

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ КОРНЕВИЩНЫХ ОРХИДЕЙ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

М.Б. Фардеева¹, Н.А. Чижикова², О.В. Красильникова

Казанский государственный университет, г. Казань

¹orchis@inbox.ru, ²chizhikova_n@rambler.ru

Пространственная структура популяций растений – это характер распределения особей и их группировок в пространстве (Ценопопуляции растений..., 1977). Распределение зависит, с одной стороны, от внешних экологических условий, а с другой – от биологических особенностей вида (способов его размножения, распространения и вегетативной подвижности). В процессе онтогенеза, проходя ряд возрастных состояний, особи приобретают специфические черты: увеличиваются размеры, количество метамеров или побегов надземных и подземных органов, иногда изменяется тип биоморфы растения и жизненное состояние, изменяются конкурентные возможности особей и т.д.

Исследования пространственной структуры популяции, с учетом возрастных групп, позволяют выявить закономерности распределения разных онтогенетических групп, судить о их взаимоотношениях и в дальнейшем проследить пространственные изменения популяции в процессе онтогенеза слагающих ее особей. Таким образом, под *пространственно-возрастной структурой ценопопуляции* нами понимается распределение онтогенетических групп на территории, ограниченной размерами ценопопуляционного локуса, обусловленное внутривидовыми, межвидовыми и абиотическими условиями среды или эндогенным и экзогенным взаимодействиями.

Известно, что пространственная структура ценопопуляций, произрастающих в разных типах экотопов, в деталях отличается друг от друга, однако у вида существует общая специфика распределения особей в пространстве, которая, очевидно, определяется особенностями его биоморфы. Пространственный анализ разных видов растений с учетом онтогенетических групп позволяет выяснить, что же первично – гетерогенность среды или биологические особенности вида. Поэтому нами изучались разные типы ценопопуляций растений, в разных экологических условиях, на участках различного природопользования и антропогенного воздействия.

Материал собирался в мае-июле 1998-2008 гг., в различных условиях произрастания и природопользования на территории Казанского региона. Под Казанским регионом понимается территория г. Казани и прилегающих к ней (в радиусе 50 км) административных районов Татарстана (Бутаков и др., 1993). Согласно ботанико-географическому районированию эта территория является местом контакта подтаежных широколиственно-еловых лесов и северных широколиственных лесов (Бакин и др., 2000). Основными объектами были выбраны редкие виды – корневищные орхидеи (*Cypripedium calceolus* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *E. atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *Cephalantnera rubra* (L.) Rich.). В целом исследовано около 20 ЦП, размер постоянных площадок ценопопуляционных локусов варьировал от 70 до 200 м².

Данные виды, как правило, являются кальцефилами (исключение составляет только *E. helleborine*, обладающий более широким экологическим диапазоном). В результате интенсификации сельского хозяйства большая часть территории Татарстана распахана и только на склоновых участках сохраняются лесные массивы. Вследствие этого местообитания орхидей, как правило, приурочены к эрозионным врезам, на территориях, где близко к поверхности расположены карбонатные породы, орхидные встречаются пятнами в хорошо сохранившихся лесных фитоценозах. Однако в современных условиях они подвержены оползневым, осыпным и эрозионным процессам разной интенсивности, реже здесь отмечаются пожары и рекреация. Большинство ис-

следованных ценопопуляций орхидей располагается именно на таких участках, где в результате оползней или эрозии территория частично освобождена от конкурентов, что и дает возможность формировать ценопопуляционные локусы повышенной плотности, когда на 100-200 м² отмечается от 30 до 200 особей.

Пространственно-возрастная структура на уровне ценопопуляционного локуса с учетом онтогенетических групп рассматривается нами как микроструктура ценопопуляции, а пространственно-возрастная структура популяции в границах одной растительной ассоциации – как макроструктура ценопопуляции. Пространственная макроструктура изучаемых ценопопуляций в основном имеет клинально-контагиозный тип (Ипатов, Кирикова, 1998), с увеличением плотности особей в нижней, более стабильной части склонов.

В данной работе мы остановимся только на методах изучения микроструктуры ценопопуляции, а именно – на построении карт локальных плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности с помощью функции Рипли (Ripley, 1976). Использование этих методов предполагает создание соответствующей базы данных. В 2005 г. нами была создана популяционная база данных, включающая в себя характеристики счетных единиц ценопопуляций и их пространственное размещение. Под счетной единицей популяционных исследований нами понималась «условная особь», в связи с тем, что большинство корневищных орхидей размножается как семенным, так и вегетативным способом определить происхождения надземного побега было сложно. Онтогенетические группы условных особей корневищных орхидей определялись на основе, описанных онтогенезов (Вахрамеева и др., 1997; Куль, 1999, 2006; Фардеева, 2002, 2004; Быченко, 2004). По занесенным в компьютер координатам счетных единиц строились электронные карты-схемы масштаба 1:20 (Фардеева, Чижикова, 2008, 2009). Далее на их основе проводился анализ микроструктуры ценопопуляций корневищных видов орхидей с использованием $K(r)$ функции Рипли, реализованной в пакете spatstat (Baddeley и др., 2005) среды статистического программирования R (R Development Core Team, 2006). $K(r)$ пропорциональна среднему числу счетных единиц вида, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной счетной единицы. Для вычисления значения функции вокруг каждой счетной единицы условно очерчивают круг радиусом r , центр которого задается координатами местоположения счетной единицы. Затем подсчитывается количество счетных единиц, находящихся внутри окружностей, и полученное число делится на произведение площади картированной площадки на плотность счетных единиц, находящихся в центрах условных окружностей, и плотность особей, попавших в окружности. Для удобства анализа на графиках результат представлен в виде функции $L(r) - r$, где $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$.

В генеративном состоянии *C. calceolus* и *E. atrorubens* наблюдается симподиальное ветвление корневища с образованием клона-куртины, у *C. calceolus* образуется 5-6 (10) сближенных побегов, сближенных побегов, которые формируют клон, у *E. atrorubens* – 2-3 (4). В меньшей степени образование клонов характерно для *E. helleborine*, нами они отмечались крайне редко и состояли, как правило, из 2 побегов, у *C. rubra* клонов не образуется. Численность клонов-куртин, как и их размеры, часто обусловлены активизацией экзогенных процессов. На оползневых участках у *C. calceolus* и *E. atrorubens* клоны встречаются чаще, чем на более или менее выровненных. В экстремальных ситуациях, вызванных оползневыми процессами и пожарами, для закрепления вида на территории местообитания начинается либо разрастание куртин в результате интенсификации вегетативного размножения, либо увеличение их числа в результате распада на партикулы. После низовых пожаров численность в ценопопуляциях (*C. calceolus*, *E. helleborine*, *E. atrorubens*) первоначально резко снижается, затем через 2-4 года увеличивается, как правило, в результате семенного возобновления, доля ювенильных и имматурных особей возрастает до 15-25% в онтогенетическом спектре.

Учитывая, что формирование клонов характерно для *C. calceolus* и *E. atrorubens*, пространственный анализ для подобных видов мы представляем только на примере ценопопуляций *C. calceolus*, а для видов, как правило, не образующих клоны – на примере *E. helleborine*, по которым в целом было собрано и больше данных.

В ходе анализа поведения функций Рипли были выявлены следующие закономерности пространственного распределения особей *C. calceolus*. Первоначально мы провели анализ пространственного распределения *C. calceolus* без учета онтогенетических групп. Были выявлены 1 тип пространственной макроструктуры и 3 подтипа микроструктуры *C. calceolus* без разделения на онтогенетические группы (табл. 1).

Таблица 1

Пространственная макроструктура особей *Cypripedium calceolus*

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры	Ценопопуляция (ЦП) и местообитание
1. Клинально-контагиозный, характеризуется формированием скоплений с постепенным изменением числа и размеров скоплений	1. Происходит постепенное увеличение плотности, формирование ярко выраженной агрегации радиусом до 3-4 м, рис. 1 (подтип А).	1. ЦП 2. Склон хвойно-широколиственного леса (сосняк с березой и елью ландышево-коревищноосоковый), периодические низовые пожары, слабое оползание. 2. ЦП 1. Склон хвойно-широколиственного леса (сосняк с елью и липой корневищноосоковый), интенсивный оползень – ООПТ «Семиозерка».
	2. Образуются мелкие агрегации I порядка радиусом 0,4-0,6 м, которые соответствуют одному клону, далее их распределение носит случайный характер рис. 1 (подтип Б).	1. ЦП 3. Склон хвойно-широколиственного леса (липняк с сосной ландышево-орляковый). 2. ЦП 4. Склон хвойно-широколиственного леса (сосняк орляковый) – слабый оползень. 3. ЦП 6. Подошва склона – широколиственный лес (липняк снытевый с подростом сосны) – все в ООПТ Горный сосняк. 4. ЦП 7. (Кошачово), склон оврага широколиственного леса (дубрава с липой и кленом) эрозия и осыпь.
	3. Агрегации двух порядков, агрегации I порядка радиусом 0,4 м (клон), формируют агрегации II порядка радиусом 1,5–1,6 м (подтип В).	1. ЦП 5. Склон смешанного леса (опушка липняка с березой и сосной лазурниковый), периодические пожары – ООПТ Лабышки.

В целом пространственное распределение носит контагиозный характер, всегда отмечаются агрегации различного радиуса, мелкие агрегации, как правило, соответствуют одному клону радиусом 0,3-0,5 м, что обусловлено онтогенезом. Агрегации II порядка различаются радиусом и варьируют от 1,5 до 3-4 м. В молодых ценопопуляциях на территории ООПТ «Горный сосняк», в благоприятных условиях стабильных склонов, формируются агрегации I порядка радиусом около 0,3-0,5 м, что соответствует часто только одному клону, далее их расположение случайное (рис. 1, Б). При наличии слабо идущих экзогенных процессов (оползень либо пожары) мелкие куртины и однопобеговые прегенеративные и генеративные особи образуют агрегации II порядка радиусом 1,5–2 м (рис. 1, В).

В зрелых ценопопуляциях (ООПТ «Семиозерка») отмечается постепенное увеличение плотности в радиусе более 3-4 м, таким образом формируются агрегации II порядка. Чаще всего такие агрегации образуются из-за близко расположенных 4-7 куртин, очевидно вегетативного происхождения и однопобеговых прегенеративных особей. По видимому, агрегации II порядка радиусом 3-4 м возникают при резком перепаде экологических условий. По нашим наблюдениям, таким перепадом является снижение оползневых процессов, где на стабильных участках разрастаются сильные конкуренты: *Convallaria majalis*, *Carex rhizina*, *Orthilia secunda* – хвойношироколиственных лесах и *Ae-*

gopodium podagraria, *Carex pilosa*, *Laser trilobum* – в широколиственных лесах (рис. 1, А).

В ходе анализа поведения функций Рипли в ценопопуляции *E. helleborine* были выявлены следующие закономерности пространственного распределения особей. Анализ распределение особей без разделения на онтогенетические группы выявил 2 типа пространственного размещения и 2 подтипа микроструктуры (табл. 2, рис. 2).

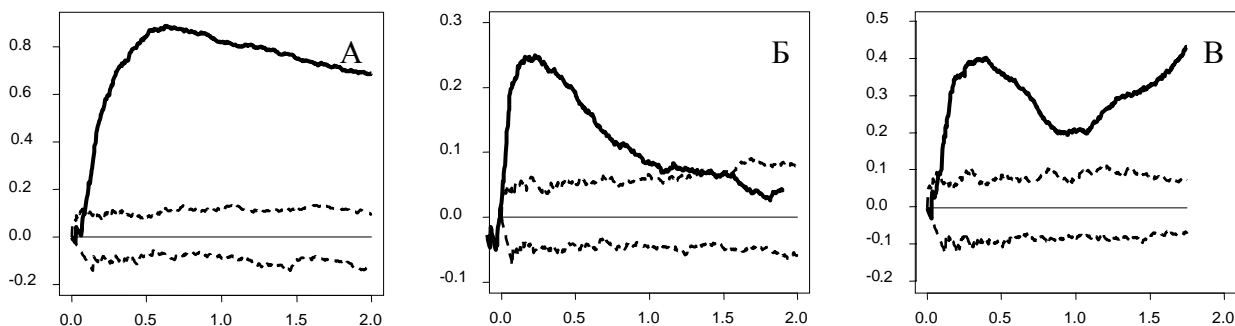


Рис. 1. Типы поведения функции Рипли в ЦП *C. calceolus* без разделения на онтогенетические группы: по вертикали – $L(r)-r$, по горизонтали – радиус r , м; А – постепенное увеличение плотности и формирование крупной агрегации радиусом 3-4 м; Б – наличие выраженных агрегаций радиусом 0,4-0,5 м и их случайное распределение; В – наличие агрегаций радиусом 0,4 м и 1,5-1,6 м

Таблица 2

Пространственная макроструктура особей *Eripactis helleborine*

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры	Тип растительной ассоциации
1. Клинально-контагиозный, характеризуется формированием скоплений с постепенным изменением числа и размеров скоплений	1. Первоначально случайное распределение в радиусе 0,5 м, а затем постепенное увеличение плотности, и формирование выраженных агрегаций, рис. 2 (подтип А).	1. ЦП 1. Склон широколиственного леса. (липняк с дубом коптневый), оползень. 2. ЦП 2. Склон широколиственного леса (липняк с дубом коптневый), оползень. 3. ЦП 4. Березняк с елью и сосной осокво-снытевый, низкая освещенность 4. ЦП 5. Тополинник, низкая освещенность, рекреация.
1. Случайное распределение	1. Скоплений не образуется, распределение особей носит случайный характер, рис. 2 (подтип Б).	1. ЦП 3. Склон с посадкой сосны (сосняк с кленом и липой лазурниковый), периодические пожары.

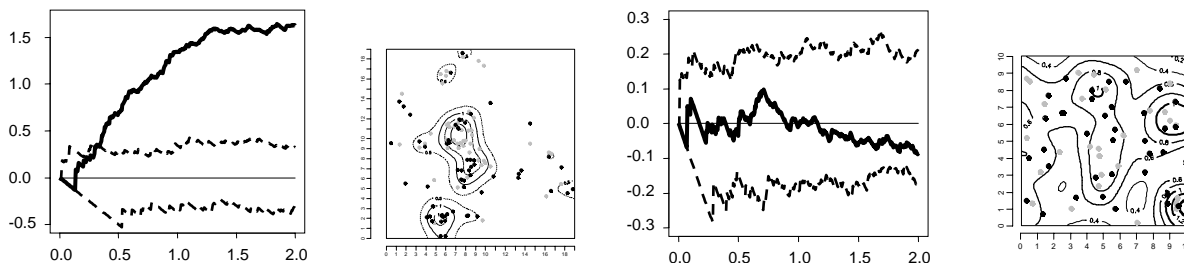


Рис. 2. Типы поведения функции Рипли в ЦП *E. helleborine* без разделения на онтогенетические группы (по вертикали – $L(r)-r$, по горизонтали – радиус r , м) и карты-схемы площадок (серые точки – генеративные особи, черные – прегенеративные); А – постепенное увеличение плотности; Б – случайное распределение (отсутствия взаимодействия между особями)

В 80% пространственная макроструктура без учета онтогенетических групп имеет клинально-контагиозный тип, с формированием скоплений высокой плотности. Подоб-

ная структура обусловлена либо оползневыми процессами и низкой освещенностью (ЦП 1 и 2 – Дачная), либо низкой освещенностью (ЦП 4 – заповедник, участок «Саралы»), либо низкой освещенностью и рекреацией (ЦП 5 – г. Казань, участок «Немецкой Швецарии»). В благоприятных условиях распределение имеет случайный характер, что соответствует общепринятому положению о том, что случайное распределение – это показатель хороших условий среды (ЦП 3 – ООПТ Лабышки).

При анализе пространственного размещения *C. calceolus* только прегенеративных особей (j, im, v) либо только генеративных особей (g1, g2) были выделены 1 тип макроструктуры (клинально-контагиозный) и 2 подтипа микроструктуры контагиозный и случайный. Причем в условиях, интенсивно идущих оползневых процессов («Семиозерка») в зрелых ценопопуляциях, большая часть клонов состоит из генеративных побегов, прегенеративных побегов мало, их доля незначительна и в виде отдельных особей семенного происхождения. Тем не менее формируются агрегации II порядка радиусом до 3-4 м. В более благоприятных условиях произрастания либо формируются небольшие куртины из прегенеративных побегов, видимо, вегетативного происхождения, размещающиеся случайным образом, либо распределение прегенеративных особей семенного происхождения носит случайный характер. Распределение генеративных особей в 80% случаев имеет агрегативный характер, обусловленный биологическими особенностями вида и онтогенеза, когда в генеративной стадии начинается процесс разрастания корневища и формирования клона, именно этот процесс и устанавливается в результате пространственного анализа. Редко, в молодых ЦП либо в ЦП, где преобладает семенное размножение, клонов еще мало, они небольшие, идет процесс их формирования, в этом случае распределение генеративных особей носит случайный характер, так как многие из них представлены еще одиночными побегами. Анализ взаимного распределения прегенеративных и генеративных особей *C. calceolus*, носит только агрегативный характер, формируются агрегации различного радиуса от 0,4 до 3 м.

Также был проведен анализ пространственного распределения клонов и взаимного размещения клонов и однопобеговых прегенеративных и генеративных особей *C. calceolus* семенного происхождения (табл. 3). Пространственная структура как клонов, так и клонов с однопобеговыми особями разного онтогенетического возраста, носит исключительно случайный характер, что обусловлено внутривидовой конкуренцией за природный ресурс и разграничением территории.

Таблица 3

Пространственное распределение клонов *Cyripedium calceolus*

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры при взаимном размещении прегенеративных и генеративных особей с клонами	Тип растительной ассоциации
1. Случайный	1. Первоначально случайное размещение особей и клонов на расстояниях 0.3–0.5 м, с последующим формированием крупных агрегаций радиусом более 1 м, рис. 5 (подтип А).	1. ЦП 1. Склон северо-западной экспозиции (сосняк с елью и липой корневищноосоковый). 2. ЦП 2. Склон юго-западной экспозиция (сосняк с березой и елью ландышево-коревещноосоковый) – интенсивный оползень, периодические пожары.
	2. Случайное размещение особей и клонов (Б).	3. ЦП 3. Склон юго-западной экспозиции (липняк с сосной ландышево-орляковый). 4. ЦП 4. Склон юго-западной экспозиции (сосняк орляковый). 5. ЦП 5. Склон западной экспозиции (опушка липняка с березой и сосной лазурниковый). 6. ЦП 6. Подошва склона (липняк снытевый с подростом сосны).

Однако на оползневых участках первоначально случайное распределение в радиусе 0,9 м постепенно переходит к формированию агрегации, что обусловлено уже гетерогенностью среды. Редко при интенсификации оползневых процессов даже при пространственном анализе с помощью функции Рипли выделить отдельные клоны не удается, они образуют скопления радиусом более 1 м (рис. 3, А, ЦП 1 и ЦП 2). По данным Т. Куль (Kull, 1999), клоны, которые возникают вегетативным способом после распада старых, расположены близко друг к другу. Подобная закономерность отмечалась только на участках с интенсивно идущими оползневыми процессами, что обусловлено значительной неоднородностью абиотических и биотических условий среды. В благоприятных условиях, напротив, распределение клонов и особей любой возрастной группы носит случайный характер (рис. 3, Б).

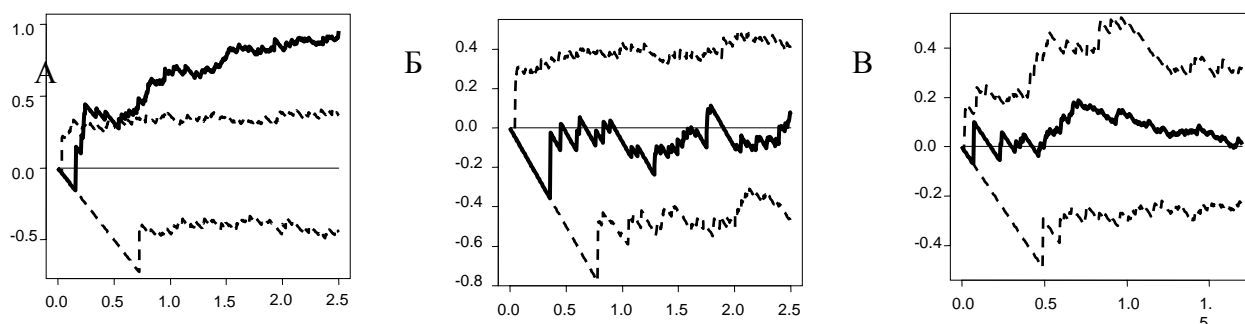


Рис. 3. Поведение функции Рипли для типов взаимного размещения особей и клонов: А, Б – клоны *C. calceolus* с генеративными особями; В – прегенеративные и генеративные особи *E. helleborine*; по вертикали – $L(r)-r$; по горизонтали – радиус r , м

При анализе распределения генеративных особей с клонами *C. calceolus* в 90% случаев отмечается случайное размещение особей и клонов. И только в условиях интенсификации оползней особи и клоны объединяются в агрегации радиусом более 1 м.

При анализе пространственного размещения прегенеративных особей (j , im , v) либо генеративных особей ($g1$, $g2$) *E. helleborine* были выделены 2 типа макроструктуры (клинально-контагиозный и случайный) 2 подтипа микроструктуры (контагиозный и случайный), в 70% случаев отмечается случайное распределение. Та же закономерность отмечается и при анализе взаимного распределения генеративных и прегенеративных особей *E. helleborine*, как правило, чаще встречается случайное распределение в разных радиусах (рис. 3, В). На участках низкой освещенности первоначально случайное распределение на расстояние 0,9 м приводит затем к формированию агрегации, размер которой будет ограничиваться гетерогенностью среды. В благоприятных условиях распределение всегда случайное.

В целом можно сделать следующие выводы. При пространственном анализе *C. calceolus* вида, формирующего клоны, без учета онтогенетических групп или при взаимном распределении прегенеративных и генеративных особей в 80% случаев выделяются агрегации радиусом 0,3-0,6 м, соответствующие одному клону-куртине, обусловленные биологическими особенностями жизненной формы. При анализе общего распределения клонов *C. calceolus* и клонов с прегенеративными либо генеративными особями, не приступившими к формированию куртины, в 80% случаев распределение случайное или равномерное, обусловленное конкуренцией за природный ресурс. При пространственном анализе *E. helleborine*, вида, не образующего клоны в благоприятных условиях, распределение особей всегда случайное, однако при ухудшении условий, низкой освещенности, оползнях или рекреации первоначально случайное размещение в радиусе 0,9 м постепенно заменяется увеличением плотности и образованием скопления, радиус которого ограничивается перепадом экологических условий. В целом же

распределение отдельных прегенеративных либо генеративных групп особей *E. helleborine* чаще носит случайный характер.

ЛИТЕРАТУРА

Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.

Бутаков Г.П., Мозжерин В.И., Ермолаев О.П. Рельеф как одно из условий ведения хозяйства // Зеленая книга Республики Татарстан. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1993. С. 36-45.

Быченко Т.М. Онтогенез башмачка крупноцветкового (*Cypripedium macranthon* Sw) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. С. 95-100.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род Дремлик // Биологическая флора Московск. области. 1997. Вып. 13. С. 55-87.

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.

Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. С. 114-120.

Фардеева М.Б. Онтогенез пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.)) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. С. 186-190.

Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Уч. зап. Казан. ун-та. Серия: Естественные науки. 2008. Т. 150, № 4. С. 226-240.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 132 с.

Baddeley A., Turner R., van Lieshout M.-C. et al. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 8-3. [Электронный ресурс]. 2005. <http://www.spatstat.org/spatstat>. Проверено 23.11.09.

Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. of Ecology. 1999. V. 87. P. 913-924.

Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats // Abstracta Botanica. 2006. V. 19. P. 95-104.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Электронный ресурс] 2006. <http://www.R-project.org>. Проверено 23.11.09.

Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // Journal of Applied Probability. 1976. V. 13. P. 255-266.