

Некоторые закономерности пространственно-онтогенетической структуры в популяциях клубнеобразующих орхидей

М. Б. ФАРДЕЕВА

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

Статья поступила 31.08.15

Принята к печати 29.02.16

АННОТАЦИЯ

На основе картирования, построения электронных карт с применением “точечных процессов”, функции Рипли и парно-корреляционной функции выявлена динамика численности, плотности и размеры агрегаций в популяциях тубероидных орхидей. Определено, что в оптимальных для вида экологических условиях в популяциях преобладает дискретный и дискретно-континуальный тип пространственной структуры – формируются достаточно четко ограниченные агрегации I порядка (радиусом 0,45–0,75 м) и II порядка (радиусом 1,2–2,5 м) на площади от 3 до 7,5 м². При этом особенности пространственного рисунка определяются генеративными особями, с которыми связан “эффект группы”. Данные микролокусы характеризуются полночленной онтогенетической структурой и могут рассматриваться как элементарные популяции. Распределяясь в пространстве случайным образом, они формируют более крупные агрегации III и IV порядков, характер границ которых обычно континуальный. С ухудшением экологических условий агрегаций высших порядков не образуется, а случайное распределение особей и неполночленная онтогенетическая структура микролокусов является индикатором критического состояния популяции.

Ключевые слова: пространственно-онтогенетическая структура, микролокусы, агрегации, дискретный и дискретно-континуальный типы.

Одной из сложных теоретических и практических задач сохранения биоразнообразия является определение “выживаемости популяции того или иного вида в состоянии, обеспечивающем сохранение ее жизненной силы и возможности эволюционного становления адаптаций” [Soule, 1986]. Для оценки стабильности экосистем предлагается определять жизнеспособность “индикаторных”, или ключевых видов, играющих в экосистемах роль

критических, лимитирующих факторов. По М. Soule [1986], к ним относятся: виды-средообразователи, определяющие специфику состава и структуры экосистем; виды-мутуалисты, способствующие воспроизводству и расселению других видов; хищники или паразиты, регулирующие численность других видов; виды, ценные для человека; редкие виды, разнообразие которых обеспечивает устойчивое функционирование сообщества.

Для сохранения редких видов растений одним из важных аспектов является определение площади, на которой вид может существовать и развиваться достаточно долго, и определенного пространственного рисунка, способствующего поддержанию стабильности популяции. Однако вопрос о закономерностях пространственной структуры популяций до сих пор остается недостаточно изученным. Исследование особенностей пространственного распределения растений требует применения специальных математических методов, используемых в зарубежных и отечественных работах [Greig-Smith, 1961; Ripley, 1977; Galiano, 1982; Haase, 1995; Pélissier, Goreaug, 2001; Brzosko, 2002; Wiegand et al., 2007; Czarnecka, 2008; Dodd, 2011; Фрей, 1967; Василевич, 1969; Любарский 1976; Заугольнова, 1994; Жукова и др., 2006; Фардеева и др., 2009].

Пространственное распределение зависит от внешних экологических условий, но не в меньшей степени и от биологических особенностей вида (способов его размножения, типа биоморфы, ее размеров, характера и направленности нарастания побегов, вегетативной подвижности и т. д.) и состояния особей (возраста, жизнеспособности), составляющих популяцию. Очевидно, что пространственная структура популяций вида, произрастающего в разных местообитаниях, отличаясь в деталях, сохраняет общую специфику распределения особей в пространстве, которая, как правило, определяется особенностями биоморфы.

Концепция популяционных узоров (мозаик) [Whittaker, Levin, 1977; The mosaic-cycle..., 1991] основывается на детальном изучении пространственной структуры популяций растений и животных. Как отмечает О. В. Смирнова [2004] "к сожалению, в публикациях, посвященных популяционным мозаикам, нет указаний, к единицам какого ранга приложимо это понятие" и предполагает, что исследователи рассматривают популяционные узоры как характерный признак элементарных популяций. Элементарная популяция, по ее определению, состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве.

Как нам представляется, рисунок (pattern) пространственного распределения элементов популяции, обусловленный экологическими взаимодействиями эндогенного и экзогенного характера (разного направления, интенсивности, длительности), обеспечивает наилучшее удержание и использование популяцией территории, что необходимо для относительно долговременного ее существования в конкретном биоценозе. В своих исследованиях мы пытались ответить на ряд вопросов: 1) что является первичной причиной (или основой) "рисунка" пространственного размещения тех или иных элементов популяции – биолого-экологические особенности вида и его жизненной формы или эколого-фитоценотические особенности местообитания? 2) в каких масштабах пространства будет превалировать та или иная причина? 3) как распределяются в пространстве разные онтогенетические группы, какие из них являются основой пространственного "рисунка"? Таким образом, цель исследований: выявить общие и специфические особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций тубероидных орхидей для дальнейшего их мониторинга. Для этого решались следующие задачи: 1) проанализировать особенности пространственного распределения особей разных онтогенетических групп в различных эколого-фитоценотических и климатических условиях; 2) определить закономерности динамики пространственной структуры популяций, их численности и плотности в оптимальных, пессимальных и критических условиях произрастания; 3) представить информативные критерии оценки состояния популяций тубероидных орхидей на основе выявленных закономерностей пространственно-онтогенетической структуры.

Для того чтобы ответить на поставленные вопросы, осуществить цель и задачи исследований, необходимо рассматривать пространственную структуру не только как пространственное размещение всей совокупности особей популяции, а как иерархическую систему пространственных мозаик (рисунков) разных онтогенетических групп. В процессе онтогенеза и морфогенеза особи появляются новые морфологические особенности – увеличиваются размеры растения, преобразуют-

ся подземные и надземные органы, при этом, особи начинают занимать все большее пространство, увеличиваются в биомассе, становятся более конкурентоспособными, иногда приобретают возможность размножаться и разрастаться вегетативно.

В этом случае целесообразно пространственную структуру рассматривать как пространственно-онтогенетическую (или пространственно-возрастную), под которой нами понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Алгоритм наших исследований сводился к следующему: метапопуляции рассматриваются в объеме ландшафтных районов, локальные популяции определяются в объеме урочищ, фитоценоотические популяции – в пределах фации [Сочава, 1979], а микролокусы или популяционные локусы – в объеме микросайта (микроместообитание) [Naveh, Lieberman, 1984]. Границы локальных и фитоценоотических популяций в естественных условиях континуальны и трудно определяемы, а популяционные локусы небольшого размера 1–10 м² можно выделить и закартировать. Масштаб временной динамики популяционных локусов – сезонно-флюктуационный, фитоценоотических и локальных популяций – онтогенетический, а метапопуляций – сукцессионный.

На пространстве, занимаемом микролокусом, условия абиотической среды, фито-, зоо- и антропогенные факторы остаются более или менее однородными, и пространственное распределение особей определяются в основном эндогенными факторами, т. е. особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием особей и в целом самой жизненной формой растения. Пространственно-онтогенетическая структура на уровне популяционного локуса в границах микросайта рассматривается как микроструктура, а пространственная структура фитоценоотических популяций или ценопопуляций – как макроструктура популяции.

Изучение пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций клубнеобра-

зующих орхидей проводили на основе картирования всех онтогенетических групп вида в границах пробных площадей 25–200 м². Началом координат для площадей выбран их юго-западный угол. С 1992 по 2012 г. изучено более 60 ценопопуляций. Картографический и описательный материал структурирован в виде электронной популяционной базы данных [Сертификат № 2013620622, 2013]. Для характеристики точечных паттернов (point pattern) индивидов растений и их групп, у которых определены местоположения, использовали метод построения K -функции Рипли [Ripley, 1977]. По отклонению ее значений $K(r)$, вычисленных на исследуемой точечной мозаике, от значений $K_{CSR}(r)$, ожидаемых при пространственной случайности, можно судить о пространственной кластеризации или регулярности наблюдаемого расположения особей для данного радиуса. Превышение функции $K(r)$ над $K_{CSR}(r)$ свидетельствует о стремлении особей образовывать скопления (агрегации); если же кривая функции $K(r)$ проходит ниже значений $K_{CSR}(r)$, то это свидетельствует о регулярности расположения точек или их разрежении. Для уточнения размеров скоплений использовали парную корреляционную функцию (PCF), вычисляемую на основе K -функции Рипли [Wiegand, Moloney, 2004]. K -функция Рипли и PCF вычислялись в среде R с помощью пакета SPATSTAT [Baddeley, Turner, 2005]. Программное обеспечение, используемое в работе, разработано на кафедре математического моделирования экосистем Института экологии и природопользования Казанского (Приволжского) федерального университета доцентом Н. А. Чижиковой.

Клубнеобразующие растения (tuberous plant) – сборная группа, объединяющая травянистые растения с надземными и подземными клубнями на стебле, корнях, на столонах и корневищах [Жмылев и др., 2005]. Изучаемые нами виды – *Orchis militaris* L., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – имеют клубни стеблекорневого происхождения – тубероиды – “tuberoid” (термин R. Dressler [1981]). Жизненная форма

таких видов орхидей определяется как геофит [Raunkiaer, 1934], клубневой розеточный многолетник [Смирнова, 1990], вегетативный однолетник со стеблекорневым тубероидом [Татаренко, 1996; Vakhrameeva et al., 2008]. К оригинальным особенностям онтогенеза орхидных относится подземное прорастание семян, последующее их развитие в контакте с микоризным грибом, формирование подземного проростка, который называют протокормом, развивающегося под землей 2–4 года [Burgeff, 1932]. Поскольку у клубневых орхидей преобладает семенное размножение, в их популяциях преимущественно встречаются генеты (genets). Специфика развития пространственной организации вегетативного тела тубероидных орхидей происходит по моноцентрическому типу. К моноцентрическим биоморфам относятся вегетативно неподвижные и малоподвижные виды – стержнекорневые, луковичные, клубневые травы, большинство деревьев и дерновинные травы, для которых характерно наличие одного четко выраженного центра воздействия на среду – сосредоточения корней, побегов и почек возобновления [Смирнова и др., 1976].

Онтогенетические группы орхидных определяются преимущественно по морфологическим признакам – размер, число листьев, число жилок, размер клубня, число корней, число цветков, плодов и т. д. Выделяют следующие онтогенетические группы: прегенеративные – ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v); генеративные – (g), подразделяющиеся на молодые – g1, зрелые – g2 и старые – g3; постгенеративные – сенильные (s), которые встречаются крайне редко, так как многие особи орхидей отмирают сразу после последнего цветения [Vakhrameeva et al., 2008].

К биологическим особенностям клубнеобразующих орхидей относится “маятниковый” тип нарастания побегов [Блинова, 1996, 2008]. При “маятниковом” механизме роста новый побег через два года занимает пространство прежнего, т. е. развитие всей системы связано с одним и тем же, практически неизменяемым в процессе онтогенеза, местом в растительном сообществе. По оценке устойчивости растений к различным антропогенным факторам, изучаемые виды орхидей относят-

ся к малоустойчивым [Вахрамеева и др., 1997]; по типу жизненной стратегии – к стресс-толерантным видам, иногда, при ослаблении конкуренции, – к стресс-толерантно-реактивным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально для анализа общих закономерностей пространственно-онтогенетической структуры популяций *N. cucullata*, *D. incarnata*, *D. fuchsii*, *P. bifolia*, *O. militaris*, однократно и многократно закартированных в различных экологических условиях, использовали $K(r)$ -функцию Рипли. Онтогенетические (возрастные) спектры ценопопуляций (ЦП) разных видов тубероидных орхидей брали однотипными, с высокой долей прегенеративных особей; их возрастная структура являлась полночленной. Это позволило провести пространственный анализ разных онтогенетических групп, при этом рассматривалось их взаимное пространственное расположение относительно друг друга: j–im; j–v; j–g1; j–g2; j–s; im–v; im–g1; im–g2; im–s; v–g1; v–g2; g1–g2.

Общей закономерностью пространственного распределения клубневых орхидей в размерах популяционных локусов является образование выраженных скоплений – дискретных микролокусов I порядка радиусом 0,2–1,2 м. Иногда более мелкие дискретные скопления растений, распределяясь случайно в радиусе 0,5–1,5 м, формируют крупные дискретные агрегации II–III порядков радиусом 1,5–3 (5) м. Всевозможные сочетания прегенеративных групп в 100 % случаев формируют скопления; генеративные особи, как и вся совокупность особей, в 90 % случаев имеют контактиозный тип пространственной структуры. Пространственная макроструктура популяций тубероидных орхидей в основном имеет клинально-контактиозный тип, с увеличением плотности особей по градиенту того или иного экологического фактора (влажности, освещенности и др.); редко отмечается случайное распределение, а микроструктура микролокусов имеет дискретный, континуально-дискретный и дискретно-континуальный типы, редко – континуальный (рис. 1).

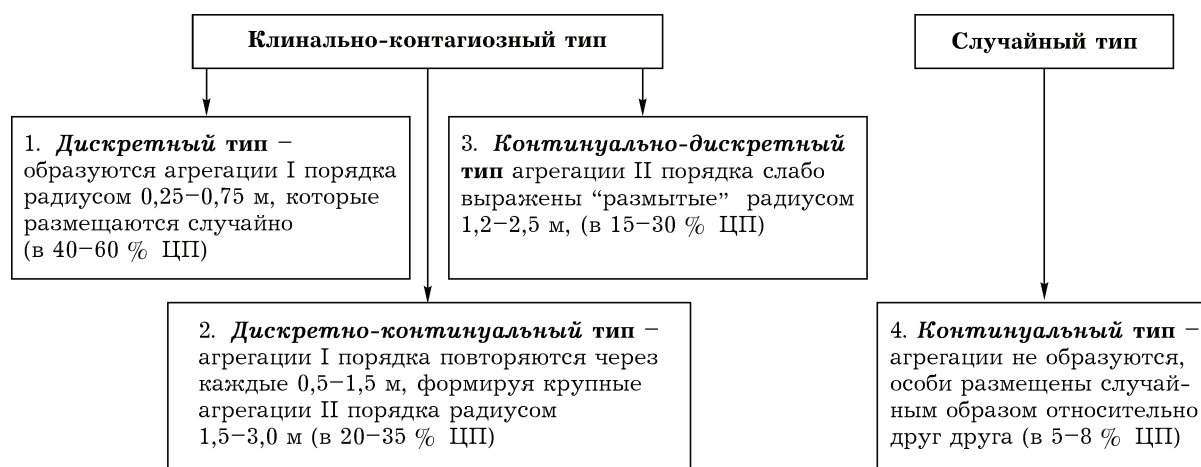


Рис. 1. Типы пространственной структуры популяций клубнеобразующих орхидей

Для выяснения закономерностей пространственно-онтогенетической структуры ЦП их местообитания подразделены на три группы: 1 – оптимальные, в которых из-за разреженности травостоя межвидовая конкуренция снижена (низкотравные, иногда солонцеватые луга, лесные опушки и поляны, окраины болот, реже карбонатные склоны и участки после низового пожара); 2 – пессимальные, в которых в ходе демулационных сукцессий (лесо- и луговосстановление), возрастает конкуренция орхидей с лесным или луговым разнотравьем или местообитания подвержены периодическому и незначительному антропогенному воздействию (редкий прогон скота, склоновые процессы и др.); 3 – критические, в которых эколого-ценотические условия, либо кардинально изменяются в результате интенсификации антропогенных воздействий (выпас, рекреация, почвенная эрозия, сенокосение и др.). Для уточнения размеров агрегаций особей в ЦП тубероидных орхидей использовалась парная корреляционная функция РСФ (рис. 2).

В оптимальных условиях для изученных видов характерно формирование агрегаций разного радиуса – от 0,45 до 0,75 м, с максимальной численностью в скоплениях до 17–40 особей (средняя численность – 4,3–19,5 особей). Агрегации I порядка могут повторяться через каждые 0,5–1,5 м; распределяясь в пространстве случайно, они формируют выраженные агрегации II порядка радиусом до 2,5 м, такой тип микроструктуры популяционных локусов определяется как

дискретно-континуальный. В случае присутствия между скоплениями единичных особей формируются невыраженные или “размытые” агрегации II порядка, такой тип микроструктуры характеризуется как континуально-дискретный (см. рис. 2).

В пессимальных условиях размеры агрегаций I порядка уменьшаются до 0,25–0,35 м, при этом максимальная численность растений достигает 4–8 особей (средняя – 2,5–3,4 ос.). Агрегации II порядка в пессимальных условиях образуются крайне редко, преобладает дискретная пространственная микроструктура. В совокупном размещении всех особей ЦП *O. militaris*, *P. bifolia*, *D. fuchsia*, *D. incarnata*, *N. cucullata* редко образуются популяционные локусы пониженной плотности (0,5–2,3 ос./м²), в которых пространственная структура имеет случайный тип распределения. Это отмечается во вторичных сообществах, по лесным опушкам, вдоль тропинок, просек и по дорожным отвалам, а также в годы с неблагоприятными климатическими условиями, когда происходит общее снижение численности и плотности растений и, по-видимому, переход большей части особей в состояние вторичного покоя.

Более детально пространственное распределение прегенеративных и генеративных групп особей и их взаиморасположение, а также динамика их численности и плотности в оптимальных и пессимальных условиях представлены на примере *O. militaris* и *D. incarnata* (рис. 3, 4).

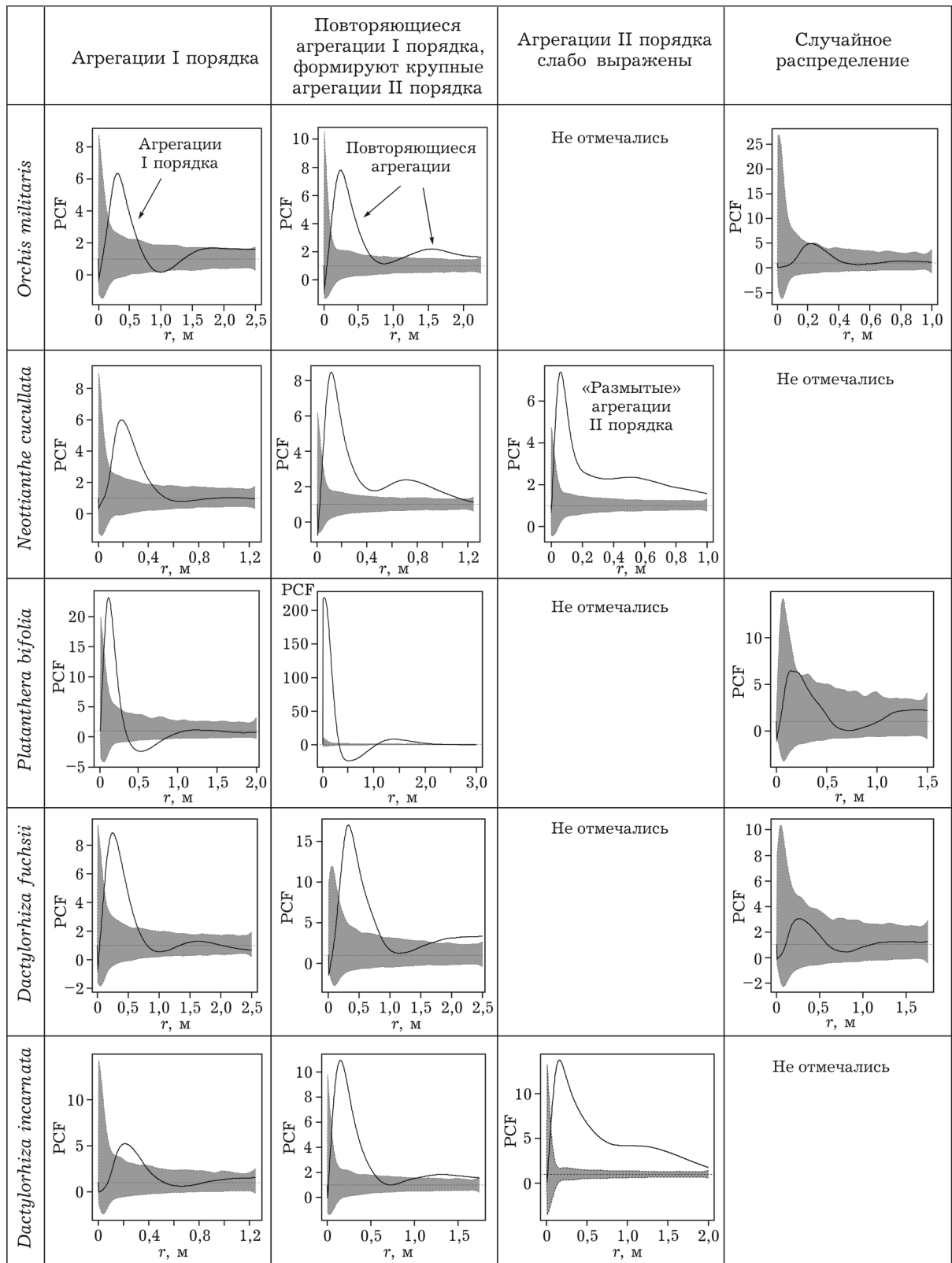


Рис. 2. Типы поведения корреляционной функции (PCF) в ЦП орхидных при взаимном размещении особей без разделения на онтогенетические группы

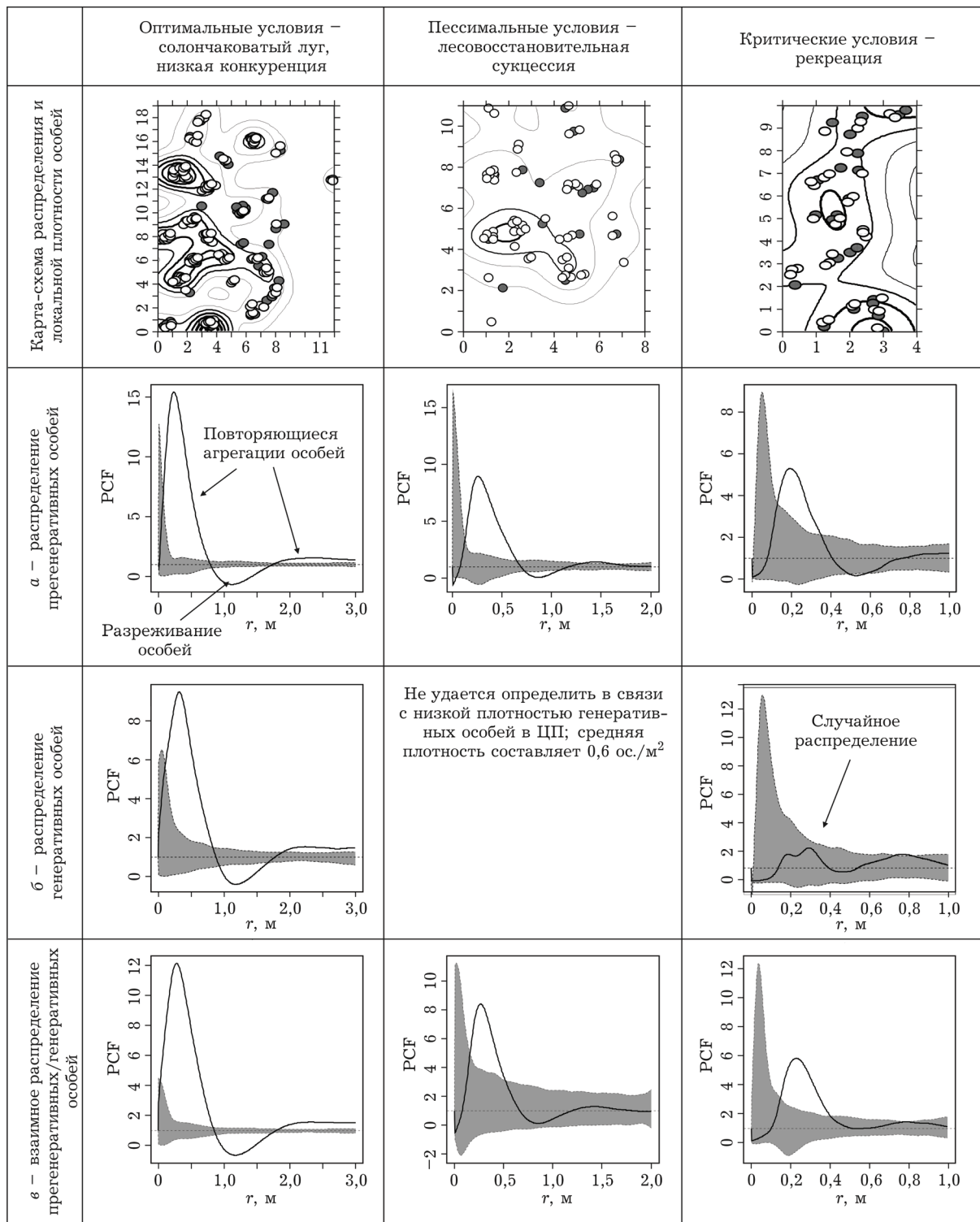


Рис. 3. Типы поведения функции PCF в ЦП *O. militaris*: карты-схемы локальной плотности разновозрастных особей (белые точки – прегенеративные особи, черные – генеративные) и взаимное распределение особей в пространстве: *a* – прегенеративных особей; *b* – генеративных особей; *в* – генеративных и прегенеративных особей

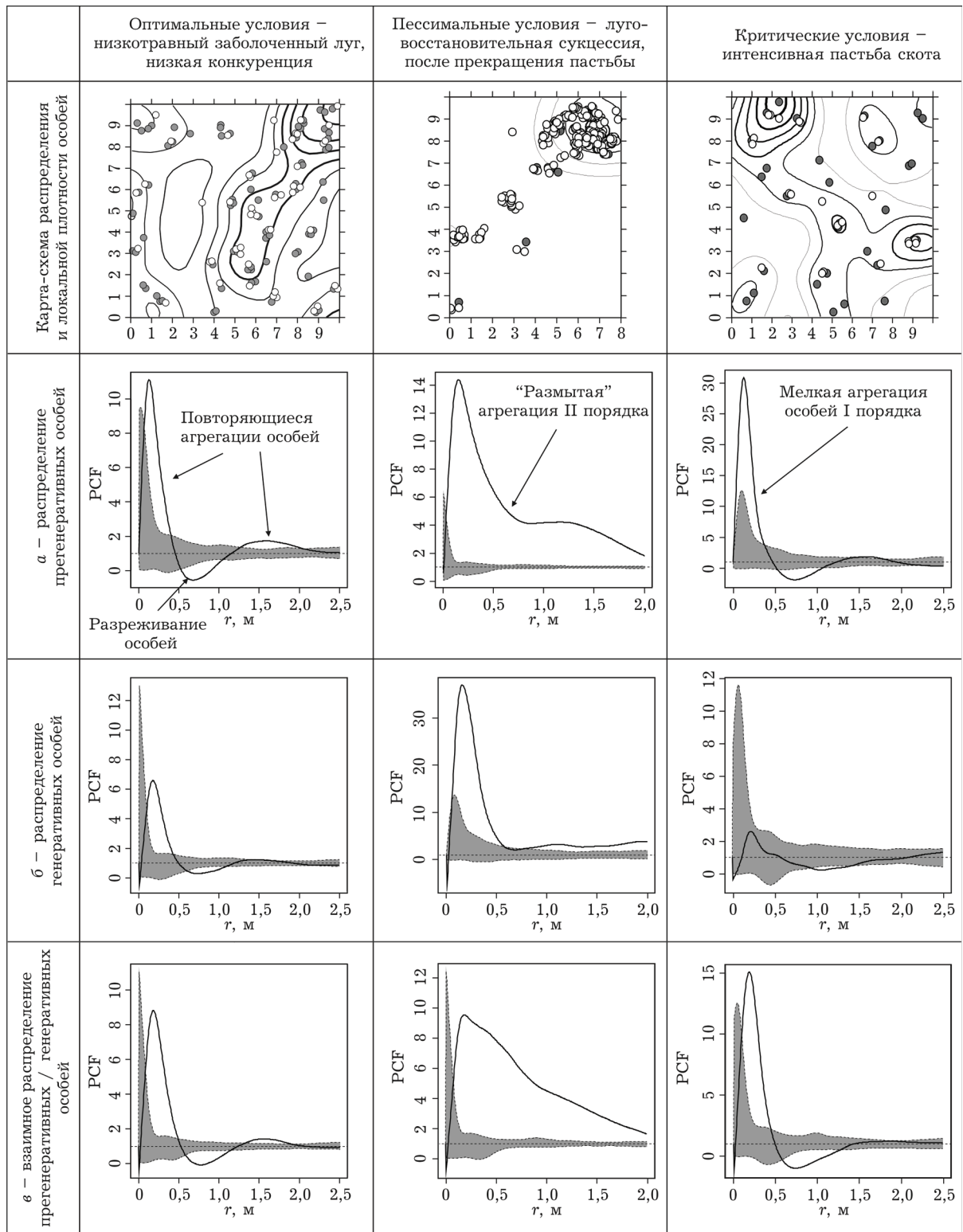


Рис. 4. Типы поведения функции PCF в ЦП *D. incarnata*: карты-схемы локальной плотности разновозрастных особей (белые точки – прегенеративные особи, черные – генеративные) и взаимное распределение особей в пространстве: а – прегенеративных особей; б – генеративных особей; в – генеративных и прегенеративных особей

В критических условиях в ЦП *O. militaris* (при рекреации или прогоне скота, см. рис. 3) и в ЦП *D. incarnata* (при постоянном выпасе или сенокосении, см. рис. 4) происходит резкое уменьшение размеров агрегаций I порядка. Прегенеративные особи *O. militaris* образуют скопления радиусом 0,2–0,3 м, *D. incarnata* – 0,25 м.

Между агрегациями I порядка образуются локусы пониженной плотности радиусом до 2,5–3 м, т. е. возникают микролокусы, где особи единичны либо их нет, и распределение мелких агрегаций носит случайный или разреженный характер. Генеративные особи в ЦП обоих видов вследствие снижения численности и плотности имеют случайное пространственное распределение. При анализе взаимного расположения генеративных и прегенеративных групп выявляется уменьшение размеров скоплений растений до 0,2–0,5 м и формируется дискретная пространственная микроструктура. Крупных агрегаций II порядка не образуется.

Подобные закономерности пространственно-онтогенетической структуры ЦП выявлены для всех исследуемых видов.

Изучение пространственно-онтогенетической структуры ЦП растений невозможно без анализа плотности особей. Хотя колебания численности и плотности в популяциях разных видов орхидей значительны, сам характер колебаний специфичен для видов одной биоморфы и способа размножения. Тип пространственно-онтогенетической структуры (размер, форма, степень дискретности либо континуальности микролокусов) отражает эффективность использования растениями ресурсов в разных эколого-фитоценологических, эдафических и климатических условиях и способствует достижению популяцией оптимальной численности и плотности в этих условиях.

Средние значения численности связаны с площадью микролокусов разного радиуса прямой зависимостью: с увеличением радиуса площади закономерно увеличивается численность особей, при этом кривая численности на графике имеет сглаженный характер. Что касается максимальных значений численности, то с увеличением радиуса площади она увеличивается скачкообразно – кривая численности имеет “ступенчатый” характер (рис. 5).

Более четко локализация растений, которая отражена в поведении функции Рипли и парно-корреляционной функции, проявляется при использовании показателей плотности особей. Для площадей разного радиуса разница абсолютных значений плотности более значительна, чем разница абсолютных значений численности. Значения плотности обратно пропорциональны величине радиуса площади.

На кривой роста максимальной численности, представленной на рис. 5, устойчивые по численности структуры – “ступени” – соответствуют микролокусам пониженной плотности, в которых размещение растений (всей совокупности особей или разных онтогенетических групп) имеет случайный характер (плотность варьирует от 0 до 3,5 ос./м²). Напротив, резкие “подъемы” кривой численности соответствуют образованию локальных плотностей – агрегаций. По сравнению с микролокусами, в которых распределение особей носит случайный характер, в агрегациях на небольшой площади (0,2–1,77 м², радиусом 0,25–0,75 м) плотность увеличивается в 3–10 раз (от 4,5 до 63,1 ос./м²). Эти участки локальной плотности малых радиусов представляют собой дискретные скопления, которые размещаются случайно и формируют дискретно-континуальный характер пространственной структуры.

В оптимальных условиях произрастания ЦП орхидей численность и плотность растений в 2–5 раз выше, чем в пессимальных и критических условиях (различия достоверны при $t_{\text{набл}} > 2$; уровень значимости 0,9). В оптимальных условиях в локусах даже самого небольшого радиуса высокая плотность часто определяется ювенильными особями, вспышки численности которых возникают периодически. В условиях пониженной межвидовой конкуренции, но при лимитирующем воздействии абиотических факторов (пессимальные местообитания), в ЦП отмечается высокая плотность особей, но сильное уменьшение их размеров. Так, для ЦП *O. militaris*, *D. incarnata* и *P. bifolia* при высоких значениях плотности зафиксированы пониженные значения таких параметров, как длина побега, длина кисти, площадь листьев, число цветков.

В целом для пространственной структуры ЦП тубероидных орхидей в оптимальных

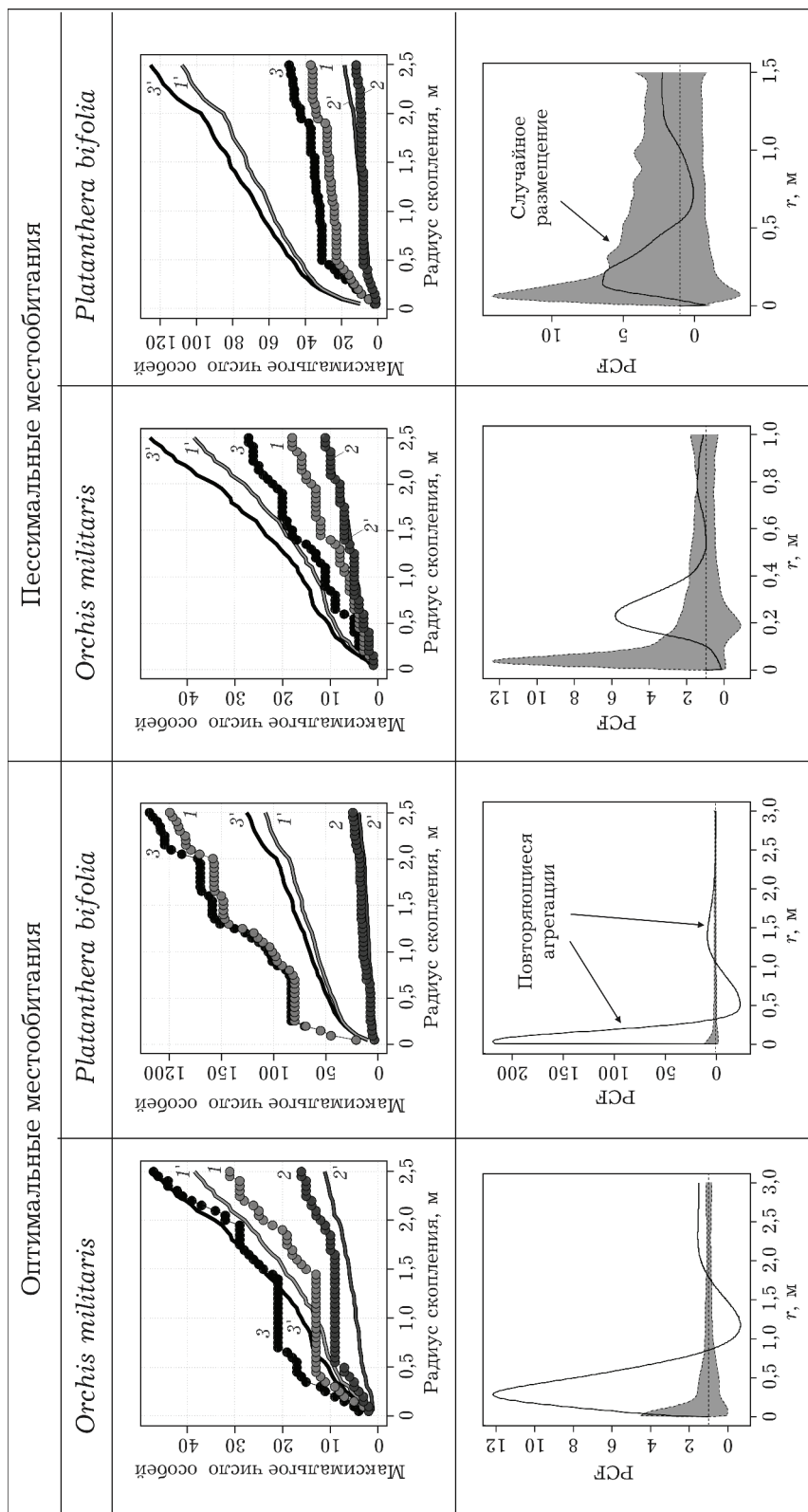


Рис. 5. Динамика численности и поведение функции РСФ в ЦП тубероидных орхидей в оптимальных и пессимальных условиях. Кривые разного цвета: зеленый – прегенеративные; красный – генеративные; черный – все особи; толстые линии – показатели максимальной плотности в конкретных местообитаниях; тонкие линии – средняя максимальная плотность по всем изученным популяциям вида

Средние размеры площади, занимаемой элементарной популяцией, и ее численность у некоторых видов тубероидных орхидей

	<i>Orchis militaris</i>	<i>Neottianthe cucullata</i>	<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>
Размер площади ЭП, м ²	5,9–7,06	2,9–4,3	5,5–7,3	3,5–7,4	3,3–6,8	4,3–7,06
Средняя/максимальная численность	9,9/36	17,8/87	8,9/63	11,3/22	15,1/47	9,1/30

условиях характерен дискретный или дискретно-континуальный тип пространственной структуры, с образованием агрегаций I (радиусом до 1 м) и II, реже III (радиусом до 2–5 м) порядков. Их полночленный онтогенетический (возрастной) спектр выявляется в основном в агрегациях II порядка, часто хорошо ограниченных в пространстве радиусом 1,5–3 м, с несколькими выраженными центрами высокой плотности особей. Агрегации I порядка имеют, как правило, неполночленную онтогенетическую структуру, асинхронны в своем развитии и отражают разные стадии развития ЦП. Пространственный “рисунок” определяется в большей степени генеративными особями, при их плотности не менее 2–4 ос./м². Со взрослыми растениями связана долговременная локализация симбиотических грибов, играющих важную роль в успешном прорастании семян именно тубероидных орхидей [Татаренко, 2007]. Образование скоплений, в которых проявляется “эффект группы”, и случайное их размещение в пространстве увеличивает конкурентоспособность растений и обеспечивает успешное существование вида в сообществе в размерах повторяющихся микролокусов.

В пессимальных и критических условиях у тубероидных орхидей также формируется дискретная пространственная структура, но размеры агрегаций I порядка резко уменьшаются, агрегации II порядка образуются редко, а в критических – вовсе не образуются; при этом онтогенетический спектр агрегаций неполночленный, часто одновозрастной. Характерным является сокращение в первую очередь численности генеративных особей. С ухудшением условий и снижением плотности растений (до 0,3–0,5 ос./м²) размещение как генеративных, так и всей совокупности особей приобретает случайный характер, что служит индикатором угнетенного состояния ЦП.

На основе онтогенетического анализа групп растений в радиусах разного размера рассчитаны минимальные площади скоплений, где возрастной спектр является полночленным. По Л. Б. Заугольной [1994], эти “полночленные скопления, устойчиво существующие и обеспечивающие на занятой территории непрерывный кругооборот поколений” можно назвать “элементарной демографической единицей популяции” или элементарной популяцией. Данные по площадям, занимаемым элементарной популяцией, и ее численности у изученных видов орхидей представлены в таблице. В пессимальных условиях площадь онтогенетически полночленных скоплений у тубероидных орхидей увеличивается, а в критических для растений условиях эту площадь не удастся рассчитать из-за отсутствия тех или иных онтогенетических групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах микросайта пространственная структура ЦП тубероидных орхидей на уровне микролокуса I порядка определяется эндогенными факторами, на уровне микролокуса II порядка – внутривидовой конкуренцией или гетерогенностью среды, при этом в обоих случаях характер границ является дискретным или континуально-дискретным. Подобные микролокусы, распределяясь случайно, формируют более крупные агрегации III и IV порядков, характер границ которых чаще континуальный, обусловленный абиотическими факторами среды и межвидовыми отношениями. Формирование достаточно четко ограниченных в пространстве агрегаций I и II порядка является основной закономерностью пространственной структуры тубероидных орхидей, которая выявляется в микролокусах размером 3,0–7,5 м². Если на

такой площади пространственное размещение особей становится случайным, можно говорить о критическом состоянии популяции. Подобный дискретно-континуальный тип пространственной микроструктуры популяций тубероидных орхидей обусловлен их биологическими особенностями: симбиозом с грибами-микоризообразователями, которые, по видимому, распределяются пятнисто; небольшим радиусом рассеивания семян и прорастанием их только в присутствии грибов (преимущественно рядом с генеративными особями); небольшими размерами самих особей; маятниковым типом нарастания подземных побегов; практически отсутствием вегетативного размножения. Возникающий при этом “эффект группы” увеличивает конкурентоспособность растений – повышает за счет создания особых микроусловий защищенность прегенеративных особей, способствует максимальной концентрации вокруг материнского растения симбиотрофных грибов, обеспечивает онтогенетическую полноценность. В целом пространственно-онтогенетическая структура популяций видоспецифична и по аналогии с онтогенетическим (возрастным) спектром соответствует биолого-экологическим особенностям вида. Она обладает широкими диагностическими возможностями и может быть использована при анализе популяций видов растений со сходным типом онтогенеза, жизненной формы, стратегии, характером размножения и механизмом пространственного роста побегов.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. Т. 39, № 1. С. 28–35.
- Блинова И. В. Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе распространения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 5. С. 69–80.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В., Литвинская С. А., Загульский М. Н., Блинова И. В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Там же. 1997. Т. 102, вып. 4. С. 35–43.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений (иллюстрированный словарь). 2-е изд. М., 2005. 253 с.
- Жукова Л. А., Акшенцев Е. В., Шивцова И. В., Головенкина И. А. Пространственная структура растений разных жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат-лы 2-й Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 248–249.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 90 с.
- Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 155 с.
- Сертификат государственной регистрации базы данных № 2013620622 Пространственно-онтогенетическая структура популяций растений / М. Б. Фардеева, Н. А. Чижикова, Т. В. Рогова, 2013.
- Смирнова Е. С. Морфология побеговых систем орхидных. М., 1990. 208 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–44.
- Смирнова О. В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии // Восточно-европейские леса (История в голоцене и современность). М.: Наука, 2004. С. 16–22.
- Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- 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.
- Фрей Т. Э. О математико-фитоценологических методах классификации растительности: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1967. 37 с.
- 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>
- Brzosko E. Dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fennici. 2002. Vol. 40. P. 243–253.
- Burgeff H. Saprophytismus und Symbiose: Stubien an tropischen Orchideen. Jena: Fischer, 1932. 249 p.
- Czarnecka B. Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects // Ann. Bot. Fennici. 2008. Vol. 45. P. 19–32.
- Dodd M. *Anacamptis morio* population variability in time and space // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Международ. науч. конф., Санкт-Петербург, 2011. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 148–153.
- Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge, 1981. 332 p.
- Galiano E. F. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances // Vegetatio. 1982. N 49. P. 39–43.

- Greig-Smith P. The use of pattern analysis in ecological investigations // *Recent advances in botany*, 2. Toronto, 1961. P. 1354–1358.
- Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's function: introduction and methods of edge correction // *J. Veg. Sci.* 1995. N 6. P. 575–582.
- Pélissier R., Goreaud F. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation // *Ibid.* 2001. N 12. P. 99–108.
- Raunkiaer C. *Type life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, 1934. 632 p.
- Ripley B. D. Modelling spatial patterns // *J. Royal Statistical Soc. Ser. B.* 1977. Vol. 39. P. 172–212.
- Soule M. E. Conservation biology and the “real world” // *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*, Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 1986. P. 1–12.
- The mosaic cycle concept of ecosystem // *Ecological studies. Analysis and synthesis* / ed. H. Remmert. 1991. Vol. 85. 168 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) // *A. R. G. Gantner Verlag K. G.*, 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. A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // *Oikos*. 2004. N 104. P. 209–229.
- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering // *SRI Ecology*. 2007. Vol. 88, 12. P. 3088–3102.
- Naveh Z., Lieberman A. S. *Landscape Ecology: Theory and Application*. New York; Berlin; Heidelberg; Tokyo: Springer-Verlag, 1984. 356 p.

Some Patterns of Spatial-Ontogenetic Structure in Populations of Tuber Orchids

M. B. FARDEEVA

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

Population dynamics, density and aggregation size of tuberoid orchids were identified based on mapping, electronic maps construction with application of “point processes”, Ripley function and pair-correlation function. Discrete and discrete-continuous types of spatial structure dominate in populations in optimal ecological conditions. Bounded aggregations of levels I (radius 0,45–0,75 m) and II (radius 1,2–2,5 m) are formed at 3 to 7,5 m. Spatial pattern depends on generative specimens which are related with “group effect”. The microloci have full ontogenetic structure and may be regarded as elemental populations. They form larger aggregations of levels III and IV with random spatial distribution and continuous bounds. Aggregations of higher level are not formed in worse ecological conditions. Random spatial distribution and incomplete ontogenetic spectrum of microloci are indicators of critical population status.

Key words: Spatial-ontogenetic structure, microloci, aggregations, discrete and discrete-continuous types.