

УДК 581.55+519.24

## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L.

М.Б. Фардеева, Н.А. Чижикова, О.В. Красильникова

### Аннотация

Проанализированы динамика численности, онтогенетической структуры и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в различных условиях произрастания и антропогенного воздействия (оползней, осыпей, эрозии, периодических пожаров, рекреации), определены некоторые механизмы устойчивости вида. Выявлены морфометрические показатели клонов-куртин, образующихся в процессе онтогенеза в генеративном состоянии *C. calceolus*. Анализ внутривидовых взаимоотношений проведен на основе ценопопуляционной базы данных с помощью электронных карт и программного пакета spatstat, где были рассчитаны статистики взаиморасположения особей *C. calceolus* разных классов (онтогенетические группы, куртины). В 75% изученных популяций взаимное размещение клонов-куртин с особями не приступившими к формированию куртины, носит случайный характер. Как правило, такие закономерности наблюдаются в благоприятных условиях стабильных склонов. В условиях интенсивно идущих оползней и осыпей (25% ценопопуляций) распределение носит ярко выраженный контагиозный характер.

**Ключевые слова:** *Cypripedium calceolus* L., ценопопуляция, онтогенетическая и пространственно-возрастная структура, клоны-куртины, функция Рипли.

### Введение

В связи с ростом антропогенного воздействия на растительный покров проблема охраны редких видов растений носит весьма актуальный характер. Вследствие специфичных биоэкологических особенностей (симбиоз с грибами, специализация опыления, крайне мелкие без эндосперма семена, декоративность, необходимость для развития особых экологических условий, сложность жизненного цикла) орхидные представляют собой уязвимую группу растений. При мониторинге редких видов применяют методы популяционной экологии с определением основных популяционных параметров: численности, плотности, возрастной, виталитетной и пространственной структур их динамики в различных условиях произрастания и антропогенного воздействия и т. д. В Республике Татарстан (РТ) в рамках ведения «Красной Книги РТ» ведутся исследования многолетней динамики популяций некоторых редких видов орхидей [1]. Тем не менее работы по изучению пространственной и пространственно-возрастной структуры популяций сравнительно редки.

Под пространственной структурой понимается характер распределения особей и их группировок в пространстве, анализ которого является одним из более

сложных вопросов популяционной экологии растений. Распределение зависит, с одной стороны, от внешних условий, с другой – от биологических особенностей вида и особей, составляющих популяцию, от способов размножения, распространения и вегетативной подвижности видов. Демографическая, или возрастная, структура ценопопуляций растений характеризуется обычно одним из двух способов: соотношением онтогенетических групп либо групп по календарному возрасту, которые тесно взаимосвязаны друг с другом. Как правило, определить календарный возраст у растений, особенно травянистых, бывает крайне сложно, поэтому при анализе возрастной структуры ценопопуляций давно используют принцип разграничения особей на онтогенетические группы, впервые использованный Т.А. Работновым [2]. Онтогенетическое состояние есть мера биологического возраста, оцениваемая по индикаторным признакам [3], поэтому во многих работах понятие возрастного состояния используют как синоним онтогенетического, подразумевая стадии онтогенеза. В процессе онтогенеза, проходя ряд онтогенетических (возрастных) состояний, особи приобретают специфические черты: увеличиваются размеры, количество метамеров или побегов надземных и подземных органов; увеличивается эффективность использования ресурсов и влияния на окружающую среду; иногда изменяется даже тип биоморфы растения, а также могут изменяться конкурентные возможности особей. Исследования пространственной структуры популяции с учетом онтогенетических групп позволяют выявить закономерности распределения разных онтогенетических групп и проследить пространственные изменения популяции в процессе онтогенеза слагающих ее особей. Мы предполагаем, что в основе пространственной структуры популяции лежат биологические особенности жизненных форм, на которые накладывается гетерогенность среды. В этом случае именно жизненная форма будет определять пространственное размещение особей в ценопопуляционных локусах небольшого размера. Изменение типа пространственной структуры, характерного для той или иной жизненной формы, говорит о нарушениях состояния популяции.

Таким образом, под пространственно-возрастной, или, по сути, пространственно-онтогенетической, структурой ценопопуляции понимается распределение онтогенетических групп вида на занимаемом пространстве, ограниченном размерами ценопопуляционного локуса. Это распределение обусловлено внутривидовыми, межвидовыми и абиотическими условиями среды или эндогенным и экзогенным взаимодействием [4].

## 1. Материалы и методы

Объектом исследований был выбран короткокорневищный вид орхидей *Cypripedium calceolus* L. (венерин башмачок настоящий). Материал был собран в мае – июле 1988–2009 гг., в различных условиях произрастания и природопользования. Исследования проведены в Высокогорском, Верхнеуслонском, Камско-Устьинском, Пестречинском районах РТ. В целом было исследовано 8 ценопопуляций. Для анализа возрастной и пространственной структур ценопопуляций *C. calceolus* были использованы следующие методы:

1) геоботанические описания растительных сообществ по общепринятым методикам [5];

2) картирование ценопопуляций в полевых условиях в период вегетации орхидных. Площадки закладывались с ориентировкой по сторонам света (нижний левый угол соответствует юго-западному направлению). При картировании особей *C. calceolus* отмечалось и их онтогенетическое состояние. Возрастные группы выделялись на основе онтогенеза изучаемого вида [6]: ювенильные (j), иматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), средние генеративные (g2), старые генеративные (g3), сенильные (s). Координаты площадок и особей были переведены в электронный формат, на их основе была составлена популяционная база данных и построены электронные карты;

3) анализ возрастной структуры и ее динамики проводился с помощью: а) базового спектра (на основе средних значений относительной численности особей каждой возрастной группы в процентах), б) коэффициента вариации численности особей CN (в процентах), в) индекса возрастности популяции  $\Delta$ , г) индекса восстановления  $I_v$ , д) индекса замещения  $I_z$ , энергетической эффективности  $\omega$  [7–9]; состояние ценопопуляций определялось по совокупности параметров и в сравнении онтогенетических спектров с характерными спектрами жизненных форм, предложенных Л.Б. Заугольной [3], и классифицировалось как *оптимальное, пессимальное и критическое*;

4) анализ внутривидового размещения особей (или побегов) разных онтогенетических групп с помощью  $K$ -функции Рипли, реализованной в пакете Spatstat [10] языка статистического программирования R [11]. Значение  $K(r)$  функции Рипли для некоторого радиуса  $r$  пропорционально среднему числу особей, находящихся на расстоянии  $r$  от случайно выбранной особи. Функция Рипли вычислялась для всех особей каждой ценопопуляции без разделения на онтогенетические группы; кросс-функции для прегенеративной и генеративной групп; для всех особей с разделением на онтогенетические группы и клоны-куртины. Графически функцию Рипли представляли в виде функции  $L(r) - r$ , так как в случае полной пространственной случайности (CSR – complete spatial randomness)  $L_{CSR}(r) - r = 0$  при любых расстояниях  $r$ , при этом  $L(r)$  вычисляется как:  $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$ . Для определения значимости отклонений  $L(r)$  функции Рипли от  $L_{CSR}(r)$  функции Рипли, соответствующей случайному пространственному распределению особей, использован метод симуляций Монте-Карло. Данная техника находит коридор принятия гипотезы о случайности наблюдаемого пространственного размещения особей. Если график функции выше коридора значений – отмечается агрегация, если ниже – размещение особей принимается равномерным. Описание метода также можно найти в работах [12, 13]. Создавались также карты-схемы локальной плотности областей (здесь под плотностью понимается число особей, приходящихся на единицу площади). Радиус ядерной функции взят равным 0.2–1 м.

## 2. Результаты

**2.1. Динамика численности и онтогенетической структуры *Cypripedium calceolus* L.** Анализ 20-летней динамики численности *C. calceolus* позволил оценить степень варьирования численности (CN%). Оказалось, что в 25% изученных ценопопуляций отмечается умеренная, в 50% – большая и в 25% – очень

большая степень изменчивости численности во времени. Мелкомасштабные флюктуации численности и возрастной структуры вызваны в большей степени экзогенными факторами. Менее существенными для *C. calceolus* являются климатические характеристики года, более существенными – периодические пожары, оползни, осыпи и эрозия почвы. После пожаров численность резко снижается, через 2–3 года восстанавливается в результате семенного возобновления, сразу увеличивается доля ювенильных и имматурных особей в онтогенетическом спектре. Только оползни, осыпи и эрозия почвы часто вызывают необратимые процессы снижения численности редких видов корневищных орхидей. Но и после них возникают волны возобновления, обусловленные вегетативным размножением и разрастанием клонов-куртин, соответствующим генеративным особям. В основном динамика численности и возрастной структуры связана с циклическими процессами, подобные колебания, обусловленные вегетативным либо семенным возобновлением, позволяют ценопопуляциям сохранять свои свойства в условиях непрерывно меняющейся среды. Только для одной из исследованных ценопопуляций *C. calceolus* (д. Кошачово) из-за продолжающейся активности осыпей и эрозии почвы в условиях низкой освещенности были отмечены необратимые изменения. Возрастная (онтогенетическая) структура перешла в неполночленную, практически сразу выпали ювенильные особи, популяция в течение 20 лет периодически снижала численность, такая ценопопуляция находится в сукцессивном состоянии. Данные представлены в табл. 1.

Анализ онтогенетических спектров ценопопуляций *C. calceolus* показал, что в течение ряда лет (1988–2008) ЦП имеют в основном полночленную структуру, правосторонний тип с преобладанием виргинильных и генеративных особей, что в целом характерно для корневищных видов со сложным онтогенезом и неполным омоложением. Можно сказать, что онтогенетический спектр по годам в различных ценопопуляциях *C. calceolus* и, соответственно, в разных условиях произрастания является одним из наиболее стабильных популяционных параметров.

Базовые спектры ценопопуляций *C. calceolus* за 1994 г. и 2007 г. практически однотипны (рис. 1), имеют также правосторонний (центрированный) тип, с преобладанием виргинильных и генеративных групп особей. Это обусловлено вегетативным разрастанием корневища в генеративной стадии *C. calceolus*, которое ведет к образованию куртины с 3–10 побегами, состоящей из виргинильных и генеративных побегов. Доля ювенильных и имматурных особей всегда небольшая, они появляются только в результате семенного возобновления и зависят от микоризообразующих грибов.

В целом состояние большинства исследованных ЦП *C. calceolus* (75% от всех популяций) за 15–20 лет практически не изменилось и характеризуется как оптимальное: процессы возобновления не нарушены; численность резко не сократилась и даже возрастает; присутствует как семенное, так и вегетативное размножение в генеративной стадии. Исключение составили две популяции (25% от общего числа изученных), испытывающие воздействия поверхностной водной эрозии и постоянного осыпания склонов: ЦП8 (Верхний Услон) находилась в критическом состоянии с 1998 г. по 2003 г. и ЦП7 (д. Кошачово) – в пессимальном

Табл. 1

Местонахождение, тип воздействия и динамика численности ЦП *C. calceolus* L.

№ ЦП и местонахождение	Тип воздействия	Динамика численности/ полночленность онтогенетической структуры				Современное состояние и возрастность
		1988– 1992 гг.	1993– 1998 гг.	1999– 2003 гг.	2004– 2009 гг.	
ЦП1, ООПТ «Семиозерский лес», склон северо-запад- ной экспози- ции	Активно идущие оползневые процессы, замусорива- ние	85/ полно- членная	142/ полно- членная	161/ полно- членная	152/ полно- членная	Опти- мальное, зреющая
ЦП2, ООПТ «Семиозерский лес», склон юго-западной экспозиции	Слабо идущие оползни, периодические низовые пожары, рекреация	37/ не- полно- членная	59/ полно- членная	93/ полно- членная	122/ полно- членная	опти- мальное, зреющая
ЦП3, ПП «Горный со- сняк», склон юго-западной экспозиции (середина)	Слабая рек- реация	0	0	81/ полно- членная	88/ полно- членная	опти- мальное, молодая
ЦП4, ПП «Горный со- сняк», склон юго-западной экспозиции (верхняя часть)	Слабая рекреация	0	0	137/ полно- членная	141/ полно- членная	опти- мальное, молодая
ЦП5, ПП «Лабьшкин- ские горы», склон западной экспозиции	Периодиче- ские низовые пожары, сла- бые оползни	0	78/ полно- членная	91/ полно- членная	108/ полно- членная	опти- мальное, зреющая
ЦП6, ПП «Горный со- сняк», подош- ва склона	Слабая рекреация	0	0	181/ полно- членная	194/ полно- членная	опти- мальное, молодая
ЦП7, д. Кошачево, склон оврага северо- восточной экс- позиции	Осыпи, ин- тенсивная водная эро- зия, рекреа- ция	22/ не- полно- членная	22/ не- полно- членная	27/ не- полно- членная	25/ не- полно- членная	песси- мальное, зреющая
ЦП8, (овраг за с. Верхний Услон), вдоль ручья	Осыпи, ин- тенсивная водная эрозия	47/не- полно- членная	61/ полно- членная	51/не- полно- членная	Смьта вешни- ми водами ручья	крити- ческое, зреющая

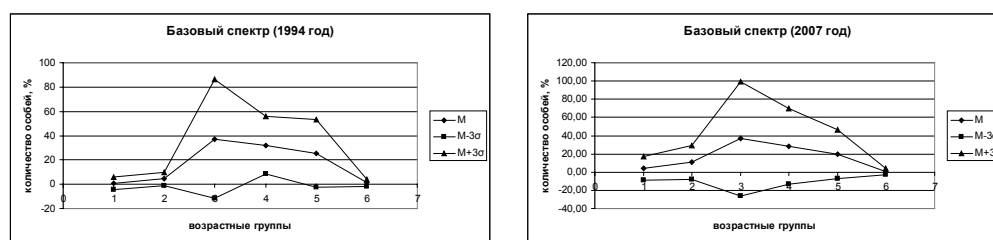


Рис. 1. Базовые спектры *Cypripedium calceolus* L. (1 – ювенильные; 2 – имматурные; 3 – виргинильные; 4 – молодые генеративные; 5 – средние и старые генеративные; 6 – сецильные); центральная кривая – средние значения относительной численности особей каждой возрастной группы в процентах (M); верхняя и нижняя кривые – коридор варьирования относительной численности, которая заключается в пределах  $M \pm 3\sigma$  [5]

состоянии с 1988 г. по 2008 г. В ЦП7 на протяжении 20 лет преобладает группа взрослых вегетативных особей, которые представляют собой временно нецветущие генеративные особи, угнетены процессы роста, цветения и развития, что вызвано сочетанием очень низкой освещенности с активно действующими экзогенными процессами.

**2.2. Морфометрические параметры клонов-куртин в ценопопуляциях *Cypripedium calceolus* L.** По Т.М. Быченко [14], в генеративном состоянии *Cypripedium macranthon* Sw. наблюдается ди- и монохазильное ветвление корневища с образованием 5–6 побегов, которые формируют куртину. Похожее строение имеют и генеративные особи *Cypripedium calceolus* L. Т. Куль [15] подобные образования *C. calceolus* называет клонами. Визуально нами выделялись 3 типа клонов-куртин: kv (куртины только с вегетативными побегами), kgv (куртины с вегетативными и генеративными побегами), kg (куртины только с генеративными побегами). Поскольку башмачок настоящий – это вид с неполным омоложением, вегетативное размножение с образованием куртин обычно начинается в генеративном состоянии. Поэтому куртины, соответствующие молодому либо средневозрастному генеративному состоянию и состоящие из генеративных и частично вегетативных побегов либо только из генеративных имели семенное происхождение. Куртины, состоящие только из вегетативных побегов, по нашему предположению возникают вегетативным способом из старых куртин, путем их распада, либо в результате механического повреждения. Нами измерялся диаметр куртин, число виргинильных и генеративных побегов, их соотношение. Анализируя численность куртин, можно отметить их присутствие во всех исследуемых ЦП, что обусловлено типом онтогенеза. В целом численность куртин в ЦП варьирует от 11 до 31 штук, их плотность – от 0.12 до 0.3 на 1 м<sup>2</sup>, диаметр – от 0.18 до 0.35 м, число побегов в куртине – от 3 до 10. Только в ЦП7 (д. Коцаково), где отмечается осыпание, эрозия, низкая освещенность, встречено 2 куртины, размером 0.10 и 0.18 м, соответственно состоящих из 3 и 5 побегов.

В зрелых ценопопуляциях преобладают куртины, состоящие из генеративных побегов (kg) или смешанные (kgv). Напротив, в молодых ЦП в основном преобладают вегетативные (kv) и смешанные (kgv) куртины. Во всех куртинах,

как генеративных, так и смешанных (ООПТ «Семиозерский лес»), приуроченных к участкам с интенсивно идущими оползневыми процессами, преобладают генеративные побеги, доля вегетативных в них незначительна (5–20%). Часто куртины располагаются близко друг к другу, что обусловлено, по-видимому, распадом старых куртин и формированием вегетативным способом новых. По данным Т. Куль [16], хорошо ограниченные клоны-куртины имеют семенное происхождение, тогда как близко расположенные, являются результатом партикуляции старых куртин. В куртинах ценопопуляций, приуроченных к стабильным участкам, где не отмечается оползней, осыпей и эрозии, преобладают виргинильные побеги, доля генеративных составляет 20–40%. Интенсивное вегетативное размножение, приводящее к неполному омоложению и образованию клона-куртины, характерно для всех исследуемых ЦП, однако доля вегетативных клонов больше в молодых ценопопуляциях (ПП «Горный сосняк»).

Численность куртин, как и их размеры часто обусловлены активизацией экзогенных процессов. На оползневых участках встречается больше куртин, также они имеют и больший размер (ЦП1 и ЦП2 – 1-я оползневая ступень; ЦП4 – внутриоползневой откос). Однако самые крупные по диаметру клоны-куртины (0.3–0.35 м) отмечались на участках с периодическими пожарами (ЦП2), что обусловлено накоплением элементов минерального питания. 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. Таким образом, основным механизмом устойчивости вида в условиях подвижного субстрата и в меньшей степени в условиях периодических пожаров является интенсификация вегетативного размножения. На участках с периодическими (раз в 4–5 лет) низовыми пожарами чаще увеличивается доля ювенильных и иматурных особей семенного происхождения, которая может составить 15–20%. Осыпи и эрозия, вызванная поверхностными водами, часто наносят необратимый ущерб местообитанию, приводя ценопопуляцию к пессимальному состоянию (ЦП7, д. Кошкаково) либо к полному ее уничтожению (ЦП8, с. Верхний Услон, была полностью смыта внешними водами ручья в 2003 г.).

**2.3. Анализ пространственно-онтогенетической структуры на основе функции Рипли для ЦП *Cypripedium calceolus* L.** Пространственная структура популяций вида, произрастающих в разных местообитаниях, в деталях будет отличаться друг от друга, но особенности биоморфы, по-видимому, будут определять общую специфику распределения особей в пространстве. *C. calceolus* отличается от большинства короткокорневищных орхидей формированием клонов-куртин, состоящих из 3–7 побегов, по сути такая куртина будет представлять собой агрегацию I порядка диаметра 0.18–0.35 м.

В целом пространственная структура ценопопуляций *C. calceolus* без учета онтогенетических групп имеет клинально-контагиозный тип [17, 18], это связано с тем, что большинство исследованных ценопопуляций башмачка располагается на склоновых участках. Подобные участки в результате оползней или эрозии частично освобождены от конкурентов, что дает возможность *C. calceolus*

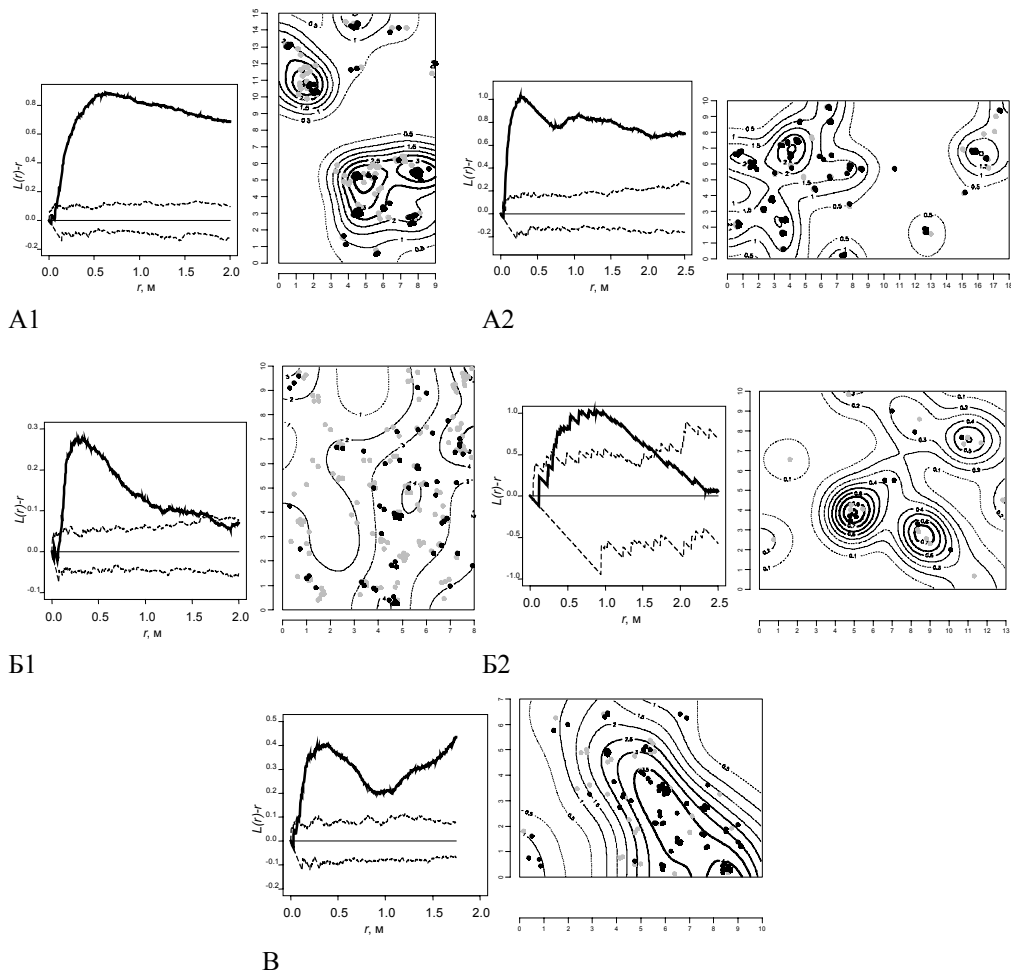


Рис. 2. Типы поведения функции Рипли в ЦП *C. calceolus* без разделения на онтогенетические группы и карты-схемы локальной плотности (серые точки – генеративные особи, черные – прегенеративные): А – выраженные протяженные скопления (агрегации II порядка радиуса 3–4 м), состоящие из близко расположенных агрегаций I порядка; Б – выраженные агрегации радиуса до 0.3–0.5 м, расположенные случайно; В – агрегации I порядка радиуса 0.3–0.5 м с тенденцией к регулярному размещению

формировать ценопопуляционные локусы повышенной плотности, когда на 100–200 м<sup>2</sup> отмечается от 30 до 200 особей. На лесных несклоновых участках, где преобладают вегетативно-подвижные виды трав, *C. calceolus* на маршруте в 1 км отмечается рассеянно, 1–3 особи – на 100 м<sup>2</sup>, в этом случае пространственное распределение ценопопуляции носит диффузный характер. В целом это обусловлено стратегией вида – фитоценоотического пациента, избегающего мощных конкурентов. На склоновых участках плотность скоплений постепенно увеличивается вниз по склону – больше влажности, более устойчивый грунт. В верхней части оползневого склона (надоползневой откос, рис. 2, карта А1, ЦП1), где грунта почти не осталось, отмечаются отдельные куртины (агрегации I порядка) размера 0.18–0.20 м, удаленные друг от друга участками полностью нарушенного грунта.



Во всех ЦП можно выделить наличие агрегаций I порядка радиуса 0.3–0.5 м, об этом свидетельствует на графиках первый пик функции Рипли (рис. 2–4). В зрелых ЦП (ООПТ «Семиозерский лес») на оползневых склонах поведение (нестационарность) функции Рипли свидетельствует также о наличии выраженных более протяженных скоплений, которые можно назвать агрегациями II порядка, состоящими из близко расположенных агрегаций I порядка (рис. 2, А1, А2). Чаще всего такие агрегации образуются из-за близко расположенных 4–7 куртин и однопобеговых генеративных и прегенеративных особей. По-видимому, агрегации II порядка радиуса 3–4 м возникают при резком перепаде экологических условий. По нашим наблюдениям таким перепадом является снижение интенсивности оползневых процессов, где на стабильных участках разрастаются сильные конкуренты – *Convallaria majalis*, *Carex rhizina*, *Orthilia secunda* (в хвойно-широколиственных лесах) и *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Laser trilobum* (в широколиственных лесах).

В благоприятных условиях стабильных склонов на территории ООПТ «Горный сосняк», формируются агрегации I порядка радиуса около 0.3–0.5 м, что соответствует часто отдельным клонам, случайно размещенным в пространстве (рис. 2, Б1, Б2). При наличии слабо идущих экзогенных процессов (оползень) мелкие куртины (0.3–0.5 м) вместе с однопобеговыми прегенеративными и генеративными особями имеют тенденцию к регулярному размещению на расстоянии около 1.5 м относительно друг друга (рис. 2, В1).

При анализе пространственного размещения прегенеративных особей ( $j$ ,  $im$ ,  $v$ ) были выделены 2 типа пространственного размещения и 3 подтипа микроструктуры (рис. 3, табл. 2).

В условиях интенсивно идущих оползневых процессов (ЦП1 и ЦП2) на территории зрелых ценопопуляций большая часть куртин состоит из генеративных побегов, прегенеративных побегов мало, их доля незначительна и представлена отдельными особями семенного происхождения. Тем не менее клоны-куртины могут формировать агрегации II порядка радиуса до 3–4 м. В более благоприятных условиях местообитания небольшие куртины из прегенеративных побегов, видимо, вегетативного происхождения либо прегенеративные особи семенного происхождения размещаются случайно.

При анализе пространственного размещения генеративных особей ( $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$ ) было выявлено 2 типа пространственной структуры и 4 подтипа микроструктуры (рис. 4, табл. 3).

В целом распределение генеративных особей имеет агрегативный характер, обусловленный биологическими особенностями вида и онтогенеза, когда в генеративной стадии начинается процесс разрастания корневища и формирования клона-куртины, именно этот процесс отмечен в результате пространственного анализа. Редко размещение генеративных особей носит случайный характер, что можно наблюдать в молодых ценопопуляциях либо ценопопуляциях с преобладанием семенного размножения. В этом случае большая часть генеративных особей представлена одиночными побегами, куртины еще только начинают формироваться, они небольшие

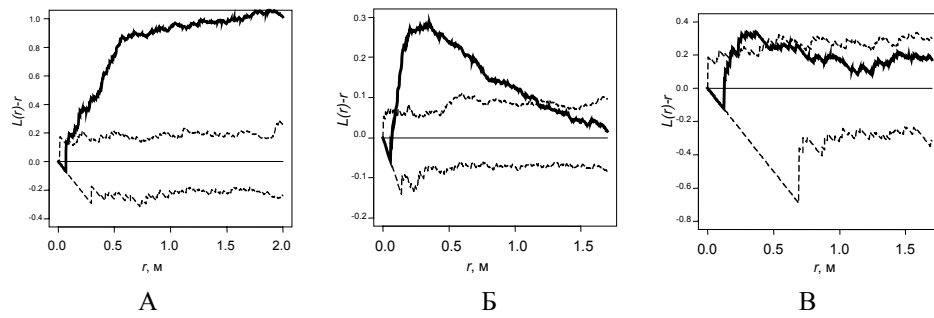


Рис. 3. Типы поведения функции Рипли в ЦП *C. calceolus* для прегенеративных особей: А – постепенное увеличение плотности; Б – агрегативное распределение, формируется агрегация I порядка радиуса 0.3–0.6 м, затем они распределяются случайно; В – преимущественно случайное размещение особей

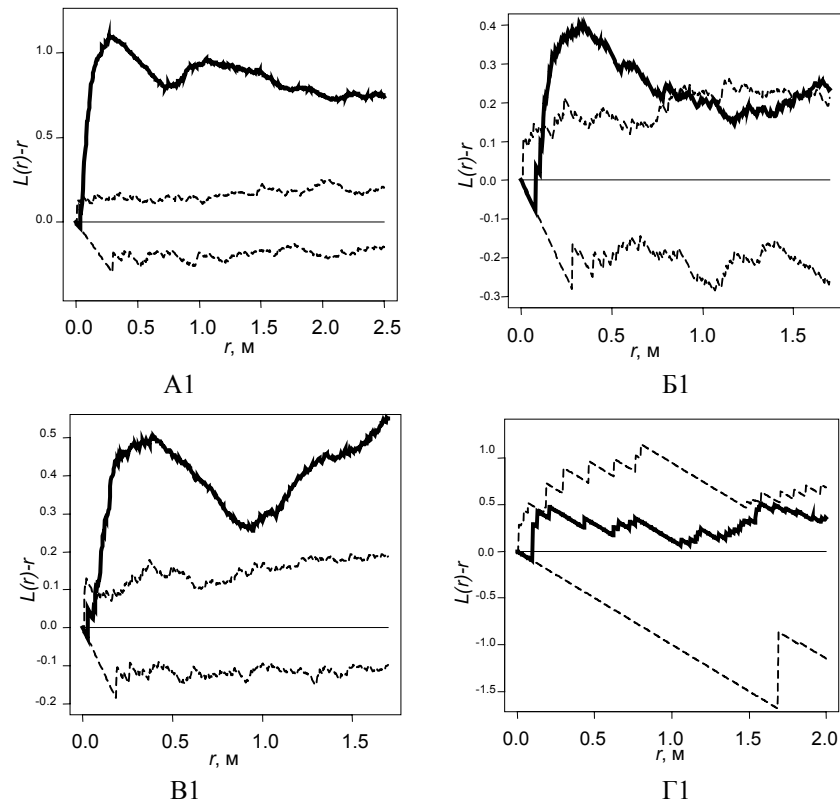


Рис. 4. Типы поведения функции Рипли в ЦП *C. calceolus* для генеративных особей: А – постепенное увеличение плотности; Б – наличие выраженных агрегаций радиуса 0.5 м; В – наличие выраженных агрегаций I порядка радиуса 0.5 м (клон), образующих агрегацию II порядка радиуса 1.5–1.6 м; Г – случайное размещение

Табл. 2

## Типы пространственной структуры прегенеративных особей

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры прегенеративных особей	Тип растительной ассоциации
1. Клинально-контагиозный, характеризуется формированием скоплений с постепенным изменением числа и размеров скоплений	1. Выраженные протяженные скопления (агрегации II порядка радиуса 3–4 м), состоящие из близко расположенных агрегаций I порядка (рис. 3, подтип А)	1. ЦП1. Склон северо-западной экспозиции (сосняк с елью и липой корневищноосоковый), ЦП2 Склон юго-западной экспозиции (сосняк с березой и елью ландышево-коревещноосоковый)
	2. Мелкие агрегации I порядка радиуса 0.3–0.5 м, (иногда соответствуют одному вегетативному клонкуртине), затем распределение прегенеративных особей носит случайный характер (рис. 3, подтип Б)	2. ЦП3. Склон юго-западной экспозиции (липняк с сосной ландышево-орляковый), ЦП4. Склон юго-западной экспозиции (сосняк орляковый), ЦП6 Подошва склона (липняк снытевый с подростом сосны)
2. Преимущественно случайное размещение особей	3. Скоплений не образуется, распределение прегенеративных особей носит случайный характер (рис. 3, подтип В)	3. ЦП5. Склон западной экспозиции (липняк с березой и сосной лазурниковый), ЦП7. Склон северо-восточной экспозиции (дубрава с липой и кленом снытево-пролесниковая)

Табл. 3

## Типы пространственной структуры генеративных особей

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры генеративных особей	Тип растительной ассоциации
1. Клинально-контагиозный, характеризуется формированием скоплений с постепенным изменением числа и размеров скоплений	1. Выраженные протяженные скопления (агрегации II порядка радиуса 3–4 м), состоящие из близко расположенных агрегаций I порядка (рис. 4, подтип А)	1. ЦП1. Склон северо-западной экспозиции (сосняк с елью и липой корневищноосоковый)
	2. Мелкие агрегации I порядка радиуса 0.3–0.5 м (которые представляют собой клоны-куртины), размещающиеся случайно (рис. 4, подтип Б)	2. ЦП2. Склон юго-западной экспозиции (сосняк с березой и елью ландышево-корневищноосоковый). 3. ЦП6. Подошва склона (липняк снытевый с подростом сосны)
	3. Агрегации I порядка радиуса 0.3–0.5 м (в результате скопления клонов-куртин и отдельно стоящих особей), стремятся к регулярному размещению (рис. 4, подтип В)	4. ЦП5. Склон западной экспозиции (липняк с березой и сосной лазурниковый)
2. Случайное распределение	4. Скопления отсутствуют, распределение генеративных особей носит случайный характер (рис. 4, подтип Г)	5. ЦП3. Склон юго-западной экспозиции (липняк с сосной ландышево-орляковый, ООПТ «Горный сосняк»)

Табл. 4

## Типы пространственной структуры взаиморасположения особей и куртин

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры	Тип растительной ассоциации
1. Контагиозный	1. Первоначально случайное размещение особей и куртин на расстояниях 0.3–0.5 м, с последующим формированием крупных агрегаций II порядка радиуса более 1 м (рис. 5, подтип А1, Б1, В1)	1. ЦП1. Склон северо-западной экспозиции (сосняк с елью и липой корневищноосоковый) 2. ЦП2 Склон юго-западной экспозиции (сосняк с березой и елью ландышево-корневищноосоковый)
2. Случайный	2. Случайное размещение особей и клонов (А2, Б2, В2)	3. ЦП3 Склон юго-западной экспозиции (липняк с сосной ландышево-орляковый) 4. ЦП4 Склон юго-западной экспозиции (сосняк орляковый) 5. ЦП5 Склон западной экспозиции (опушка липняка с березой и сосной лазурниковый) 6. ЦП6 Подошва склона (липняк снытевый с подростом сосны)

Был проведен также анализ взаимного пространственного размещения куртин и однопобеговых прегенеративных и генеративных особей семенного происхождения (табл. 4). По данным Т. Куль [14], клоны-куртины, которые возникают вегетативным способом после распада старых, расположены близко друг к другу, поэтому даже при пространственном анализе с помощью функции Рипли выделить отдельные клоны не удастся, они образуют скопления радиуса более 1 м (рис. 5, А1, Б1, В1, ЦП1 и ЦП2). 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 онтогенетической группы носит случайный характер (рис. 5, А2, Б2, В2).

При анализе распределения генеративных особей с клонами в 90% случаев отмечается случайное размещение особей и куртин (рис. 5, В2). И только в условиях интенсификации оползневых процессов особи и куртины могут объединяться в агрегации радиуса более 1 м (рис. 5, В1).

### 3. Выводы

Анализ 20-летней динамики численности *C. calceolus* позволил оценить степень варьирования численности. Оказалось, что в 25% изученных ценопопуляций отмечается умеренная, в 50% – большая и в 25% – очень большая степень изменчивости численности во времени.

Мелкомасштабные флюктуации численности и онтогенетической структуры вызваны экзогенными факторами, менее существенными для *C. calceolus* являются климатические характеристики года, более существенными – периодические пожары, оползни, осыпи и эрозия почвы.

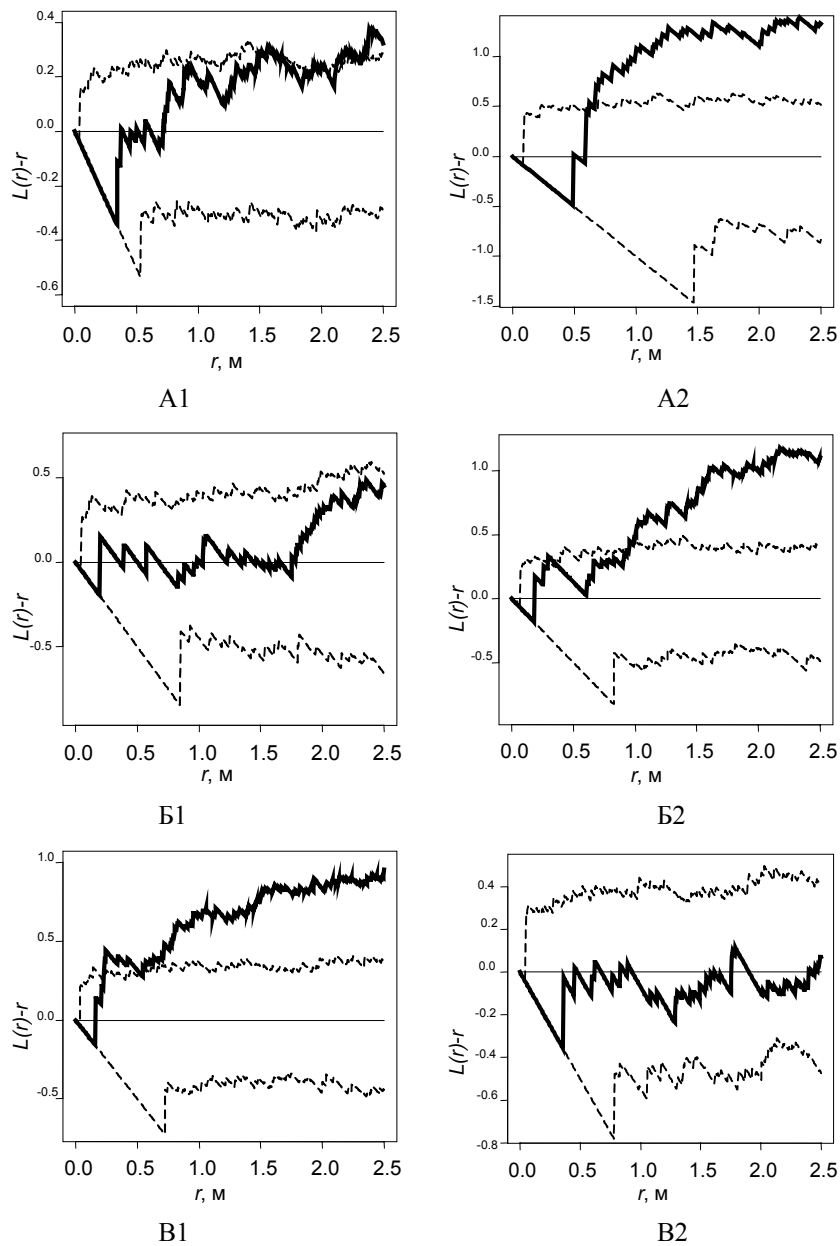


Рис. 5. Поведение функции Рипли для типов взаимного размещения клонов-куртин с прегенеративными и генеративными особями *C. calceolus*: А – взаимное размещение иматурных особей и куртин, Б – виргинильных особей и куртин, В – генеративных особей и куртин

Более стабильной популяционной характеристикой независимо от климатических условий и антропогенных воздействий является онтогенетическая структура и возрастной (онтогенетический) спектр.

В экстремальных ситуациях, вызванных оползевыми процессами и пожарами, для закрепления на территории местообитания у *C. calceolus* начинается

разрастание куртин и увеличение числа клонов, таким образом, основным механизмом устойчивости в условиях подвижного субстрата является интенсификация вегетативного размножения, после пожаров – увеличение семенного возобновления.

При пространственном анализе без учета онтогенетических групп или при взаимном распределении прегенеративных и генеративных особей в 75% случаях выделяются агрегации радиуса 0.3–0.5 м, соответствующие одному клону-куртине, что обусловлено биологическими особенностями онтогенеза и жизненной формы.

В редких случаях, формируются выраженные протяженные скопления, которые можно назвать агрегациями II порядка, состоящими из близко расположенных агрегаций I порядка. Это обусловлено, с одной стороны, вегетативным распадом старых клонов (близко расположенных куртин), а с другой – постепенным формированием ценопопуляционного локуса в виде крупной агрегации, ограниченной гетерогенностью среды.

При анализе общего распределения клонов-куртин и их же с генеративными и прегенеративными особями, не приступившими к формированию куртины, в 75% случаев распределение случайное. Как правило, такие закономерности наблюдаются в благоприятных условиях стабильных склонов. В условиях интенсивно идущих оползней и осыпей (в 25% случаев) распределение носит ярко выраженный контагиозный характер.

### Summary

*M.B. Fardeeva, N.A. Chizhikova, O.V. Krasilnikova. Long-Term Dynamics of Ontogenetic and Spatial Structure in *Cypripedium calceolus* L. Cenopopulations.*

Dynamics of population, ontogenetic structure and the state of *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations were analyzed for different growing conditions and different types of anthropogenic impact such as landslips, screes, erosion, periodic fires, and recreations. Some mechanisms of the species resistance were determined. Morphometric characteristics of clone clumps formed in the process of ontogenesis of the *Cypripedium calceolus* L. generative state were revealed. Intrapopulation relations were analyzed on the basis of the population database using the Spatstat program package for calculating statistics for the distribution of different classes of *C. calceolus* (ontogenetic groups and clumps). Generative and pre-generative individuals were found to be dispersed randomly in 80% of populations that corresponded mostly to the conditions of stable slopes. In habitats with intense landslips and screes (20%) spatial structure of populations is very contagious.

**Key words:** *Cypripedium calceolus* L., cenopopulation, ontogenetic and age-spatial structure, clones, Ripley's function.

### Литература

1. Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Методы и критерии оценки состояния популяций редких видов орхидных на примере *Cypripedium calceolus* L. // Мониторинг. – 1998. – № 3. – С. 36–42
2. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // ТР БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. – Л., 1950. – Вып. 6 – С. 7–204
3. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. – СПб., 1994. – 70 с.

4. 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.
5. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 382 с.
6. Фардеева М.Б. Онтогенез *Cypripedium calceolus* L. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – 2002. – С. 114–120.
7. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 214 с.
8. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 132 с.
9. Животовский А.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
10. 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. – 2005. – URL: <http://www.spatstat.org/spatstat>, свободный.
11. Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // J. Appl. Probab. – 1976. – V. 13. – P. 255–266.
12. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Корчебокова О.В. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей // Вестн. Твер. ун-та. Сер. «Биология и экология». – 2007. – № 78 (36). – С. 172–177
13. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2008. – Т. 150, кн. 4. – С. 226–240.
14. Быченко Т.М. Онтогенез башмачка крупноцветкового (*Cypripedium macranthon* Sw.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – 2004. – С. 95–100.
15. Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecol. – 1999. – V. 87. – P. 913–924.
16. Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats // Abstracta Botanica. – 2006. – V. 19. – P. 95–104
17. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
18. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 1997. – 316 с.

Поступила в редакцию  
23.03.10

---

**Фардеева Марина Борисовна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [orchis@inbox.ru](mailto:orchis@inbox.ru)

**Чижикова Нелли Александровна** – кандидат биологических наук, ассистент кафедры моделирования экосистем Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [chizhikova\\_n@rambler.ru](mailto:chizhikova_n@rambler.ru)

**Красильникова Ольга Владимировна** – младший научный сотрудник Института проблем экологии и недропользования Академии Наук Республики Татарстан, г. Казань.