

## Особенности пространственно-временной динамики популяций клубнеобразующих орхидей

М. Б. ФАРДЕЕВА, Н. А. ЧИЖИКОВА

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18  
E-mail: orchis@inbox.ru

Статья поступила. 09.04.2018

После доработки 01.06.2018

Принята к печати 01.06.2018

### АННОТАЦИЯ

Особенности многолетней флуктуационной популяционной динамики клубнеобразующих орхидей (*Neottianthe cucullata* и *Dactylorhiza incarnata*) в разных эколого-фитоценологических и климатических условиях представлены как результат работы механизма устойчивости популяций в условиях гетерогенной среды. Показана способность популяции занимать благоприятные для своего существования микроместообитания (микросайты), условия в которых определяются динамикой климатических факторов, абиотической среды и межвидовыми отношениями. Установлено, что однонаправленная динамика популяций тубероидных орхидей, определяемая демутационно-дегрессивными процессами в фитоценозах под совокупным влиянием абиотических, биотических и антропогенных воздействий, приводит не только к снижению численности и плотности, но и к нарушениям пространственно-онтогенетической структуры. Связь численности и климатических факторов оценена с помощью коэффициента корреляции, который имеет высокие значения для генеративных особей лесных видов (*N. cucullata*) и для прегенеративных особей у луговых видов (*D. incarnata*).

**Ключевые слова:** пространственно-временная структура, флуктуационная и однонаправленная динамика, микролокусы, микросайты, миграции.

В экологическом понимании растительный покров, как и ландшафт в целом, представляет собой сложную мозаику составляющих его элементов и отражает набор мозаик местообитаний организмов, популяций, сообществ, каждому из которых соответствует свой рисунок [Allen, Hoekstra, 1990]. Границы выделяемых элементов чаще всего при этом будут континуальными, что и определяет объективную трудность их выделения, как отмечает Г. С. Розенберг с соавт. [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.

Динамика популяций определяется направленностью, длительностью, интенсивностью, масштабом, причинами временных изменений. По направлению процессов выделяют: однонаправленные изменения признаков популяций – сукцессии, и обратимые, разнонаправленные – флуктуации [Жукова и

др., 1985]. Характер ответных реакций популяций на внешние воздействия позволяет говорить о проявлении двух механизмов их устойчивости: стабильности (резистентности) – способности сохранять относительно неизменное состояние под влиянием “некатастрофических” факторов и собственно устойчивости (респлентности) – способности системы сохранять равновесие путем отклонений и возвратов в исходное состояние [Бигон и др., 1989; Заугольнова, 1994]. В этом случае в популяции выделяются консервативные признаки, которые служат сохранению постоянства системы (например, репродуктивные органы растений, их количественные и качественные характеристики; структура жизненной формы и связанные с ней преобладающие типы размножения и, как следствие, тип онтогенеза, онтогенетическая структура и пространственно-онтогенетическая структура) и имеют малую амплитуду изменений. К динамичным или “компенсаторным” признакам, которые обеспечивают ту или иную реакцию на изменение среды относятся численность, плотность, жизненность (размерность), проективное покрытие и соответственно пространственный контур – пространство, занятое популяцией. Как правило, в популяции наблюдается совокупное изменение некоторых популяционных показателей, обусловленное эндогенными и экзогенными факторами.

По данным многолетней динамики популяций тубероидных орхидей [Виноградова, 2000; Баталов, 2007; Суюндуков и др., 2008; Блинова, 2009; Казазаева, 2009; Мараканова, 2011; Блинова, 2016; и др.] отмечается часто высокая динамичность их численности, возрастной и виталитетной структур. И. В. Блинова [2009] указывает на укорочение онтогенеза клубневых орхидей как на эволюционный процесс, обусловленный чертами *r*-стратегии, проявляющийся особенно на границе ареала и способствующий быстрому развитию и частым перемещениям популяций с одной площади на соседнюю, более благоприятную. Проанализировав 25-летнюю динамику численности и возрастной структуры популяций *D. fuchsii* и воздействия на нее различных факторов М. Г. Вахрамеева [2006], предполагает, что на них в наибольшей степени влияют погодные условия, зоогенные,

фитогенные и антропогенные факторы. Многие авторы [Light, McConaill, 2006; Vakhrameeva et al., 2008] подчеркивают лабильность орхидных, их способность уходить в состояние нецветения или вторичного покоя под землей, иногда на несколько лет для переживания неблагоприятного периода, возможность произрастать в довольно большом диапазоне абиотических факторов. Однако орхидные остаются одними из самых редких растений умеренной зоны, независимо от жизненных форм и несмотря на то, что их консорты – микоризообразующие грибы встречаются в природе часто. Это предопределяет актуальность многолетних комплексных исследований, способных выявить потенциальное пространство популяций орхидей, состоящее не только из банка семян, но и протокормов, а также вторично покоящихся особей.

Флюктуационная динамика прекрасно отражена в предложенной Р. Х. Уиттекером [Whittaker, Lewin, 1977] модели “буферной” популяции, расположенной по градиенту какого-либо фактора. R. Law, J. Illian et al. [2009] при исследовании пространственных мозаик орхидных делают выводы о невозможности извлечь информацию о происходящих экологических процессах, имея данные о текущем пространственном размещении растений (“это только иллюзии”). Необходимым условием полноценного анализа, как предполагают авторы, является изучение динамики изменения пространственной структуры во времени. М. Dodd [2011], изучая пространственную структуру популяций *Anacamptis morio* в течение 10-летнего периода, обнаружил повторяющиеся на расстоянии 40 см друг от друга скопления, которые отмечались на протяжении всего времени исследования, но изменяли свою размерность. Формирование подобных скоплений обусловлено, как считает М. Dodd, особенностями размножения. Н. Jacquemyn, К. Vandepitte [2009], изучавшие вариабельность пространственной и возрастной динамики популяций *Orchis mascula*, обнаружили слабую, но очень значимую закономерность пространственной структуры – способность к скоплению как прегенеративных, так и генеративных особей. Также авторами отмечалось, что распространение семян у наземных орхидных, имеет

ограничение в несколько метров от материнского растения, что, по-видимому, обуславливает выраженные скопления. Аналогичную тенденцию к образованию скоплений в популяциях *Cymbidium goeringii*, не подвергающихся антропогенному воздействию, отмечают М. У. Chung и J. Nason [2007], предлагая использовать метрики пространственного размещения как индикатор антропогенных изменений.

Основная цель исследования – выяснение причин и особенностей пространственно-временной динамики в популяциях тубероидных орхидей. Для этого ставились следующие задачи: проанализировать данные многолетнего мониторинга пространственно-онтогенетической структуры популяций; выявить особенности флюктуационной и однонаправленной динамики и определить механизмы устойчивости популяций редких видов орхидных в разных условиях.

Динамика пространственно-временной структуры популяций рассматривается в исследовании как непрерывный ряд изменений пространственно-онтогенетической структуры микролокусов в определенном масштабе пространства-времени (за определенный календарный промежуток времени – 5–10–15 лет) в одном и том же фитоценозе.

По стратегии поведения в фитоценозах орхидные являются пациентами, требующими специфических эколого-ценотических условий, однако при ослаблении конкуренции и в стрессовых ситуациях тубероидные орхидеи иногда проявляют себя как “ложные” или “фитоценотические” эксплеренты, за счет высокой семенной продуктивности, или как экотопические пациенты в условиях бедных карбонатных, супесчаных или солонцеватых

почв. Предполагается, что именно стратегия и жизненная форма растений определяют особенности популяционной структуры. Для *r*-стратегов, к которым относятся клубнеобразующие орхидеи [Фардеева, 1997; Willems et al., 2003; Ишбирдин и др., 2005; Блинова, 2009], характерна активная динамика численности, плотности, динамические онтогенетические спектры, часто с преобладанием прегенеративных групп особей и, по-видимому, достаточно динамичный пространственный рисунок (контур) популяции, определяющий потенциальное пространство, занятое видом и также отражающий устойчивость популяции в изменяющихся условиях среды.

В данной работе остановимся на анализе пространственно-временной динамики ценопопуляций – *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, произрастающей в условиях заповедного режима, где минимизировано антропогенное воздействие и *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soy, в условиях городского парка.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Представлены результаты анализа пространственно-временной динамики четырех ценопопуляций (ЦП) в 2005–2016 гг. (табл. 1).

Основой их многолетнего мониторинга является многократное картирование размещения особей с указанием их онтогенетической стадии.

Для визуализации пространственно-онтогенетической структуры использован метод построения карт локальных плотностей с помощью функции с радиальным базисом [Diggle, 1985; Baddeley et al., 2015]. Вся картированная площадь покрывается регулярной

Т а б л и ц а 1

### Характеристики исследованных популяций

Вид	Номер ЦП	Координаты, град.	Местообитание
<i>N. cucullata</i>	1	55,95 с. ш. 48,83 в. д.	ВКГПБЗ, опушка ельника
<i>N. cucullata</i>	2	55,52 с. ш. 48,45 в. д.	ВКГПБЗ, березняк на отвале дороги
<i>N. cucullata</i>	3	55,53 с. ш. 48,43 в. д.	ВКГПБЗ, опушка сосняка
<i>D. incarnata</i>	4	55,81 с. ш. 49,10 в. д.	Осоково-разнотравный луг в пойме р. Казанка

П р и м е ч а н и е. ВКГПБЗ – Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник.

сеткой и затем в каждой ячейке определяется плотность особей как функция числа особей, находящихся в ее окрестности. Важным с точки зрения анализа состояния популяции является то, что такая визуализация плотности помогает выявить размерность, континуальность, либо фрагментарность “популяционного поля” (термин Е. Л. Любарского, [1976]) – пространства занятого популяцией, и помогает сформулировать гипотезы о наблюдаемых процессах.

Оценки масштабов пространственной неоднородности получены с помощью  $K(r)$  функции Рипли [Ripley, 1977] и парной корреляционной функции [D. Stoyan, H. Stoyan, 1994; Illian et al., 2008; Wiegand, Moloney, 2013].

Все вычисления выполнены с помощью пакета spatstat [Baddeley et al., 2005] в среде статистического анализа R [R Development Core Team, 2006].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе длительных исследований динамики популяций тубероидных орхидей часто отмечались их флюктуационные изменения, вызванные климатическими факторами, особенно колебаниями температуры и суммы осадков в вегетационный период, которые, в частности, опосредованно влияли на абиотическую составляющую экотопа. Наряду с частой флюктуацией численности и плотности в разных экологических условиях отмечались и процессы изменения пространственного контура, в виде перемещения или изменения рисунка ценопопуляционных локусов в пространстве с динамикой численности и плотности в них. Перефразируя определение миграции животных [Реймерс, 1990], под “микромиграциями” в пространстве тубероидных орхидей понимается периодическое или непериодическое горизонтальное перемещение членов популяции за ряд лет в направлении благоприятных мест, приуроченных к разным участкам мезо- и микрорельефа или растительных синузий, с помощью диаспор, формирующих банк семян и протокормов вокруг существующих микролокусов, а также за счет возникновения вторичного покоя у вегетирующих членов популяции или выхода из него.

Для иллюстрации данного типа динамики приведем результаты исследования популяций *N. cucullata* на территории Волжско-Камского заповедника, на опушке ельника с сосной зеленомошного (ЦП № 1; см. табл. 1; рис. 1). Освещенность популяции пространственно неоднородна, имеются затененные микросайты под древесным пологом и открытые – на опушке. Для того, чтобы оценить условия разных микросайтов, в период с 15.07 по 17.07.2016, в послеполуденное время (14:00) измерены абиотические характеристики: в затененном участке средние значения освещенности составляли 3120 лк, температуры + 22,2 °С, влажность воздуха 69,2 %, на освещенном участке – 15 766 лк; +22,9 °С; 68,9 % соответственно.

Плотность и численность особей за период исследований уменьшились с 205 шт. в 2005 г. до 67 в 2016 г., что в большей степени обуславливалось засухой 2009–2011 гг. Климатическая аномалия привела к миграции ЦП в более затененный и влажный участок бруснично-чернично-зеленомошной синузии. Большая часть популяции первоначально концентрировалась на освещенном участке (рис. 2, а), так как здесь практически отсутствовали высоко конкурентные *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. В дальнейшем, засушливый период способствовал разделению ЦП на несколько выраженных микролокусов и в 2009 г. (см. рис. 2, б) большая часть вегетирующих членов популяции сконцентрировалась в более затененном участке, который характеризовался высоким проективным покрытием мхов и, по-видимому, большей влажностью воздуха и почвы. “Популяционное поле” *N. cucullata* на освещенном участке фрагментировалось в результате снижения численности и плотности. К 2012 г. (см. рис. 2, в), который характеризовался увеличением осадков и влажности воздуха, “популяционное поле” стало принимать исконный рисунок, наибольшая плотность *N. cucullata* отмечалась в более освещенном участке. Тем не менее последствия засушливого периода сказывались постепенно: к 2012 г. (см. рис. 2, г) на опушке высох почти весь подрост *Picea fennica*, резко снизилась численность и проективное покрытие *V. myrtillus* и мхов, стал разрастаться *Convallaria majalis*,

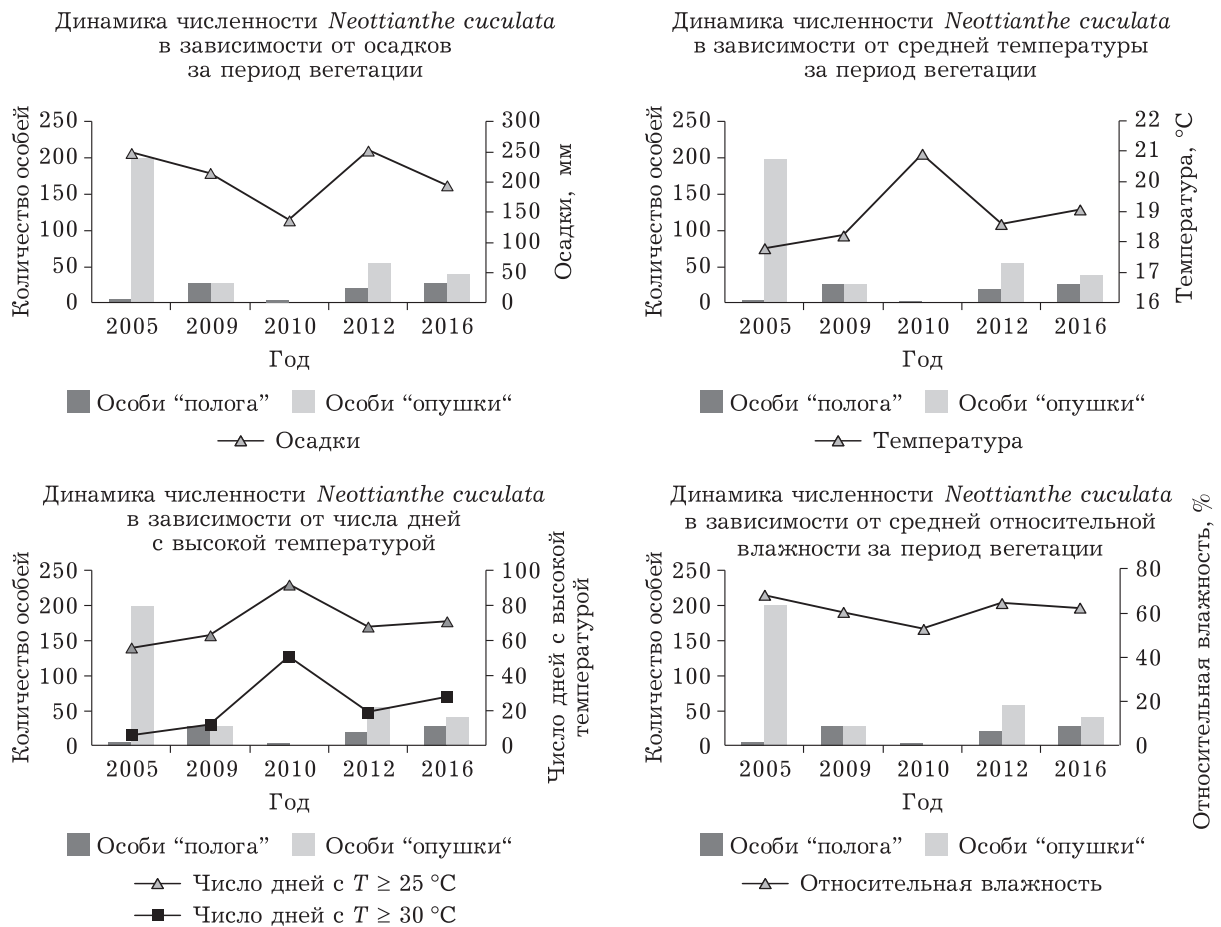


Рис. 1. Динамика численности *N. cucullata* в разных микросайтах (полог/опушка) в зависимости от климатических факторов за период вегетации (май – сентябрь)

четкая граница между пологом леса и опушкой частично нивелировалась. В динамике ЦП отмечается снижение средней плотности с 8,4 в 2005 г. до 1,88 в 2016 г. При этом флуктуации численности в разных микросайтах существенно синхронны изменениям климатических факторов (см. рис. 1).

Тип пространственно-онтогенетической структуры ЦП *N. cucullata* № 1 за 11 лет принципиально не изменился, он остался дискретно-континуальным, отмечаются агрегации низкой и высокой плотности, размером 0,3–0,4 м (см. рис. 2, в, г), полноценная возрастная структура сохраняется в размере площади элементарной демографической единицы около 3 м<sup>2</sup>.

В целом для лесных видов орхидей подобная связь с климатическими факторами типична: выявлена достоверная положительная связь численности генеративных особей с количеством осадков, влажностью воздуха и

отрицательная связь с высокими температурами и числом дней без осадков. Прегенеративные особи, в силу небольших размеров, часто полупогруженные в моховую дерновину, либо прикрытые листьями генеративных растений, чему способствует “эффект группы” с формированием выраженных скоплений, в меньшей степени зависят от климатических факторов.

Изменение численности и пространственной структуры популяций обусловлены целым комплексом различных факторов и часто дегрессивно-демутационными процессами, идущими в фитоценозах, скорость которых может определяться не только антропогенными, но и климатическими воздействиями. Пример популяционной динамики, определяемый комплексным влиянием климатических, антропогенных и фитоценологических факторов, обусловивших в двух ценопопуляционных локусах различное развитие собы-

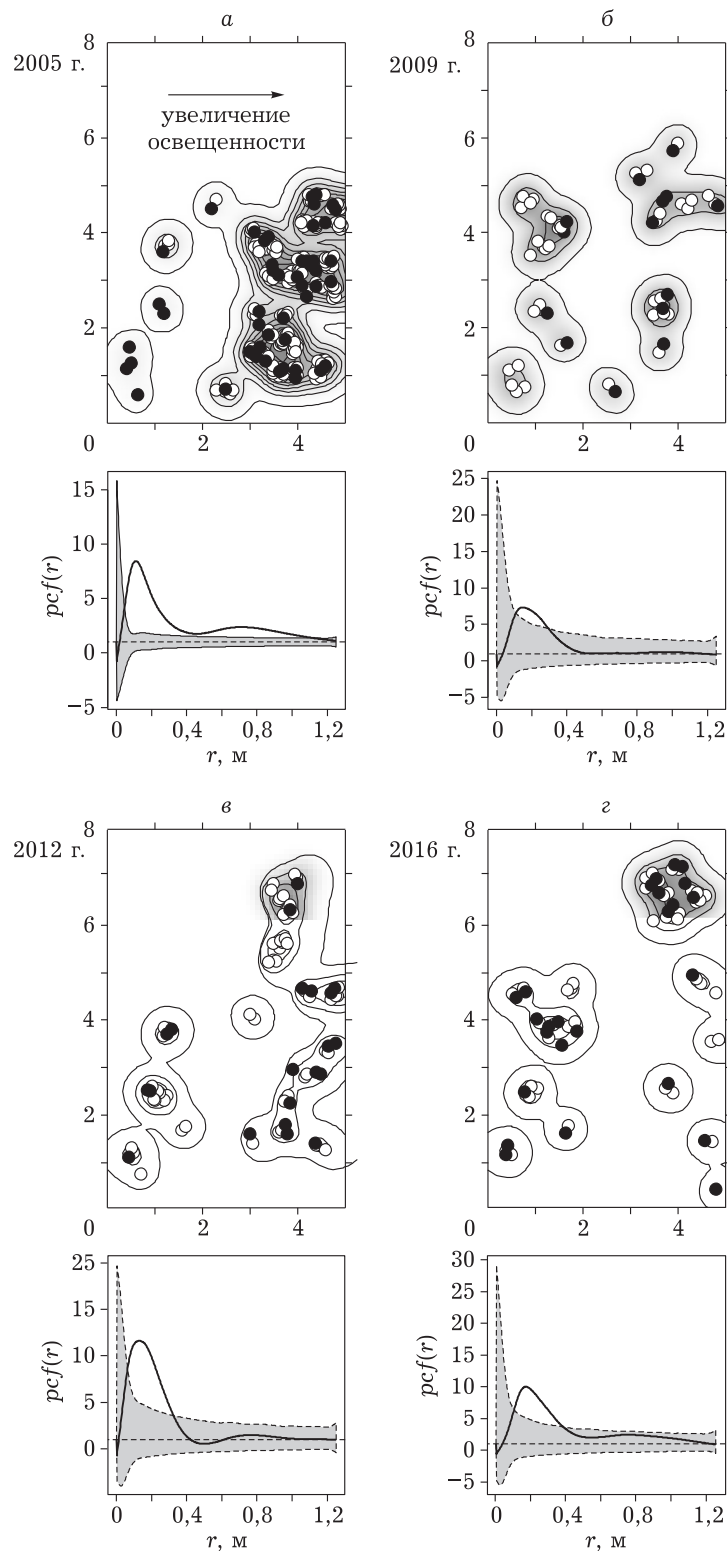


Рис. 2. Динамика пространственной структуры ЦП *N. cucullata* № 1: карты-схемы и парная корреляционная функция.

*a* – 2005 г., *б* – 2009 г., *в* – 2012 г., *г* – 2016 г. Черные точки – генеративные особи; белые точки – прегенеративные особи; первая изолиния соответствует плотности 1 особь · м<sup>-2</sup>, шаг изолиний – 5 единиц. На графиках показана парная корреляционная функция  $pcf(r)$  для размещения всей совокупности особей популяции, серой заливкой показан рандомизационный “конверт” – область принятия нулевой гипотезы о соответствии размещения особей в пространстве случайному закону

тий, рассмотрим на примере двух ЦП *N. cucullata* № 2 и 3 (см. табл. 1).

В 1990-х гг. обе ценопопуляции *N. cucullata* (ЦП № 2 и 3) составляли одну популяцию, приуроченную к бугристому участку сосняка бруснично-мшистого, расположенного вдоль дороги на территории заповедника. Вследствие ремонта и расширения дороги в 1990-е гг., эта популяция разделилась на два ценопопуляционных локуса (ЦЛ) – на отвале дороги (рис. 3, ЦП № 2) и на бугре (рис. 4, ЦП № 3), удаленном от автотрассы на 7–10 м. Численность, возрастная и пространственная структуры обоих ценопопуляционных локусов первоначально оставались схожими.

В течение десятилетия на отвале дороги (ЦП № 2) постепенно сформировался молодой березняк разнотравный с подростом липы и небольшими куртинами мхов. Наряду с лесо-луговым разнотравьем в травостое отмечались и лесные виды растений – *Convallaria majalis*, *Carex rhizina*, *Luzula pilosa*, *Viola rupestris* и *N. cucullata*. В 2005 г. зафиксирована вспышка численности *N. cucullata* в ЦЛ на отвале дороги (ЦП № 2) – 366 шт. (ср. плотность 12,2; см. рис. 3, а). По-видимому, отмечался процесс инвазии вида на довольно свободную территорию, при этом доля прегенеративных особей составляла 80 %. Однако постоянные наносы с дороги (песок, щебень, мусор), способствующие разрушению моховой подстилки, и засушливые периоды (2009–2011 гг.), привели к разрушению пониженного участка (отвала) к разрушению. Это существенно нарушило состояние ценопопуляционного локуса. Снизилась численность (24 шт. в 2012 г.), плотность особей – 0,8 особей · м<sup>-2</sup>, континуальный рисунок “популяционного поля” стал резко фрагментарным (см. рис. 3, в). Пространственно-онтогенетическая структура изменилась: взаимное размещение генеративных и всех особей в пространстве приобрело случайный характер (см. рис. 3, в), оказалась нарушена полночленность онтогенетической структуры. В таких условиях размер площади элементарной демографической единицы популяции невозможно определить.

Вместе с тем минимизация антропогенных воздействий в заповеднике, и в первую очередь отсутствие вытаптывания и рекреации, обуславливают нормальный процесс лесовос-

становления на нарушенных участках. Катастрофическая засуха, в частности, способствовала увеличению скорости сукцессии – молодой березняк быстро высох, а на его месте стали разрастаться лесные виды трав – *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, подрост липы и сосны, формируя первичный полог. К 2016 г. отмечается восстановление ЦП *N. cucullata* № 2, численность увеличилась до 44 шт., большая часть членов популяции сконцентрировалась в наиболее удаленных от дороги микролокусах, дискретно-континуальный тип пространственной структуры [Fardeeva, 2016] генеративных групп и всех особей восстановился (см. рис. 3, г).

На бугристом участке в сосняке зеленомошном с редким видом *Goodyera repens* встречалась и *N. cucullata* (ЦП № 3, см. табл. 1). После незначительного разрушения местообитания численность *N. cucullata* в 2005 г. составляла 110 шт., плотность 3,1 (см. рис. 4, а). К 2007 г. начался процесс разрастания популяции, увеличились численность до 308 шт., плотность до 8,1, расширилось “популяционное поле”, по-видимому, за счет инвазии и скрытых, сохраненных в почве и моховой подстилке семян, протокормов и клубней орхидеи (см. рис. 4, б). И хотя засушливые летние периоды (2009–2011 гг.) привели к снижению численности в разы (в 2016 г. – 62 шт.), тем не менее онтогенетическая и пространственно-онтогенетическая структуры не нарушены (см. рис. 4, в, г). Завоеванная территория в основном осталась за видом, “популяционное поле” более или менее континуально (см. карты-схемы на рис. 4, в, г). Характер пространственно-онтогенетической структуры не изменился – остался дискретно-континуальным (см. парную корреляционную функцию на рис. 4, в, г). К 2012–2016 гг. несколько уменьшилась плотность (1,8 особей/м), снизился размер агрегаций I порядка с 0,8 до 0,4 м (см. рис. 4, в, г), но возрастная структура осталась полночленной и определяется в размере элементарной демографической единицы площадью 3 м<sup>2</sup>. Связь численности в ЦП № 3 с климатическими факторами подобна аналогичным связям в ЦП № 1 (табл. 2).

Динамика пространственного контура и фрагментация “популяционного поля”, по-видимому, возникают и в результате дина-

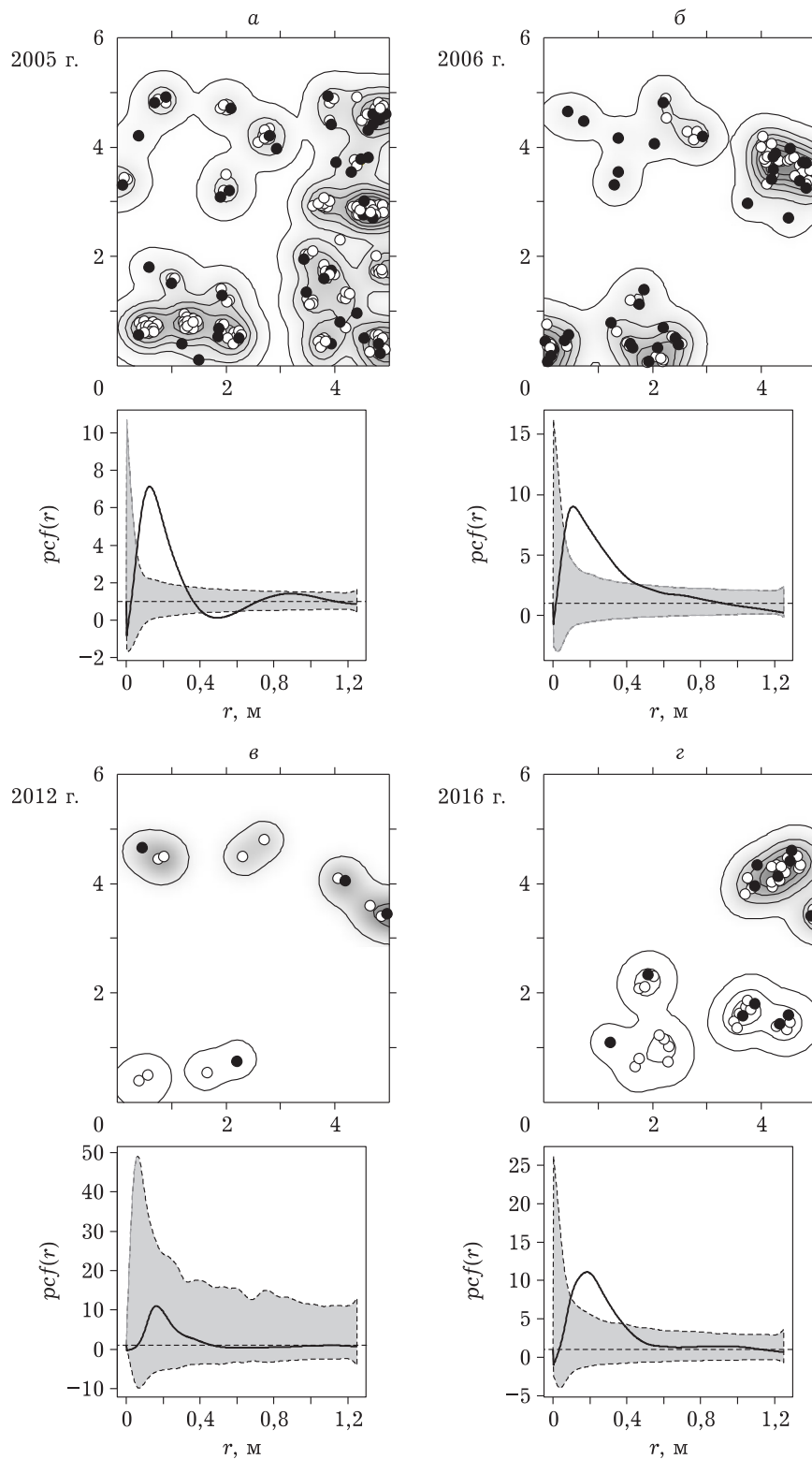


Рис. 3. Динамика пространственной структуры ЦП *N. Cucullata* № 2: карты-схемы и парная корреляционная функция  $pc_f(r)$ .

*a* – 2005 г., *б* – 2009 г., *в* – 2012 г., *г* – 2016 г. Обозн. см. подпись к рис. 1.



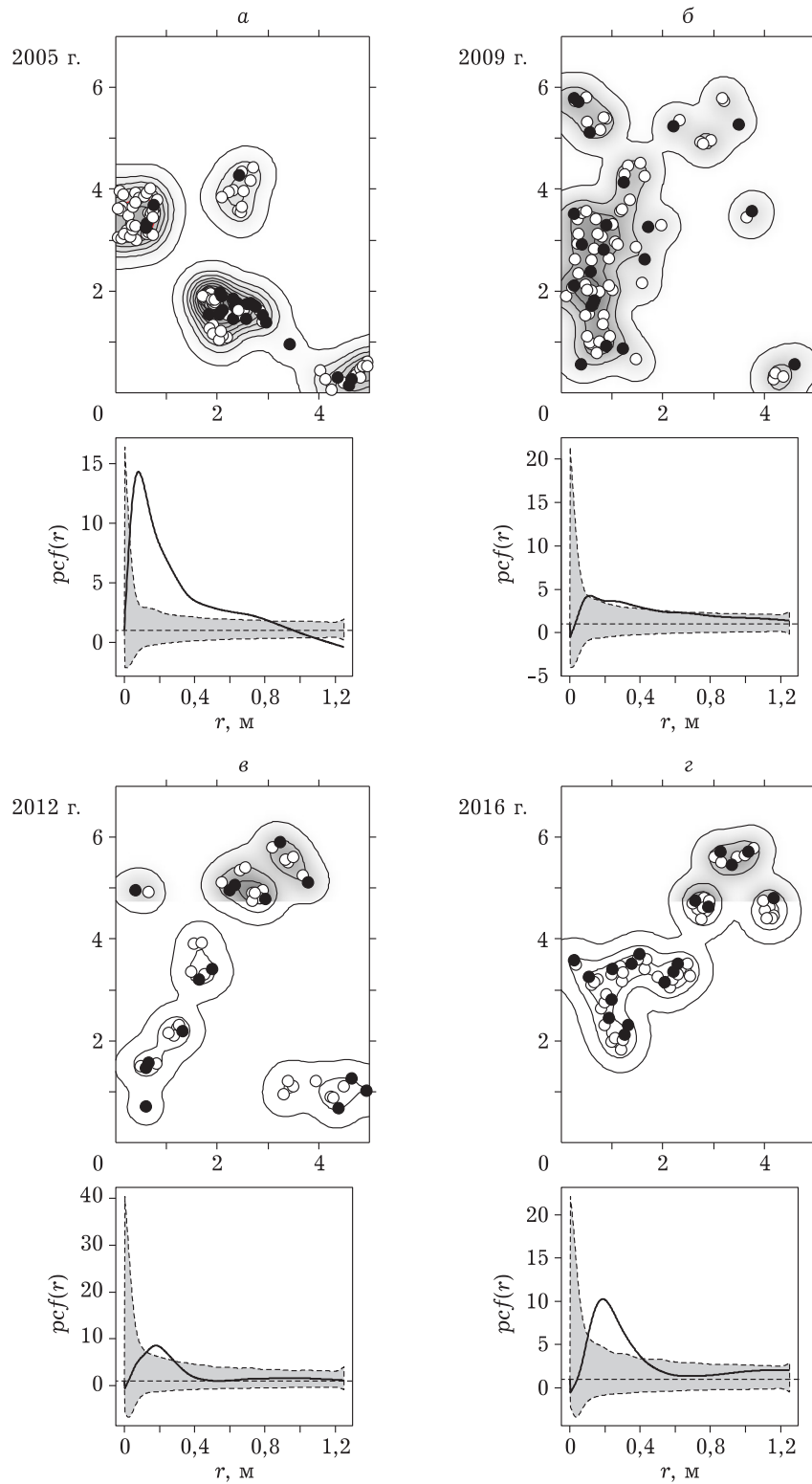


Рис. 4. Динамика пространственной структуры ЦП *N. sicullata* № 32: карты-схемы и парная корреляционная функция  $pcf(r)$ .

а – 2005 г., б – 2009 г., в – 2012 г., з – 2016 г. Обозн. см. подпись к рис. 1.

Корреляция численности *N. cucullata* с климатическими переменными

Онтогенетическая группа	Осадки	Влажность воздуха	Число дней без осадков	Температура	$T \geq 30$ °C	Количество солнечных дней
Прегенеративные	0,23	0,12	-0,34*	-0,33*	-0,28	-0,51*
Генеративные	0,66*	0,82*	-0,61*	-0,67*	-0,69*	0,16

\* Статистически значимые коэффициенты при наблюдаемом уровне значимости  $p < 0,05$ .

мики концентрации симбиотрофных грибов, обусловленной также характером климатических условий, особенно количеством осадков, что и приводит к резкому снижению воспроизводства и, соответственно, к флуктуации численности орхидных в разных микролокусах. В целом можно отметить, что после катастрофических природных явлений, хотя и отмечается ухудшение состояния ценопопуляции, довольно быстро наблюдается процесс ее восстановления, особенно если биотоп не разрушен и не подвергается длительному антропогенному воздействию.

Характер однонаправленной многолетней динамики популяций, как правило, более сложный, определяемый не только комплексом различных экологических факторов, но также длительностью и постоянством (частотой изменений) их воздействия. В луговых сообществах Среднего Поволжья на флуктуационную динамику популяций влияют не только длительность периода высоких температур и малого количества осадков в летний период, но и режим пойменности рек и прилегающих лугов, уровень грунтовых вод. Как правило, в начале июня низинные луга, расположенные в долине рек, имеют заболоченный характер, часто полностью высыхая к июлю. Примером однонаправленной пространственно-временной динамики, обусловленной зоогенными, фитогенными и климатическими факторами является динамика ЦП *Dactylorhiza incarnata* № 4, произрастающей на низинных лугах р. Казанка (г. Казань, центральный городской парк отдыха, см. табл. 1).

При формировании городского парка (в 70-х гг. XX в.) вырыли небольшой отводной канал (ручей), вдоль которого в понижениях отмечались многочисленные популяции *D. incarnata*, произрастающих вместе с *Orchis militaris* и *Ophioglossum vulgatum*. В центральной части парка на скошенных лугах поса-

жены декоративные деревья и кустарники, а в отдаленных участках низинные луга сохранились, но подвергались периодическому выпасу немногочисленного стада рогатого скота, включающего коз. Это обеспечивало так необходимую для орхидей разреженность травостоя (по С. М. Разумовскому [1999] – ретардационный субклимакс). С 1988 по 1996 г. динамика ЦП *D. incarnata* № 4 представляла собой флуктуации, вызванные разными климатическими условиями года и воздействием периодического выпаса. В зависимости от влажности года, оптимальные для вегетации растений участки низинного луга являлись разными: во влажные годы вегетирующие члены популяции преимущественно концентрировались в более высокой центральной части луговины (рис. 5, б, 2001 г.; 5, в, 2006 г.); в сухие годы – в понижении вдоль ручья (см. рис. 5, а, 1996 г.).

Однако подобные флуктуации численности и пространственного контура обусловлены и другими факторами. С 1996 по 2009 г., после прекращения выпаса на низинных лугах, популяционная динамика приняла однонаправленный характер, отражающий угасание популяции *D. incarnata* вследствие межвидовой конкуренции с луговым разнотравьем (см. рис. 5, а-г). На лугах начался процесс демулационной сукцессии. Наряду с увеличением плотности травостоя, вдоль ручья стали восстанавливаться заросли ивы (*Salix acutifolia*, *S. triandra*), прежде поедаемые козами. На исследованном участке произошло “передвижение” популяционного поля от центральной части луга к тропе, вдоль градиентов нарастания антропогенной нарушенности и увеличения влажности почвы (см. рис. 5, а-г; 2006, 2009 гг.). Пространственная миграция ЦП № 4 осуществлялась за счет молодых, прегенеративных особей. Инвазия популяции распространилась на территорию,

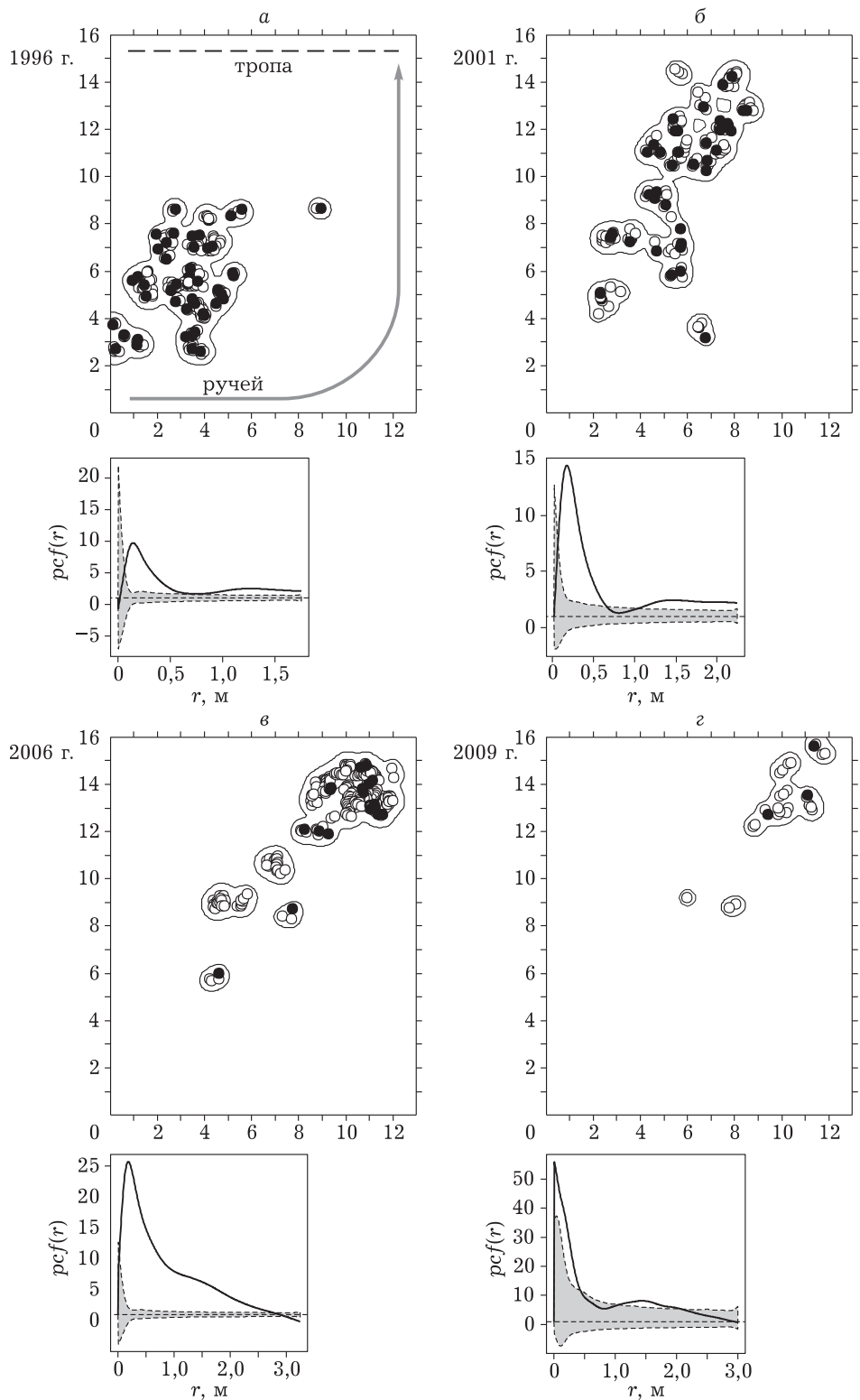


Рис. 5. Динамика пространственной структуры ЦП *D. incarnata*: карты-схемы и парная корреляционная функция  $pcf(r)$  размещения всех особей популяции.

*a* – 1996 г., *б* – 2001 г., *в* – 2006 г., *г* – 2009 г. Обозн. см. на рис. 1. На карте из-за высокой плотности особей показана только одна изолиния плотности особей  $1 \text{ особь} \cdot \text{м}^{-2}$

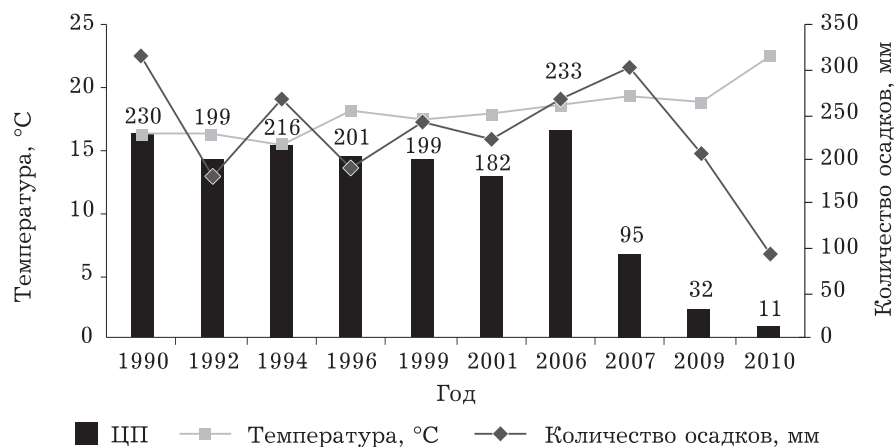


Рис. 6. Динамика численности ЦП *D. incarnata* за 20 лет.

прилегающую к тропе, так как умеренная рекреация ухудшает разрастание дерновинных злаков и, в какой-то степени, способствует снижению конкуренции. Тем не менее с конца XX в. отмечалось повышение средних температур лета, закончившееся засухой (2010 г.), приведшее к резкому снижению пойменности ручья и формированию злаково-разнотравного луга. Ситуация усугубилась также и из-за расширения и реконструкции парка в 2009 г. и, соответственно, интенсификации рекреационных воздействий. К 2012 г. численность и плотность *D. incarnata* снизились от 3,03 особь · м<sup>-2</sup> (1988 г.) до 0,13 особь · м<sup>-2</sup> в 2012 г. (рис. 6).

В динамике за 20 лет выявлена достоверная положительная связь численности *D. incarnata* с количеством осадков и влажностью воздуха, и отрицательная связь – с высокими температурами воздуха и числом солнечных дней (табл. 3).

В целом консервативные признаки популяции – онтогенетический спектр, характер пространственно-онтогенетической структуры за 10 лет в ЦП *D. incarnata* № 4 принципиально не изменялся. Онтогенетический спектр оставался левосторонним с преобладанием прегенеративных особей, доля которых варьи-

ровала от 55–85 % по годам. Пространственная картина размещения особей может классифицироваться как дискретно-континуальная [Fardeeva, 2016] и она наблюдалась на протяжении всего периода мониторинга за популяцией, она включает в себя разновозрастные моноцентрические скопления радиусом 0,4–0,6 м, часто повторяющиеся в пространстве (расстояние между центрами агрегаций 1,2–1,4 м) с формированием крупных агрегаций II порядка. Интенсивная луговосстановительная сукцессия в исследуемом местообитании обусловила первоначальное общее снижение численности, последовавшая затем засуха и интенсификация рекреационной нагрузки привели к нарушению полного кругооборота поколений. Состояние популяции сейчас определяется как критическое и в ходе дальнейшего восстановления травостоя популяция может исчезнуть.

Аномальные климатические условия (например, засуха) и интенсификация антропогенных воздействий приводят к существенным сукцессиям естественных природных комплексов, что сказывается на состоянии популяций редких видов. Однако динамика сообществ и популяций носят циклический характер, при минимизации антропогенных воздействий со-

Т а б л и ц а 3

**Корреляция численности *D. incarnata* с климатическими переменными**

Онтогенетическая группа	Осадки	Влажность воздуха	Количество солнечных дней	Температура
Прегенеративные	0,60*	0,80*	-0,54*	-0,71*
Генеративные	0,38*	0,82*	-0,77*	-0,76*

\* Статистически значимые коэффициенты при наблюдаемом уровне значимости  $p < 0,05$ .

стояние фитоценоза и популяции редкого вида могут вернуться к исходному типу. В целом выявленные закономерности возникают на любом иерархическом популяционном уровне – от микролокусов и ценопопуляций до популяции вида в региональном масштабе или в пространстве занятого видом ареала.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Флюктуационная динамика пространственно-онтогенетической структуры в популяциях тубероидных орхидей определяется совокупностью факторов: погодными условиями, фитогенными, зоогенными и антропогенными воздействиями различного характера и длительности. Важным для популяций клубнеобразующих орхидей является сохранение или появление в результате эндогенных и экзогенных факторов экологического пространства, в котором снижены процессы межвидовой конкуренции, возникающие при незначительных и часто косвенных воздействиях (погодных, антропогенных, зоо- и фитогенных), что обуславливает динамическое равновесие. Устойчивость определяется высокой семенной продуктивностью, активизацией миграционных процессов путем инвазии в более благоприятные микроместообитания.

В целом можно отметить, что для популяций тубероидных орхидей характерна выраженная и активная флюктуационная динамика. Чем меньше длительность онтогенетических периодов (особенно генеративных особей) и онтогенеза в целом, чем меньше способность омолаживаться за счет вегетативных клонов и больше – за счет семенного размножения, тем более динамична популяционная структура в пространстве и времени. При однократных или минимальных антропогенных воздействиях происходит некоторое изменение численности, плотности, пространственного контура популяции, после чего данные показатели восстанавливаются. Однонаправленные изменения в популяциях орхидных могут вызываться как дегрессивно-демутационными процессами, идущими в фитоценозах, так и катастрофическими факторами, включая и антропогенные. Однако сукцессии сообществ часто приводят к исчезновению популяций орхидей.

Для тубероидных видов орхидей динамика пространственного рисунка, сопровождаемая миграциями особей популяции в благоприятные микросайты, является естественным компенсаторным механизмом устойчивости, обеспечивающим динамическое равновесие их популяций.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баталов А. Е. О гемипопуляциях у орхидных // Вестн. Твер. ун-та. Сер. биология и экология. 2007. № 7 (35). С. 30–34.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К., Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с.
- Блинова И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 44 с.
- Блинова И. В. Пространственная структура популяций редких видов орхидей на минеротрофных травяных болотах в центральной части Мурманской области // Экология. 2016. № 3. С. 180–188 [Blinova I. V. Spatial population structure of rare orchid species in rich fens in the central part of Murmansk oblast // Rus. Journ. Ecol. 2016. Vol. 47, N 3. P. 234–240].
- Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683–1695.
- Виноградова Т. Н. Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных растений в природных популяциях орхидных // Бюл. Глав. бот. сада. 2000. Вып. 180. С. 39–46.
- Жукова Л. А., Ермакова И. М., Заугольнова Л. Б. и др. Динамика ценопопуляций растений / отв. ред. Т. И. Себрякова. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 90 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляций *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Популяции в пространстве и времени: мат-лы VIII Всерос. науч. семинара. Вестн. Нижегород. гос. ун-та. Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2005. С. 85–98.
- Казаева М. Т. Эколого-биологические особенности и разнообразие орхидных западного Забайкалья: анализ структуры и состояние генофонда: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 18 с.
- Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Каз. гос. ун-та, 1976. 155 с.
- Мараканова Л. И. Ценопопуляционные характеристики видов рода *Dactylorhiza* в Республике Башкортостан // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. конф. (26–30 сентября 2011 г.). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 294–296.
- Разумовский С. М. Избранные труды. М., 1999. 560 с.
- Реймерс. Н. Ф. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Розенберг Г. С., Краснощеков Г. П. Все врут календари (экологические хронологии). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 177 с.

- Суюндуков И. В., Сабитова А. С. Стратегии жизни *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) на Южном Урале // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат-лы III Всерос. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола; Пушино, 2008. С. 376–377.
- Фардеева Н. Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 18 с.
- Allen T. F., Hoekstra T. W. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology // *J. Vegetation Sci.* 1990. Vol. 1, N 1. P. 5–12.
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. *Spatial point patterns: Methodology and applications with R*. Chapman and Hall; CRC press, 2015.
- Baddeley A., Turner R., van Lieshout M. C. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 8–3. 2005. URL: <http://www.spatstat.org/spatstat>.
- Chung M. Y., Nason J. Spatial demographic and genetic consequences of harvesting within populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii* // *Biol. Conserv.* 2007. Vol. 137. P. 125–137.
- Diggle P. J. A kernel method for smoothing point process data // *J. Royal Statistical Soc. Ser. C. Applied Statistics.* 1985. Vol. 34, N 2. P. 138–147.
- Dodd M. *Anacamptis morio* population variability in time and space // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. науч. конф., Санкт-Петербург, 2011. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 148–153.
- Fardeeva M. B. Some patterns of spatial-ontogenetic structure in populations of tuber orchids // *Contemporary Problems of Ecology.* Vol. 9, N 5. 2016. P. 1–10.
- Illian J., Pettinen A., Stoyan H., Stoyan D. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Wiley-Interscience, 2008. 560 p.
- Jacquemyn H., Wiegand T., Vandepitte K. Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula* // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97, N 4. P. 206–216.
- Law R., Illian J., Burslem D., Gratzer G., Gunatilleke C., Gunatilleke I. Ecological information from spatial patterns of plants: Insights from point process theory: Scientific review // *Ibid.* 2009. Vol. 97, N 4. P. 616–628.
- Light M., MacConaill M. Appearance and Disappearance of a weedy orchid, *Epipactis Helleborine* // *Folia Geobotanica.* 2006. Vol. 41, N 1. P. 77–93.
- R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2006.
- Ripley B. D. *Modelling spatial patterns* // *J. Royal Statistical Soc. Ser. B.* 1977. Vol. 39. P. 172–212.
- Stoyan D., Stoyan H. *Fractals, Random Shapes and Point Fields: Methods of Geometrical Statistics*. John Wiley and Sons, 1994. 406 p.
- Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. *Orchids of Russia and Adjacent Countries (Within the Borders of Former USSR)*. Liechtenstein: A. R. G. Gantner Verlag Ruggell, 2008. 690 p.
- Whittaker R. H., Lewin A. S. The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theor. Pop. Biol.* 1977. Vol. 12, N 2. P. 117–139.
- Wiegand T., Moloney K. *Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology*. Chapman and Hall; CRC press, 2013.
- Willems J. H., Blinova I., Tromp K. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic areas in Europe: Murmansk Region and the Netherlands. II. Population fitness // *J. Eur. Orch.* 2003. Vol. 35, N 2. P. 327–342.

## Features of Spatial and Temporal Dynamics of Populations of Tuberoid Orchids

M. B. FARDEEVA, N. A. CHIZHIKOVA

*Kazan Federal University  
420008, Kazan, Kremlevskaya str., 18  
E-mail: orchis@inbox.ru*

The features of the long-term fluctuational dynamics of the populations of tuberoid orchids (*Neottianthe cucullata* and *Dactylorhiza incarnata*) growing in various phytocoenotic and climatic conditions are presented as the realization of the mechanism of population stability under conditions of a heterogeneous habitat. The work shows ability of populations to take advantage of microsites favorable for their existence, the conditions in which are determined by the temporal dynamics of climatic factors, the abiotic environment and interspecific interactions. It is established that the unidirectional dynamics of the populations of tuberoid orchids, determined by demutative-digressive successions in plant communities under the combined effect of abiotic, biotic and anthropogenic impacts, leads not only to a decrease in abundance and density, but also to the destruction of the spatial distribution and the population life stage structure. The relationship between species abundance and climatic factors is assessed using a correlation coefficient which is significant for adult reproductive plants of forest species (*N. cucullata*) and for juvenile plants of meadow species (*D. incarnata*).

**Key words:** spatial and age structure, fluctuational and directional dynamics, microlocus, microhabitat, migration.