

УДК 581.14

## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *ORCHIS MILITARIS* L. (ORCHIDACEAE JUSS.)

© 2013 М.Б. Фардеева

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

Поступила 25.10.2013

Определены многолетние особенности флюктуационной и однонаправленной популяционной динамики *Orchis militaris* L. в разных эколого-фитоценологических и климатических условиях. Выявлены общие закономерности пространственно-онтогенетической структуры тубероидных орхидей на примере ценопопуляций *O. militaris* с применением «точечных процессов», функции Рипли и парно-корреляционной функции. Определено, что динамика пространственно-временной структуры в популяциях тубероидных видов орхидей определяется совокупностью факторов – катастрофическими погодными условиями, зоогенными, фитогенными и антропогенными воздействиями различного характера и длительности.

**Ключевые слова:** динамика ценопопуляций, пространственно-онтогенетическая структура, *Orchis militaris*, динамика численности, пространственный рисунок, контур.

### АКТУАЛЬНОСТЬ

В экологическом понимании растительный покров представляет не единую мозаику составляющих его элементов, а отражает набор мозаик местообитаний организмов, популяций, сообществ, каждому из которых соответствует свой рисунок. Границы выделяемых элементов чаще при этом будут континуальными, что и определяет объективную трудность их выделения, как отмечает Г.С. Розенберг с соавторами (2007) «существенно и то, что для разных элементов экологической системы масштаб времени специфичен и неодинаков, так же как и масштаб пространства». В связи с этим ландшафтно-экологический анализ пространственно-временной динамики видовых популяций и его результаты зависят от масштаба размерности соответствующего объекта исследования. Рассмотрение сложных иерархических популяционных систем возможно только на основе современного системного подхода (Bertalanffy, 1968, Ценопопуляции ..., 1977).

Традиционно в популяционных исследованиях растений рассматриваются динамика численности и плотности, онтогенетическая структура, поливариантность онтогенеза и морфологических параметров, семенное и вегетативное размножение в зависимости от жизненной формы и факторов среды, и др. Менее изученным остается вопрос о закономерностях пространственной структуры популяций, которая характеризует размещение особей и их группировок в пространстве (Greig-Smith, 1961; Василевич, 1969; Harper 1977).

С одной стороны, определенный тип пространственного размещения вида позволяет наиболее эффективно использовать природные ресурсы местообитания, противостоять другим видам, произрастающим в фитоценозе, с другой – снижать внутривидовую конкуренцию, обеспечивая нормальное взаимодействие особей внутри популяции для поддержания устойчивости в условиях постоянно меняющихся климатических и экологических факторов. Анализ размещения растений в пространстве настолько сложен, что оправданы поиски различных методов изучения пространственной структуры популяций растений, особенно с учетом динамики (Cottam, 1957; Greig-Smith, 1961; Galiano, 1982; Wells. & Cox, 1991; Haase, 1995; Gilman, Dodd, 1998; Brzosko, 2002; Wiegand et al., 2004, 2007; Czarnecka, 2008; Фрей, 1967; Василевич, 1969; Любарский 1976; Заугольнова, 1982; Былова и др., 1987; Жукова и др., 2006; Фардеева, Чижикова и др., 2009, 2010; Dodd, 2011 и т.д.). Большая часть математических методов пространственного анализа, в основном, констатируют тип пространственного размещения вида, как *случайный*, *регулярный* или *агрегативный*, а не определяет значимость для растения того или иного размещения в различных местообитаниях.

Практически во всех исследованиях, изучение пространственной структуры популяций растений, как правило, ограничивается размерами пробной площади (10 – 200 м<sup>2</sup>), по сути, представляющей небольшой ценопопуляционный локус. В размерах микросайта (микростообитания), очевидно, микроусловия среды, фито-, зоо- и антропогенные факторы остаются более или менее однородными. В этом случае, пространственная структура, очевидно, будет определяться, в большей степени, эндогенными факторами, т.е.

---

Фардеева Марина Борисовна, кандидат биологических наук, доцент ФГАОУ ВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», 420008, Россия, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18, E-mail: orchis@inbox.ru

биологическими особенностями вида – формой роста, типом размножения, онтогенетической и половой структурой и, в целом, самой биоморфой растения.

### ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ

В данной работе мы остановимся на изучение пространственной структуры и многолетней динамики ценопопуляций *Orchis militaris* L.. Жизненная форма вида определяется как геофит (Raunkiaer, 1934), клубневая розеточная орхидея (Смирнова, 1990) и, наконец, по современной терминологии И.В. Татаренко (1996; Vkhrameeva, Tatarenko и др., 2008) как вегетативный однолетник с стеблекорневым тубероидом. Стеблекорневой тубероид (термин R. Dressler, 1981) – специфический модифицированный побег возобновления, образованный побегово-корневым комплексом, предназначенный для переживания неблагоприятного периода. Для клубневых орхидей характерно преобладание семенного размножения, вегетативное отмечается крайне редко, поэтому в популяциях преимущественно встречаются особи семенного происхождения (genets). Онтогенетические группы особей определялись по опубликованным материалам (Вахрамеева и др., 2000; Фардеева, 2002; Vkhrameeva, Tatarenko et al., 2008). По стратегии – это стресс-толерантный вид, иногда, при ослаблении конкуренции, проявляющий себя как стресс-толерантно-реактивный.

*O. militaris* произрастает на сыроватых лугах, лесных полянах и опушках, облесенных склонах, предпочитает освещенные места, при зарастании местообитания ивняком, кленом и липой переходит в состояние подземного покоя. Вид растет на почвах от слабокислых до слабощелочных, предпочитает богатые азотом, реже встречается по низинным лугам, часто солончаковатым, в долинах рек, с резко переменным режимом увлажнения. В РТ по категории редкости *O. militaris* относится к 2 (En) – вид сокращающий численность, подвергнутый опасности дальнейшего ухудшения состояния.

### МЕТОДЫ

Исследования пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) проводили на основе картирования всех онтогенетических групп вида в масштабе пробной площади. В целом, по каждому виду было исследовано от 10 до 20 ЦП, размер постоянных площадок ценопопуляционных локусов варьировал от 50 м<sup>2</sup> до 200 м<sup>2</sup>. Под *пространственно-онтогенетической структурой ценопопуляции* нами понимается иерархическая система пространств распределения (рисунков, мозаик) онтогенетических групп, специфика которой, в большей степени, задается генеративными особями, достигшими реализации морфоструктуры жизненной формы вида и обусловлена внутривидо-

выми и межвидовыми отношениями и абиотическими условиями среды. Динамика *пространственно-временной* структуры ценопопуляций рассматривается нами как непрерывный ряд изменений пространственно-онтогенетической структуры разных ценопопуляционных локусов в определенном масштабе пространства-времени (за календарный промежуток времени – например 5, 10, 15 лет и более) в одном и том же фитоценозе. Исследования многолетней динамики популяций некоторых редких орхидей позволили накопить большой картографический и описательный материал об особенностях популяций разных видов. Формализация и структурирование подобного объема материала потребовало создание электронной популяционной базы данных. Материал собирался в июне–августе 1988–2011 гг..

Использовался метод построения карт локальных плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности с помощью функции Рипли (Ripley, 1976). На основе электронных карт–схем (масштаб 1:20) проводился анализ пространственной структуры с использованием  $K(r)$  функции Рипли, реализованной в пакете spatstat (Baddeley и др., 2005) среды статистического программирования R (R Development Core Team, 2006).  $K(r)$  показывает среднее число счетных единиц вида (особей), находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной счетной единицы (особи). Также использовали парную корреляционную функцию (PCF), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии  $r$  от случайно выбранной особи и связана с функцией Рипли:  $PCF = K'(r)/2\pi r$ . Парная корреляционная функция четко показывает размер скоплений и расстояний между скоплениями (Wiegand et al., 2004). Функция Рипли вычислялась для всей совокупности особей; кросс-функция – при взаимном размещении прегенеративной и генеративной групп; для всех прегенеративных или всех генеративных особей.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственно-онтогенетическая структура на уровне микролокуса в границах микросайта рассматривается нами как микроструктура, а пространственная структура ценопопуляции в границах фации – как макроструктура ЦП. Микролокусы, представляют собой системы пространственно-временных скоплений, приуроченные к различным микроусловиям среды (Динамика ..., 1985), по сути, микросайтам. Пространственная макроструктура изученных видов клубнеобразующих орхидей в основном имеет клинально-контагиозный тип (термин В.С. Ипатов и др., 1997), с увеличением плотности особей по градиенту того или иного экологического фактора (влажности, либо освещенности и др.), редко отмечается случайная пространственная структура. Динамика ЦП определяется следующими особен-

ностями временных изменений: направленностью, длительностью, интенсивностью, масштабом, причинами, выделяют по направлению процессов: разнонаправленные, обратимые изменения – флуктуации и однонаправленные изменения.

Для многолетних исследований с многократным картированием были изучены 3 ЦП *Orchis militaris*. Две из них произрастали на низинных лугах в долине р. Ясачка (Спасский р-н РТ); наблюдения проводились в 2006, 2010 и 2011 годах.

В 2006 году, при умеренном количестве выпавших осадков, численность ЦП составляла 108 штук и особи концентрировались на более возвышенном участке микрорельефа (рис 2, А). По-

ниженные участки луга были заняты мощными конкурентами - *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*, *Festuca regeliana*, *Agrostis gigantea*, *Carex acuta*, *C. vulpine*, *Cenolophium denudatum* и др.. В 2010 г., который характеризовался высокими температурами и засушливыми условиями в течение всего летнего периода, численность ЦП на возвышенных участках микрорельефа снижалась (с 68 в 2006 г. до 58 в 2010 г.), а на пониженных – напротив, увеличивалась (с 40 в 2006 г. до 145 в 2010 г.). В процентных соотношениях снижение на возвышенных и наоборот повышение численности на пониженных участках различались в 2 раза.

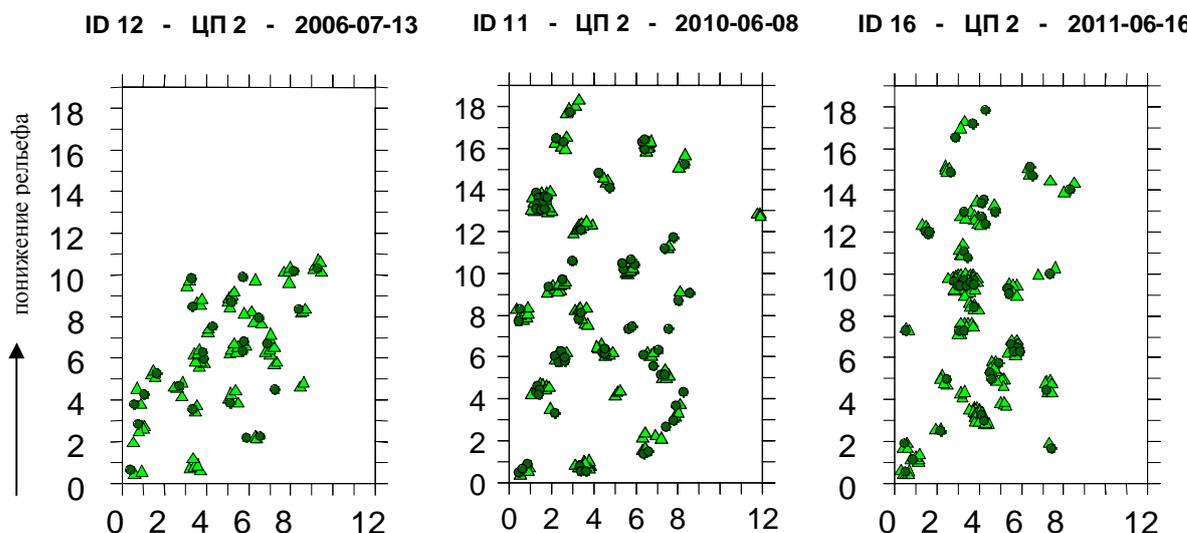


Рисунок 1. Динамика пространственной структуры ЦП *O. militaris* за 2006-2011 гг., (на картах-схемах символы обозначают: треугольники-прегенеративные особи; точки – генеративные особи)

При этом, контуры ЦП сместились в пониженные участки микрорельефа, где и сконцентрировалась основная масса растений (рис.1). В 2011 г. довольно высокие весенние температуры и быстрый сход снега весной способствовали частичному высыханию заболоченного луга и медленному развитию крупных злаков и осок, как основных конкурентов, что и поддержало высокую численность ЦП *O. militaris* на следующий год. Однако, последующие летом осадки привели к снижению численности в самых пониженных участках рельефа (из-за их затопления). В целом, общая численность увеличилась и составила: 203 особи в 2010 г. и 201 особи в 2011 г..

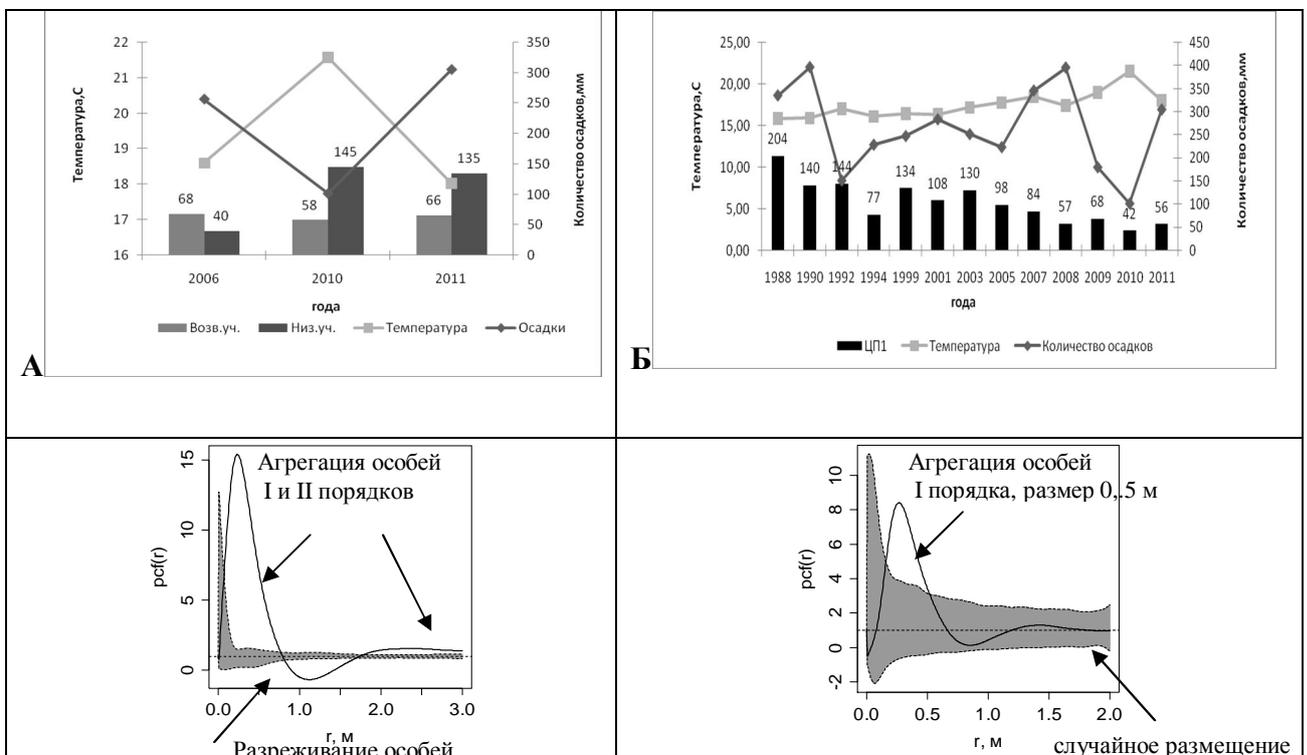
Таким образом, изменение численности и пространственной структуры носят флуктуационный характер. К механизмам

устойчивости популяций в условиях гетерогенной среды - существования градиента влажности на протяжении склоновой поверхности микрорельефа в долине реки, следует отнести способность популяции занимать благоприятные микросреды для своего существования в экологических условиях, определяемых динамикой абиотической среды и межвидовыми отношениями. В зависимости от влажности года, оптимальные для вегетации растений участки склоновой поверхности разные: в более влажные годы вегетирующие члены популяции концентрируются на более высоких отметках микрорельефа; в сухие годы – на более низких. Концентрация вегетирующих членов популяции во влажные годы на более высоких отметках микрорельефа также, очевидно, связана с усилением межвидовой

конкуренции – в такие годы в пониженных участках рельефа быстрое развитие получают гелогигрофиты (в частности, тростник и осоки).

Ценопопуляционные локусы в популяциях тубероидных орхидей представлены агрегациями I либо II порядков различных радиусов. Формирование четко ограниченных в пространстве агрегаций I и II порядка – это, по-видимому, основная закономерность пространственной структуры тубероидных орхидей (Fardeeva, Chizhikova et al., 2007). Подобный дискретно-континуальный тип микроструктуры популяций тубероидных орхидей обусловлен их биологическими особенностями: симбиозом с грибами-микоризообразователями, которые, по-видимому, распределяются пятнисто и концентрируются в

тубероидах генеративных растений и вокруг них; небольшим радиусом рассеивания семян и прорастанием их только в присутствии грибов; небольшими размерами самих особей; определенным типом нарастания подземных побегов, по I.V. Vlinova (1995) – маятниковым. Возникающий «эффект группы» у стресс-толерантных видов орхидей ускоряет образование микоризы и способствует лучшему прорастанию и сохранению молодых растений, по-видимому, увеличивает общее фитогенное поле и соответственно повышает конкурентноспособность группы. Размещение агрегаций I порядка случайным образом в радиусе 0,5-1,5 м снижает внутривидовую конкуренцию, а характер границ агрегаций II порядка (радиусом 2-3 м), очевидно, обусловлен уже гетерогенностью среды.



**Рисунок 2.** Динамика численности ЦП *O. militaris* с учетом климатических факторов и поведение функции RCF – взаиморасположение прегенеративных и генеративных особей в пространстве; по оси «X» - радиус, в м, по оси «Y» - изменение функции; А – ЦП в долине р. Ясачка, Б – ЦП на склоне р. Морквашка.

Примером однонаправленной пространственно-временной динамики популяции *Orchis militaris* является динамика изученной нами ЦП на склоне коренного берега р. Морквашка (Верхнеуслонский р-н РТ). Растения произрастали на опушке разреженного липняка с березой. Наблюдения за динамикой численности и возрастной структуры ЦП проводились с 1988 по 2011 гг.; динамика пространственной структуры ЦП изучалась в 1993, 2005-2007, 2009-2011 гг. За 23-летний период отмечается сокращение численности вида с 204 особей в 1988 г. до 56 в 2011 г..

Коэффициент изменчивости общей численности высокий (37,7%) и очень высокий у группы ювенильных (61,7%) особей.

Сильное варьирование численности обусловлено как климатическими факторами, так и постепенным изменением условий обитания – зарастанием склона, снижением освещенности, увеличением влажности. Популяционную динамику за период 1988-2000 гг. можно определить как флюктуационные волны возобновления, которые отмечались за счет увеличения численности ювенильных и иматурных особей и частого их от-

мирования, что было обусловлено, в большей степени, климатическими факторами (рис.2, Б).

Долгое время устойчивость популяции определялась гравитационной подвижностью грунта, обеспечивающей разреженность подлеска и травостоя, низкую межвидовую конкуренцию растений. Такой режим обеспечивался постоянным подмывом склона водами реки. Этот режим был нарушен в 2000 году, в связи с постройкой на речке запруд бобрами. При изменении гидроло-

гического режима прекратился подмыв склона, а также произошло поднятие уровня грунтовых вод. В результате этого началось быстрое развитие подлеска (из ивы козьей и крушины ломкой), что повлекло за собой уменьшение освещенности экотопа, занятого орхидеями; также развитие получили лесные травы (копытень, ландыш). Оказалось, что зоогенные факторы, нарушившие устойчивость местообитания ЦП, ускорили эндогенную сукцессию фитоценоза.

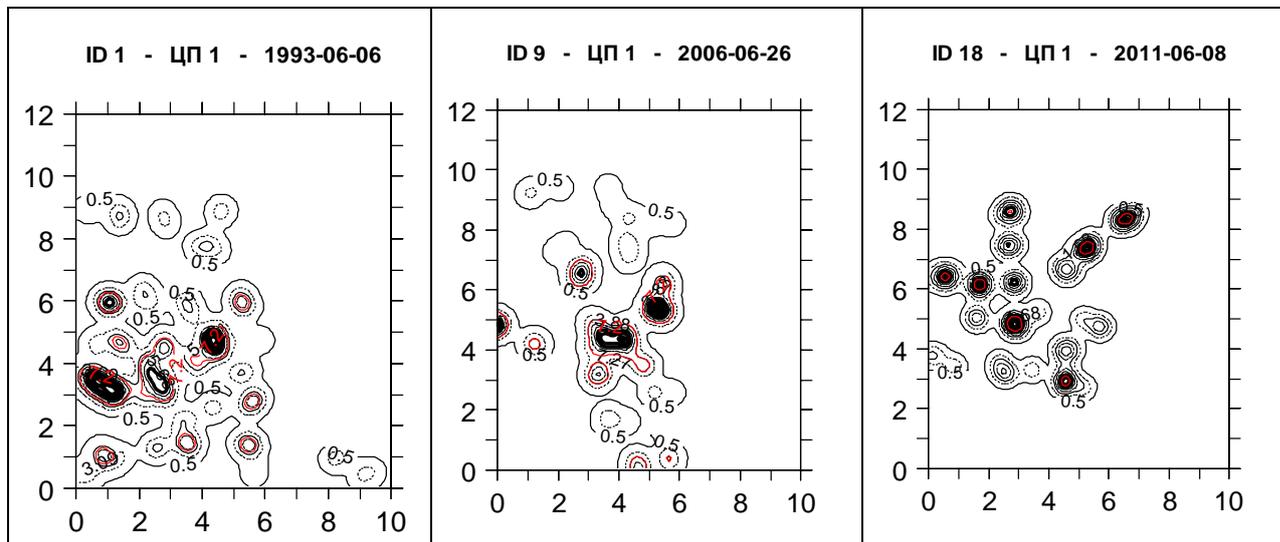


Рисунок.3. Динамика плотности и «популяционного поля» ЦП *O. militaris* за 1993-2011 гг.

Данная восстановительная лесная сукцессия явилась причиной сокращения численности и площади популяционного поля *O. militaris* (рис. 4). Первоначальный континуальный рисунок «популяционного поля» (термин Е.Л. Любарского, 1976), размером около 36 м<sup>2</sup>, постепенно стал фрагментироваться и уменьшаться (сейчас составляет около 15м<sup>2</sup>). Основная концентрация вегетирующих членов популяции сохранилась только на освещенном участке склона.

В пространственно-онтогенетической структуре преобладают разновозрастные скопления небольшого радиуса, преимущественно состоящие из иматурных и взрослых вегетативных особей (рис.2, Б), генеративные особи не образуют агрегаций, их распределение разреженное. Общее снижение численности, нарушение онтогенетической и пространственно-онтогенетической структур, фрагментация и уменьшение «популяционного поля», изменение эколого-фитоценологических условий, вызванных зоогенными и фитогенными факторами, определяют пессимальное состояние популяции, обусловленное демулационной сукцессией фитоценоза.

Направленная динамика пространственно-временной структуры в популяциях тубероидных видов орхидей определяется совокупностью факторов – катастрофических погодных условий, зоогенными, фитогенными и антропогенными

воздействиями различного характера и длительности. Самым важным для популяций тубероидных орхидей является сохранение или появление в результате эндо-и экзогенных сукцессий фитоценоза, экологического пространства, в котором снижены процессы межвидовой конкуренции, возникающие при незначительных и часто косвенных воздействиях, тогда ЦП орхидей находятся в динамическом равновесии. Устойчивость определяется высокой семенной продуктивностью, активизацией процессов пространственного перемещения, путем инвазии в более благоприятные микроместообитания. При резком изменении или увеличении нагрузки, способствующей активизации дегрессивно-демулационных процессов в фитоценозе орхидные исчезают одни из первых.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Былова А.М., Григорьева Н.М. Биологические особенности, возрастная и пространственная структура ценопопуляций земляники зеленой и щавеля густого. М.: Наука, 1987. 165с.
2. Васильевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
3. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
4. Жукова Л.А., Акиенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А. Пространственная структура растений разных жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат. 2-ой Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 248-249.

5. Заугольнова Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. МИОП. Отд. биол. 1982. Т. 87. В. 2. С. 103-111.
6. Инатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. –316с.
7. Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Изд-во Казан. ун-та, 1976. 155 с.
8. Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. Все врут календари (экологические хронологии). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 177 с.
9. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: 1990. 208 с.
10. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
11. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Бирючевская Н.В., Рогова Т.В., Савельев А.А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав// Экология. 2009. № 4. С. 249-257
12. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L./ Уч. зап. Каз. ун-та, серия Естественные науки, 2010, Т.152, кн.3, С. 159-173
13. Фрей Т.Э. О математико-фитоценологических методах классификации растительности // Автор. докт. дисс.. наук. Тарту, 1967. 37 с.
14. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 213 с.
15. Adamowski, W. 1998: Colonisation success of orchids in disturbed habitats. In: Falinska, K. (ed.), *Plant population biology and vegetation processes*: 167-174. Polish Acad. Sci., W. Szafer Inst. Bot, Krakdw.
16. Blinova I.V. 1995 Zur Morphologie und Populationsbildung von *Plantanthera bifolia* an der Nordgrenze ihres Arealen // *Euorchis* 7. p. 112-119
17. Czarnicka B. 2008: Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects. — *Ann. Bot. Fennici* 45: 19-32.
18. Dodd M. (2011). *Anacamptis morio* population variability in time and space // Охрана и культивирование орхидей (Матер. IX между. н. конф., Санкт-Петербург, 2011). М.: КМК. С.148-153.
19. Dressler R.L. (1981) The orchids. Natural history and classification. Cambridge. 332 p.
20. Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Korchebokova O.V. Age and spatial population dynamics of tuberous orchids // Вестник Тверского государственного университета. – Тверь: ТвГУ, 2007. №8 (36) – С. 172-177.
21. Galiano E.F. (1982). Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances. – *Vegetatio* №49. P. 39 - 43.
22. Gillman M., Dodd M. Variability of orchid population size. in *Orchid population biology: Conservation and Challenges* // *Bot.J.Linn.Soc.* 1998. Vol.126. pp. 65-74.
23. Greig-Smith P. (1961). The use of pattern analysis in ecological investigations. *Recent advances in botany*, 2 pp. 1354-1358 Toronto
24. Haase P. 1995: Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's function: introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6: 575-582.
25. Harper J.L. (1977): *Population biology of plants*. NY: Acad. Press. London. 892 p.
26. Ripley, B.D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes, *Journal of Applied Probability* 13, 255–266.
27. Ripley B.D. (1977) *Modelling spatial patterns*. Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 39, 172–212.
28. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K. and Zagulskii M.N. (2008). *Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of former USSR)* // A.R.G. Gantner Verlag K.G. 690 p.
29. Wells, T. C. E. & Cox, R. 1991: Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: some results from a 10-year study. - In: Wells, T. C. E. & Willems J. H. (eds.), *Population ecology of terrestrial orchids*: 47-61. SPB Acad. Publ., The Hague.
30. Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. (2007). Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering / *SRI Ecology*, 88 (12), pp. 3088-3102 © 2007 by the Ecological Society of America
31. Wiegand T. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology/ Wiegand T. and Moloney, K. A. // *Oikos*. –№104, pp. 209-229.

## LONG-TERM DYNAMICS OF SPATIAL AND TEMPORAL POPULATION STRUCTURE OF *ORCHIS MILITARIS* L. (ORCHIDACEAE JUSS.)

© 2013 M. B. Fardeeva

Kazan Federal University, Kazan

The population dynamics of *Orchis militaris* L. in different ecological and climatic conditions was defined. General patterns of spatial and age structure of tuberoid orchids was found using Ripley function and pair-correlation function.

The dynamics of tuberoid orchids populations structure is determined by a combination of factors (weather conditions, zoogenic, phylogenous and anthropogenic impacts).

**Key words:** population dynamics, age and spatial population structure, *Orchis militaris*, population pattern.