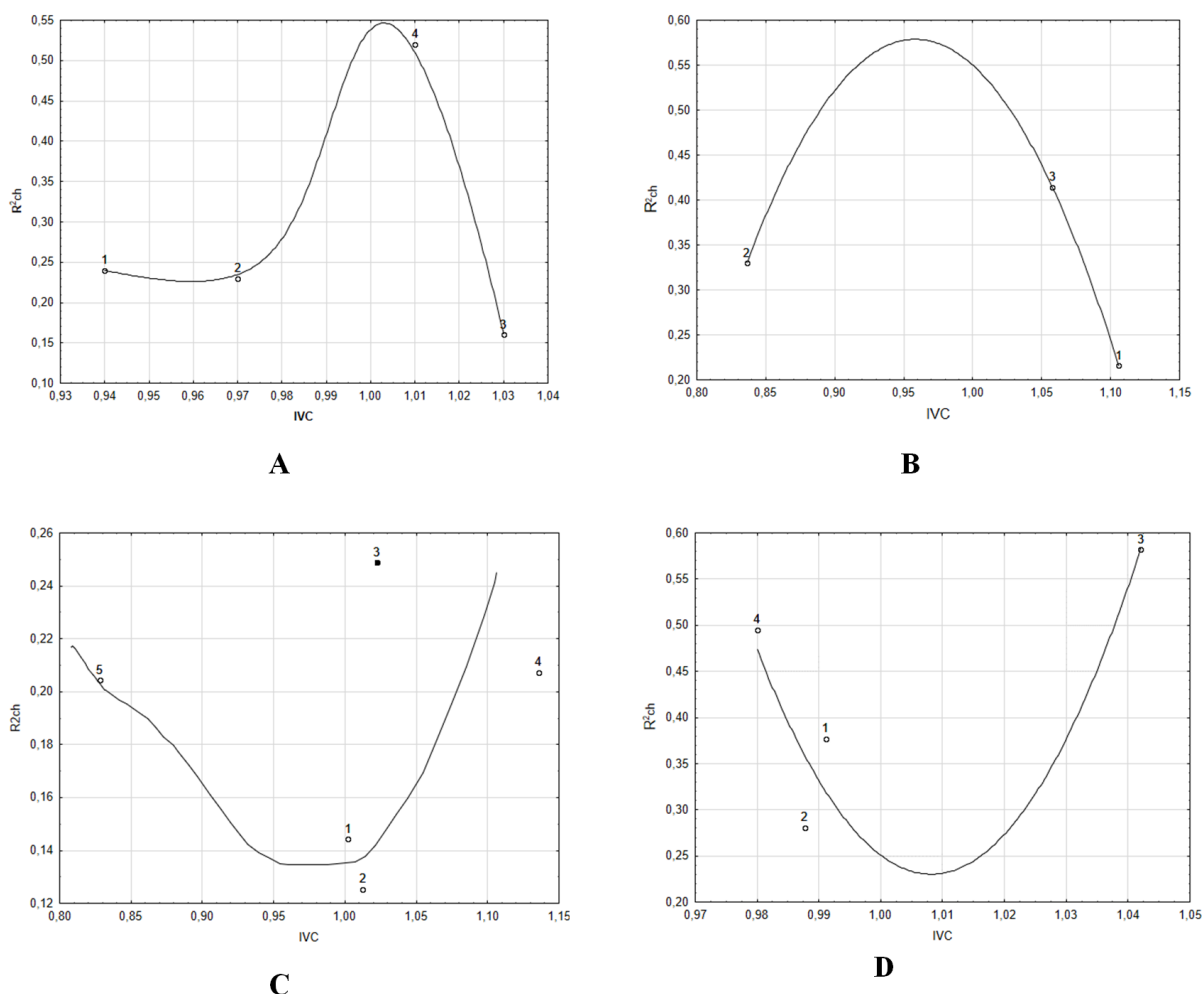


Рис. 2. Тренды онтогенетических стратегий видов сем. *Orchidaceae* Juss. в условиях антропогенно трансформированных экосистем на примере зарастающего древесными породами не рекультивированного карьера по добыче известняка. **A** – *Eripactis atrorubens*; **B** – *Eripactis helleborine*; **C** – *Cypripedium calceolus*; **D** – *Neottia ovata*. По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляций (IVC); по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2ch).

шения условий (увеличение значений коэффициента детерминации до 0.52 для *E. atrorubens* и до 0.41 для *E. helleborine*). Дальнейшее усиление стресса способствует снижению морфологической интеграции растений, что на фоне общей дестабилизации морфобиологических параметров вегетативной и генеративной сферы вызывает проявление адаптивной изменчивости. Так, в условиях эколого-ценотического пессимума (ЦП 1, ЦП 2) наблюдается угнетение адаптивных возможностей видов в форме распада морфологических структур их особей на фоне снижения уровня изменчивости органов, что отражает и понижение индекса морфологической интеграции до 0.24 и 0.34 соответственно.

Для онтогенетических стратегий таких видов, как *N. ovata* и *C. calceolus*, характерна смена защитного элемента онтогенетической стратегии на стрессовый, что выражается в соответственном понижении значения коэффициента детерминации до 0.14 у *C. calceolus* и до 0.28 у *N. ovata* и последующем его возрастании до 0.25 и 0.58 соответственно. Согласно М.М. Ишмуратовой и др. (2010), И.В. Блиновой (2014), для многих видов семейства Орхидные наиболее характерна именно стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (Рис. 2**C**, **D**), которая в условиях антропогенного воздействия дополняется чертами рудеральности.

Заключение

Характер изменения коэффициента вариации признаков показал, что большинство морфо-биологических параметров у всех таксонов проявляют смешанные типы тактик: дивергентно-конвергентная и конвергентно-дивергентная. Исследования характера изменения корреляционной структуры растений в различных ценотических условиях отработанного карьера по добыче известняка позволили выделить у коротко-корневищных представителей сем. Orchidaceae два типа онтогенетических стратегий, которые отличает последовательность защитной и стрессовой компонент. Сформировавшиеся механизмы устойчивости видов в условиях эколого-ценотического стресса способствуют поддержанию гетерогенности и лабильности их ценопопуляций, сохранению видов в составе фитоценозов, сокращению деструктивных процессов на организменном и популяционном уровнях.

Список литературы

- Андреева, Е.Н., Баккал, И.Ю., Горшков, В.В., Лянгузова, И.В., Мазная, Е.А. и др., 2002. Методы изучения лесных сообществ. НИИ Химии СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия, 240 с.
- Березуцкий, М.А., Решетникова, Т.Б., Серова, Л.А., Кашин, А.С., 2012. Экологическая деспециализация видов семейства Orchidaceae Juss. на территории севера Нижнего Поволжья. *Поволжский экологический журнал* 4, 455–458.
- Блинова, И.В., 2014. Эколого-ценотические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской области. *Вестник Кольского научного центра РАН* 19 (4), 83–95.
- Василевич, В.И., 1987. Типы стратегий растений и фитоценопиты. *Журнал общей биологии* 48 (3), 368–374.
- Егорова, Н.Ю., Сулейманова, В.Н., 2021. Особенности изменчивости морфологических структур *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) и их биотопическая обусловленность в лесных экосистемах южной тайги (Россия). *Nature Conservation Research. Заповедная наука* 6 (1), 28–41. <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.006>
- Егорова, Н.Ю., Сулейманова, В.Н., 2022. Жизненная стратегия короткокорневищных видов сем. Orchidaceae в нарушенных местообитаниях. *Материалы международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность»*. Киров, Россия, 431–435.
- Егорова, Н.Ю., Сулейманова, В.Н., Рябова, Е.А., 2022. Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в Кировской области. *Теоретическая и прикладная экология* 3, 166–174. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-3-166-174>
- Злобин, Ю.А., 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Университетская книга, Сумы, Украина, 263 с.
- Злобин, Ю.А., 1989. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. *Ботанический журнал* 74 (6), 769–781.
- Ишбирдин, А.Р., Ишмуратова, М.М., 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений. *Материалы VII Всероссийского популяционного семинара «Методы популяционной биологии»*. Ч. II. Сыктывкар, Россия, 113–120.
- Ишбирдин, А.Р., Ишмуратова, М.М., Жирнова, Т.В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология* 1, 85–98.

Ишмуратова, М.М., Ишбирдин, А.Р., 2002. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica*. Тезисы докладов IV Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». Нижний Тагил, Россия, 76–78.

Ишмуратова, М.М., Набиуллин, М.И., Суюндуков, И.В., Ишбирдин, А.Р., 2010. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Гилем, Уфа, Россия, 176 с.

Миркин, Б.М., Наумова, Л.Г., 2005. Основы общей экологии. Университетская книга, Москва, Россия, 240 с.

Работнов, Т.А., 1992. Фитоценология. Издательство МГУ, Москва, Россия, 352 с.

Смирнов, В.Э., Ханина, Л.Г., Бобровский, М.В., 2006. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 111 (2), 36–47.

Смирнова, О.В., Ханина, Л.Г., Смирнов, В.Э., 2004. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. В: Смирнова, О.В. (ред.), Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. Наука, Москва, Россия, 165–175.

Суюндуков, И.В., 2011. Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале. *Известия Самарского научного центра РАН* 13 (5–3), 108–112.

Телеганова, В.В., 2019. Известняковые карьеры в Центральной России как ценные в ботаническом отношении объекты (на примере Калужской области). *Разнообразие растительного мира* 2 (2), 11–17.

Филимонова, Е.И., Лукина, Н.В., Глазырина, М.А., 2014. Орхидные в техногенных экосистемах Урала. *Экосистемы, их оптимизация и охрана* 11, 68–75.

Bilz, M., Kell, S.P., Maxted, N., Lansdown, R.V., 2011. European red list of vascular plants. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 130 p.

Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N., 2022. The ontogenetic and vitality structure and state of coenopopulations of *Neottia ovata* (L.) in disturbed habitats of Kirov oblast. *Biology Bulletin* 49 (4), 359–368. <https://doi.org/10.1134/S1062359022040069>

References

Andreeva, E.N., Bakkal, I.Yu., Gorshkov, V.V., Lyanguzova, I.V., Maznaya, E.A. et al., 2002. Metody izucheniya lesnykh soobshhestv [Methods of studying forest communities]. St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, 240 p. (In Russian).

Berezutsky, M.A., Reshetnikova, T.B., Serova, L.A., Kashin, A.S., 2012. Ekologicheskaya despetsializatsiya vidov semeistva Orchidaceae Juss. na territorii severa Nizhnego Povolzh'ya [Ecological despecialization of some species of the family Orchidaceae Juss. in the north of low Volga region]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology]* 4, 455–458. (In Russian).

Bilz, M., Kell, S.P., Maxted, N., Lansdown, R.V., 2011. European red list of vascular plants. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 130 p.

Blinova, I.V., 2014. Ekologo-tsenoticheskie i ontogeneticheskie strategii redkikh vidov sosudistykh rastenii Murmanskoi oblasti [On CSR and R-K-strategies of rare vascular plant species in Murmansk

oblast (Russia)]. *Vestnik Kol'skogo nauchnogo centra RAS [Herald of the Kola Science Center of RAS]* **19** (4), 83–95. (In Russian).

Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N., 2021. Osobennosti izmenchivosti morfologicheskikh struktur *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) i ikh biotopicheskaya obuslovlennost' v lesnykh ekosistemakh iuzhnoi taigi (Rossiia) [Variability of morphological structures of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) and their relationship with the habit conditions in the southern taiga ecosystems of Russia]. *Zapovednaia nauka [Nature Conservation Research]* **6** (1), 28–41. (In Russian). <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.006>

Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N. 2022a. Zhiznennaya strategiya korotkorhizomatnykh vidov sem. Orchidaceae v narushennykh mestoobitaniyakh [Life strategy of shortrhizomatous species of the family Orchidaceae in disturbed habitats]. *Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii "Biomorfologiya rastenii: traditsii i sovremennost'" [Proceedings of the international scientific conference "Biomorphology of plants: traditions and modernity"]*. Kirov, Russia, 431–435. (In Russian).

Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N., 2022b. The ontogenetic and vitality structure and state of coenopopulations of *Neottia ovata* (L.) in disturbed habitats of Kirov oblast. *Biology Bulletin* **49** (4), 359–368. <https://doi.org/10.1134/S1062359022040069>

Egorova, N.Yu., Suleimanova, V.N., Ryabova, E.A., 2022. Ekologo-demograficheskaya kharakteristika tsenopopulyatsiy *Cypripedium calceolus* L. v Kirovskoi oblasti [Ecological and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations in the Kirov region]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]* **3**, 166–174. (In Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-3-166-174>

Filimonova, E.I., Lukina, N.V., Glazyrina, M.A., 2014. Orkhidnye v tekhnogennykh ekosistemakh Urala [Orchids in technogenic ecosystems of the Ural]. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana [Optimization and Protection of Ecosystems]* **11**, 68–75. (In Russian).

Ishbirdin, A.R., Ishmuratova, M.M., 2004. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travianistykh rasteniy [Adaptive morphogenesis and life strategy of herbaceous plants]. *Materialy VII Vserossiiskogo populiatsionnogo seminar "Metody populiatsionnoi biologii". Chast' 2 [Proceedings of the VII All-Russian population seminar "Methods of population biology". Part 2]*. Syktyvkar, Russia, 113–120. (In Russian).

Ishbirdin, A.R., Ishmuratova, M.M., Zhirnova, T.V., 2005. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategies of the cenopopulation of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Seriya: Biologiya [Bulletin of the Nizhny Novgorod University named after N.I. Lobachevsky. Series: Biology]* **1**, 85–98. (In Russian).

Ishmuratova, M.M., Ishbirdin, A.R., 2002. Ob ontogeneticheskikh taktikakh *Rhodiola iremelica* [On the ontogenetic tactics of *Rhodiola iremelica*]. *Tezisy dokladov IV Vserossiiskogo populiatsionnogo seminar "Fundamental'nye i prikladnye problemy populiatsionnoi biologii" [Abstracts of the IV All-Russian Population Seminar "Fundamental and applied problems of population biology"]*. Nizhny Tagil, Russia, 76–78. (In Russian).

Ishmuratova, M.M., Nabiullin, M.I., Suyundukov, I.V., Ishbirdin, A.R., 2010. Orkhidei Bashkirskogo zapovednika i sopredel'nykh territorii [Orchids of the Bashkir Nature Reserve and adjacent territories]. Gilem, Ufa, Russia, 176 p. (In Russian).

Mirkin, B.M., Naumova, L.G., 2005. Osnovy obshhei ekologii [Fundamentals of general ecology]. University Book, Moscow, Russia, 240 p. (In Russian).

- Rabotnov, T.A., 1992. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow State University Publishing House, Moscow, Russia, 352 p. (In Russian).
- Smirnov, V.E., Khanina, L.G., Bobrovsky, M.V., 2006. Obosnovanie sistemy ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rastenii lesnoi zony evropeiskoi Rossii na osnove ekologicheskikh shkal, geobotanicheskikh opisaniy i statisticheskogo analiza [Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species of European Russian forests based on ecological scales, geobotanical descriptions and statistical analysis]. *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series] **111** (2), 36–47. (In Russian).
- Smirnova, O.V., Khanina, L.G., Smirnov, V.E., 2004. Ekologo-tsenoticheskie gruppy v rastitel'nom pokrove lesnogo poiasa Vostochnoi Evropy [Ecological and cenotic groups in the vegetation cover of the forest belt of Eastern Europe]. In: Smirnova, O.V. (ed.), *Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost. Kniga 1* [Eastern European forests: History in the Holocene and Modernity. Book 1]. Nauka, Moscow, Russia, 165–175. (In Russian).
- Suyundukov, I.V., 2011. Ustoichivost' nekotorykh vidov semeistva Orchidaceae k antropogennym vozdeistviyam na Yuzhnom Urale [Stability of some species of the family Orchidaceae to anthropogenic impacts in the Southern Ural]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences] **13** (5–3), 108–112. (In Russian).
- Teleganova, V.V., 2019. Izvestniakovye kar'ery v Tsentral'noi Rossii kak tsennyye v botanicheskom otnoshenii ob'ekty (na primere Kaluzhskoi oblasti) [Limestone pits in Central Russia as botanically valuable areas (by the example of Kaluga oblast)]. *Raznoobrazie rastitel'nogo mira* [Diversity of Plant World] **2** (2), 11–17. (In Russian).
- Vasilevich, V.I., 1987. Tipy strategiy rasteniy i fitotsenotipy [Types of plant strategies and phytocenotypes]. *Zhurnal obshei biologii* [Journal of General Biology] **48** (3), 368–374. (In Russian).
- Zlobin, Yu.A., 2009. Populatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: current state, growth points]. University Book, Sumy, Ukraine, 263. (In Russian).
- Zlobin, Yu.A., 1989. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulitsiy rasteniy [Theory and practice of assessing the vital composition of plant cenopopulations]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal] **74** (6), 769–781. (In Russian).