

УДК 582.594.2:575.857

## Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter

Фардеева М. Б.

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
Казань, Республика Татарстан, Россия  
orchis@inbox.ru

Рассмотрены различные методы и их преимущества в изучении пространственной структуры популяций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter в разных условиях, обусловленных климатическими, эколого-фитоценотическими и антропогенными факторами. На основе картирования, трансектного анализа, построения электронных карт с применением «точечных процессов», функции Рипли и парной корреляционной функции выявлена динамика численности, плотности и размеры агрегаций. Определено, что в оптимальных условиях преобладает дискретный и дискретно-континуальный тип пространственной структуры: образуются агрегации I и II порядка высокой плотности, напротив, в критических условиях формируется случайный тип. Для стресс-толерантных орхидей моноцентрической биоморфы характерен «эффект группы», способствующий сохранению потомства и снижению влияния межвидовой конкуренции.

*Ключевые слова:* коэффициент дисперсии, трансектный анализ, пространственно-онтогенетическая структура популяций, агрегации.

### ВВЕДЕНИЕ

После введения новых категорий и критериев IUCN (Red List) большая часть редких и исчезающих российских видов не включена в международный список МСОП из-за отсутствия данных о числе местонахождений, численности, состоянии и площади их популяций (Варлыгина, 2011). Изучение основных параметров состояния и динамики в популяциях редких видов орхидей (Orchidaceae Juss.) необходимы для оценки «жизнеспособности» видов в меняющихся условиях среды и разработки качественного мониторинга.

Под пространственной неоднородностью популяции понимается, в первую очередь, изменение плотности на протяжении площади, занимаемой популяцией. Изучая популяцию (ценопопуляцию) в различных фитоценозах, границы которой, как правило, размыты и сложно определяемы, исследователь картирует учетную площадку, рассматривая области высокой и низкой плотности – ценопопуляционные локусы, границы которых часто хорошо определяются. В основе неоднородности плотности лежат как условия абиотической и биотической среды, так и внутривидовые процессы, обусловленные эколого-биологическими особенностями видов, выраженные в разной степени (Pélissier et al, 2001). Потому следует с осторожностью использовать данный подход из-за фундаментальной двойственности между гетерогенностью внешнего процесса, формирующего пространственную неоднородность популяции, и контактичностью, связанной с биолого-экологическими особенностями вида. В некоторых случаях сложно отличить гетерогенность от контактичности, так как оба процесса порождают варьирование плотности элементов популяции в пространстве (Василевич, 1969). Л. Б. Заугольнова (1976, 1982, 1994) рассматривает пространственную структуру ценопопуляций как результат взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов. К эндогенным взаимодействиям относятся особенности роста и размножения особей, тип биоморфы (моноцентрический, явнополицентрический и

неявнополицентрический), а также возрастное развитие, жизненность и фитогенный эффект. К экзогенным – средообразующее влияние других видов, микроусловия, зоогенные и антропогенные факторы.

Пространственная структура имеет большое значение в функционировании популяций, так как способствует эффективному использованию среды растениями. Определенный тип распределения элементов популяции (особей, побегов, парциальных кустов, клонов и так далее), по сути, отражает эффективный тип использования занятой видом территории, способствующий снижению либо увеличению тех или иных интерференций – взаимосвязей и взаимовлияний (термин «интерференция» предложен Дж. Харпером) (Harper, 1977). К наиболее значимым из них относятся конкуренция и неконкурентное средообразование (Миркин и др., 2001). С одной стороны, пространственное распределение и, соответственно, взаимосвязи, возникающие при этом, способствуют снижению конкуренции (межвидовой и внутривидовой), влияния аллелопатии, отрицательного средообразования (например, прорастание семян светолюбивых деревьев осуществляется преимущественно в «окнах» древесного полога). С другой, напротив, увеличивают положительные взаимодействия: улучшают средообразующий эффект эдификаторов, защитный эффект растений-«нянь» или растений-«посредников», способствуя улучшению связей с теми или иными консортами (опылителями и агентами распространения семян); облегчают связи с симбионтами (скопления грибов-микоризообразователей, азотофиксирующих бактерий); способствуют формированию скоплений особей вида для поддержания «эффекта группы» (что важно, как подчеркивает Ю. А. Злобин, 1996, на первых стадиях развития, где сообитание ускоряет образование микоризы и ризосферы растений) и так далее.

Таким образом, рисунок (pattern) пространственного распределения элементов популяции, обусловленный взаимодействиями различного характера (направления, интенсивности, длительности), способствует наилучшему удержанию, использованию территории и обеспечивает относительно долговременное существование вида в ценозе.

В данной статье остановимся на анализе пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляционных локусов, составляющих популяционную систему ценопопуляций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, произрастающих в разных фитоценозах, в оптимальных, пессимальных и критических условиях. В выдвигаемой нами гипотезе в масштабах ценопопуляционного локуса I порядка характер пространственной структуры в большей степени будет определяться особенностями жизненной формы растения. А пространственное распределение самих ценопопуляционных локусов I порядка (а также их форма, размеры, плотность счетных единиц) и II порядка (или последующих, если их можно выделить) в большей степени определяются градиентами абиотических и биотических факторов.

Под *пространственно-онтогенетической* структурой популяции нами понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп, специфика которых задается генеративными особями, достигшими реализации морфогенеза жизненной формы, а окончательно определяется внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений и абиотическими факторами среды. На занимаемом пространстве ценопопуляционных локусов I порядка (редко II порядка), микроусловия среды, фито-, зоо- и антропогенные факторы остаются более или менее однородными и пространственная структура определяется в основном эндогенными факторами, то есть особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием и, в целом, самой биоморфой растения, а на больших площадях – целым комплексом факторов. Таким образом, мы обозначили алгоритм первичных исследований (рис. 1).

Цель исследования: выявить эффективность существующих методов пространственного анализа и определить интегральные характеристики пространственно-онтогенетической структуры популяций клубневых орхидей моноцентрической биоморфы, на примере *Neottianthe cucullata*, для использования в процессе мониторинга редких видов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вид *N. cucullata* был выбран для исследовательской работы по ряду обстоятельств: моноцентрическая биоморфа – клубнеобразующий многолетник, характерен простой тип онтогенеза, размножается преимущественно семенами, имеет достаточно высокую семенную продуктивность, в популяции можно встретить практически все онтогенетические группы, и каждый надземный побег, как правило, будет представлять собой самостоятельную особь. По характеристике Г. Г. Левина (1961), простой индивид – это физически непрерывное образование, у которого морфологическая целостность преобладает над автономностью частей. Для подобных растений характерен простой тип онтогенеза, с полным или – в большей степени – отсутствием активного вегетативного размножения, где всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, в этом случае счетной единицей популяционных исследований выступает особь семенного происхождения (Марков, 2012; Жукова, 1995). Онтогенетические группы определялись по рекомендациям М. Г. Вахрамеевой и Т. В. Жирновой (Вахрамеева и др., 2003).

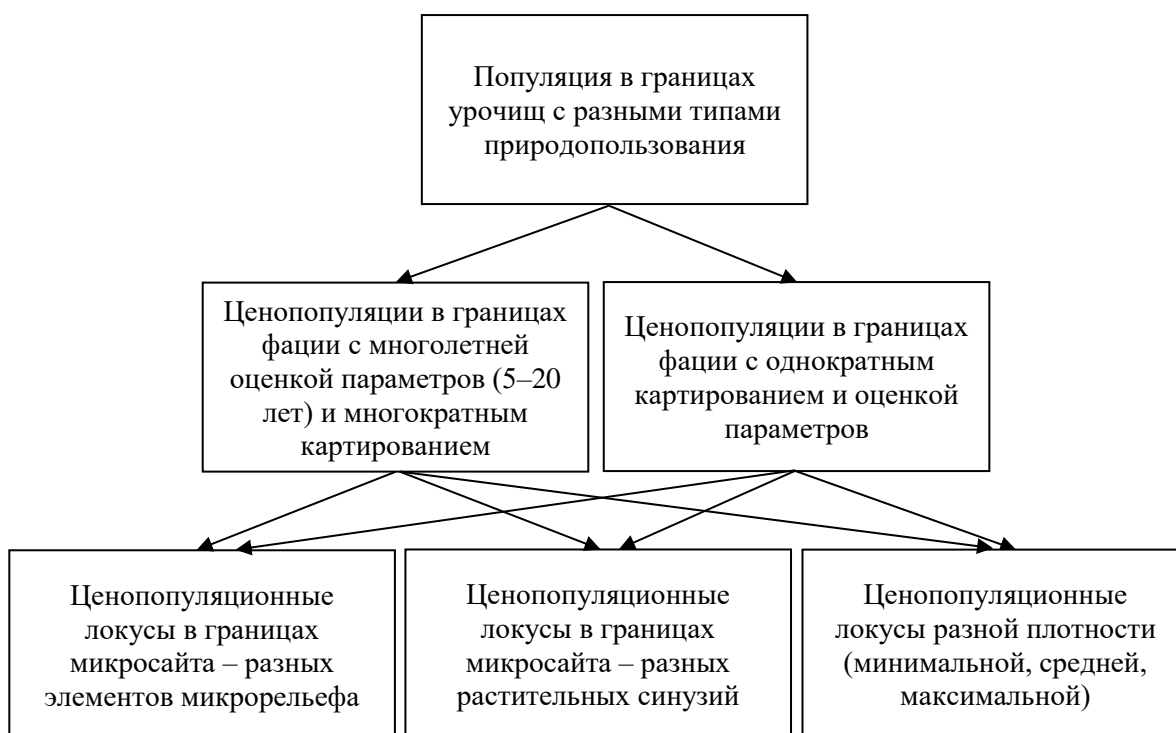


Рис. 1. Алгоритм пространственно-онтогенетических исследований

Пространственно-онтогенетические исследования и анализ ценопопуляций (ЦП) *N. cucullata* проводились в июле – августе 2005–2007 годов, и в заповеднике они продолжались в 2009, 2010, 2012 и 2016 годах. Всего было заложено 24 площадки размером от 25 м<sup>2</sup> до 100 м<sup>2</sup>, на которых проводили картирование – однократное (в национальном парке (НП) «Нижняя Кама» или многократное (в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике – ВКГПБЗ) на территории Республики Татарстан (РТ).

Для изучения пространственной структуры *N. cucullata* первоначально использовался метод Грейг-Смита, где вычисляется коэффициент дисперсии, основанный на зависимости между дисперсией, численностью и размером площадок (Грейг-Смит, 1967), и метод заложения трансект, основанный на составлении пробных карт, пересекающих участки

разной плотности особей. В ценопопуляционных локусах (ЦЛ) разной плотности определяются минимальные и максимальные показатели плотности в них ( $M_c$ ), протяженность скоплений ( $L_c$ ) и дискретность ( $D_c$ ) (Василевич, 1969; Заугольнова, 1982). Трансекты закладывались на участках с максимальной и минимальной плотностью вида, широкие трансекты в 1 м ( $1 \times 5$  м) разбивались на более узкие –  $0,5 \times 5$  м, таким образом выделили агрегации I порядка размером  $0,5 \times 0,5$  м и агрегации II порядка размером  $1 \times 1$  м. Также определялась средняя протяженность скоплений ( $L_a$ ), средняя плотность особей в пределах скоплений ( $M_a$ ), дискретность скоплений ( $D$ ), степень дискретности ( $D_M$ ) и отдаленности ( $D_L$ ) друг от друга и строились кривые, отображающие изменение плотности особей в трансектах.

Картографический и описательный материал был структурирован в виде электронной популяционной базы данных [Сертификат № 2013620622, 2013]. Для оценки масштабов неоднородности использовали метод построения карт «локальной» плотности с помощью радиальной функции, для характеристики точечных паттернов (point pattern) индивидов растений и их групп, у которых определены местоположения – метод построения  $K$ -функции Рипли (Ripley) (Ripley, 1977) с использованием среды R с помощью пакета SPATSTAT (Baddeley, 2010).  $K(r)$  – функция Рипли – показывает среднее число счетных единиц вида (особей), находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной счетной единицы (особи). Также использовали парную корреляционную функцию (PCF) (Wiegand et al, 2007), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии  $r$  от случайно выбранной особи, и связана с функцией Рипли:

$$PCF = K'(r)/2\pi r.$$

Если график функции выше «доверительного» коридора – отмечается агрегация, в доверительном коридоре – случайное распределение, если ниже – распределение особей равномерное. Программное обеспечение было разработано на кафедре математического моделирования экосистем института экологии и природопользования Казанского (Приволжского) федерального университета доцентом Н. А. Чижиковой, метод подробно описывался в ряде работ (Фардеева, Чижикова и др., 2009).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

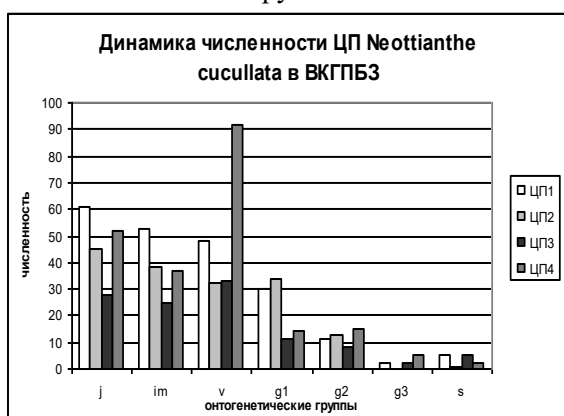
В РТ *N. cucullata* приурочена к зоне хвойно-широколиственных подтаежных лесов, растет в светлых сосновых орляково-вейниковых, елово-сосновых чернично-бруснично-зеленомошных лесах с *Dicranum scoparium*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens* и по их опушкам, иногда в разнотравье, по кустарникам. Предпочитает участки со слабым затенением, изредка отмечается на открытых либо сильно затененных, умеренно увлажненных, предпочитая негустое низкотравье и моховой покров (Красная книга РТ, 2006). В конкурентном отношении *N. cucullata* – слабый вид, бриофил (Вахрамеева и др., 2014), при нарушении мохового покрова (в который погружены клубни и корни) вид исчезает, что отмечалось нами не один раз. По годам численность вида колеблется очень сильно (Wisniewski, 1976; Жирнова, 1999). Нами отмечались колебания численности с флюктуациями на 100–150 особей, обычно в сильно засушливые годы (2010–2011 гг.) большая часть особей (виргинильных и генеративных) переходила в состояние временного покоя, в то время как ювенильные и иматурные особи отмирали.

Эколого-фитоценологические условия в Раифском участке ВКГПБЗ и в НП «Нижняя Кама» довольно схожи. Вид произрастает в затененных елово-сосново-зеленомошных лесах заповедника (ЦП 1) и национального парка («Большой бор, ЦП 4, 7), вместе с редкими бореальными травами *Goodyera repens*, *Linnaea boreales*, *Orthilia sekunda*, *Pyrola media*, *Pyrola minor* и мхами *Dicranum scoparium*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Реже вид отмечается в зоне экологического туризма национального парка в сосняках вейниково-ландышевых (ЦП 6), где встречается единично или образует незначительные скопления. В

заповеднике часто отмечаются ценопопуляционные локусы *N. cucullata* из 100–300 особей по опушкам и бугристым, возвышенным участкам (ЦП 2, 3) просекам, отвалам дорог (ЦП 5), в сосняках и сосняках с березой орляково-вейниково-разнотравных и вейниково-ландышево-разнотравных, где вид преимущественно приурочен к участкам с моховым покровом. В жаркие засушливые годы мшистые участки быстро иссушаются, при этом начинают разрастаться ландыш майский, орляк обыкновенный, марьянник луговой, подмаренники и ястребинки.

Динамика численности и базовые спектры ценопопуляций *N. cucullata* в разных эколого-фитоценологических условиях представлены на рисунке 2.

Динамика численности онтогенетических групп



Базовый спектр

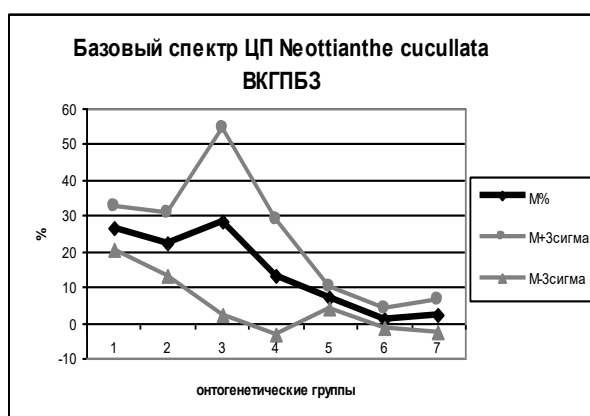


Рис. 2. Динамика численности и базовые спектры *Neottianthe cucullata* в разных эколого-ценотических условиях за 2007 год

Во всех 7 изученных ценопопуляциях *N. cucullata* возрастные спектры были полночленными, численность растений варьировала от 112 до 220 особей на 25 м<sup>2</sup>, плотность – от 4,5 до 10 ос./м<sup>2</sup>, иногда и более. Базовый спектр, как и динамика численности по онтогенетическим группам изучаемых ЦП, довольно сходны, преобладают прегенеративные группы, максимум характерен для взрослых вегетативных растений. Их численность варьирует значительно, так как в их группу часто попадают временно нецветущие генеративные особи. Базовый спектр, характерный для вида, отмечается в популяциях Московской области и Башкортостана (Вахрамеева и др., 2003). В популяциях ВКГПБЗ базовый спектр отмечался и в последующие 2009–2016 годы.

Значение коэффициента дисперсии варьировало от 3,05 до 9,3, таким образом, во всех ЦП он был >1, что свидетельствует о контагиозной пространственной структуре. Метод трансектного анализа также выявил, что на исследуемых площадках распределение особей

является групповым. Визуально выделялись два уровня агрегированности: 1) на площадках, равных по площади 0,25 м<sup>2</sup>, и 2) на метровых площадках. Степень дискретности скоплений  $D_M$  была почти всегда равна 1, что говорит о контагиозном пространственном распределении; степень отдаленности  $D_L$  варьирует от 0,6 до 0,98 м, что свидетельствует о высокой дискретности и отдаленности скоплений друг от друга. На узких трансектах с максимальной плотностью *N. cucullata* средняя протяженность скоплений  $L_a$  составляла 0,3–0,4 м, средняя плотность особей в пределах скоплений  $M_a$  – от 4 до 9,9, на трансектах с минимальной плотностью особей  $L_a$  составляла 0,02–0,12 м,  $M_a$  варьировала от 1,5 до 2,4 (рис. 3).

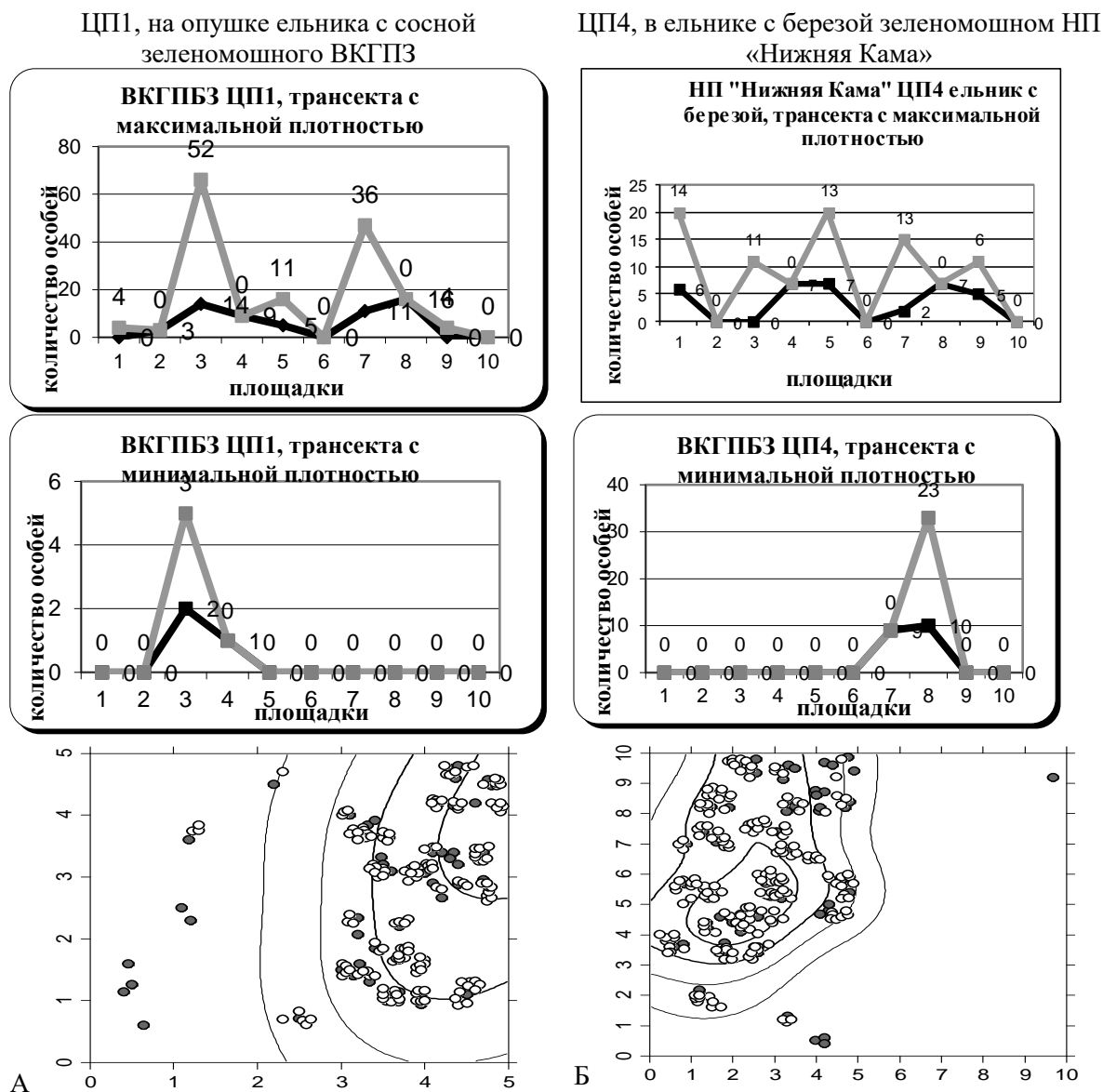


Рис. 3. Динамика численности *Neottianthe cucullata* на трансектах разной ширины и карты схемы локальной плотности разновозрастных особей  
 Черный график – в узких; серый – в широких трансектах. А – на опушке ельника с сосной зеленомошного ВКГПЗ; Б – в ельнике с березой зеленомошном НП «Нижняя Кама». Точки черного цвета – генеративные особи, белого – прегенеративные.

И в том и другом случаях пространственная неоднородность вызвана градиентом освещенности: в заповеднике снижение плотности вызвано 100 % освещенностью опушки, а в национальном парке – резким ее снижением до 10 % под кронами елей. Графики динамики численности выявляют участки агрегаций, где численность вида может быть значительной, и, напротив, участки с нулевой численностью. Причем внутри агрегаций II уровня отмечаются 1–2 агрегации I уровня. Средняя протяженность скоплений La на трансектах шириной в 1 м, которые представляют условно агрегации II порядка с максимальной плотностью *N. cucullata*, варьировала от 0,54 до 3,6 м, средняя плотность особей в пределах скоплений Ma – от 9,4 до 44. На трансектах с минимальной плотностью особей значения La составляли 0,02–2,1 м, с плотностью Ma – от 1,5 до 23 особей. Метод трансектного анализа показал неравномерность распределения особей по занятой видом территории, среднюю размерность скоплений и плотность особей в скоплениях, максимальные значения плотности отмечены в заповеднике.

Для визуально выраженных скоплений размером 1 м<sup>2</sup> строились онтогенетические спектры. Динамика численности и возрастной структуры в них различна: 1) одновозрастная – правосторонняя, в которой присутствуют только генеративные особи, либо левосторонняя, в которой присутствуют только прегенеративные группы; 2) неполночленная, в которой отсутствуют только сенильные особи, либо полночленная, в которой те или иные онтогенетические группы отсутствуют временно; 3) полночленная (без учета проростков-протокормов, которые развиваются под землей), содержащая все онтогенетические группы с высокой либо низкой плотностью. Полночленная возрастная структура на 1 м<sup>2</sup> встречалась крайне редко (4–15 %). Асинхронность развития ценопопуляционных локусов (ЦЛ) I и II порядков способствует увеличению времени существования ЦП, поддержанию ее стабильности. Если в ЦП встречаются все указанные типы возрастной структуры ценопопуляционных локусов, в целом популяция устойчива.

Третий метод пространственного анализа на основе функции Рипли и парной корреляционной функции позволяет рассматривать неоднородность распределения особей разных онтогенетических групп всей их совокупности: только прегенеративных между собой, генеративных и прегенеративных и генеративных относительно друг друга (рис. 4).

Для выяснения особенностей пространственно-онтогенетической структуры клубнеобразующих орхидей все местообитания, в которых проводилось изучение ЦП, были подразделены на три группы: 1 – оптимальные, где межвидовая конкуренция снижена из-за разреженного травостоя (низкотравные участки, опушки, лесные поляны); 2 – пессимальные, где в ходе демулационной сукцессии (лесо- и луговосстановления) возрастает межвидовая конкуренция с лесным или луговым разнотравьем; 3 – критические, где в результате интенсификации антропогенных (рекреация) или климатических воздействий (аномальная засуха) ухудшаются эколого-фитоценоотические условия или состояние популяции.

В оптимальных условиях ценопопуляций *N. cucullata* характерно формирование агрегаций I порядка разного радиуса – от 0,45 до 0,85 м – с максимальной численностью в скоплениях 30–48 особей и средней – в 14,5–25,1 особей соответственно. Агрегации I порядка могут повторяться через каждые 0,5–1 м, распределяясь случайно, формируют выраженные агрегации II порядка (рис. 4 А). В случае если между скоплениями единично или мелкими группами присутствует 3–5 особей, то формируются крупные невыраженные или «размытые» агрегации II порядка радиусом 1,2–2,5 м (рис. 4 В).

В критических условиях (восстановление после засухи, отвалы дорог, рекреация) радиусы агрегаций I порядка уменьшаются до 0,15–0,35 м, при этом средняя численность в этих радиусах составляет 2,5–6,5 особи, максимальная – 4,5–12,6 особей (рис. 4 А). Агрегации II порядка в пессимальных и особенно в критических условиях вообще не образуются. В совокупном размещении всех особей ЦП *N. cucullata* редко могут образовываться локусы пониженной плотности (0,5–2,5 ос./м<sup>2</sup>), вследствие чего формируется случайное их распределение. Это отмечается во вторичных фитоценозах по отвалам дорог, просек, в зоне экологического туризма, где присутствует рекреационная нагрузка. Случайное

распределение растений отмечено в ЦП *N. cucullata* в годы с неблагоприятными климатическими условиями, обусловленное снижением численности растений и, по-видимому, переходом части растений в состояние вторичного покоя.

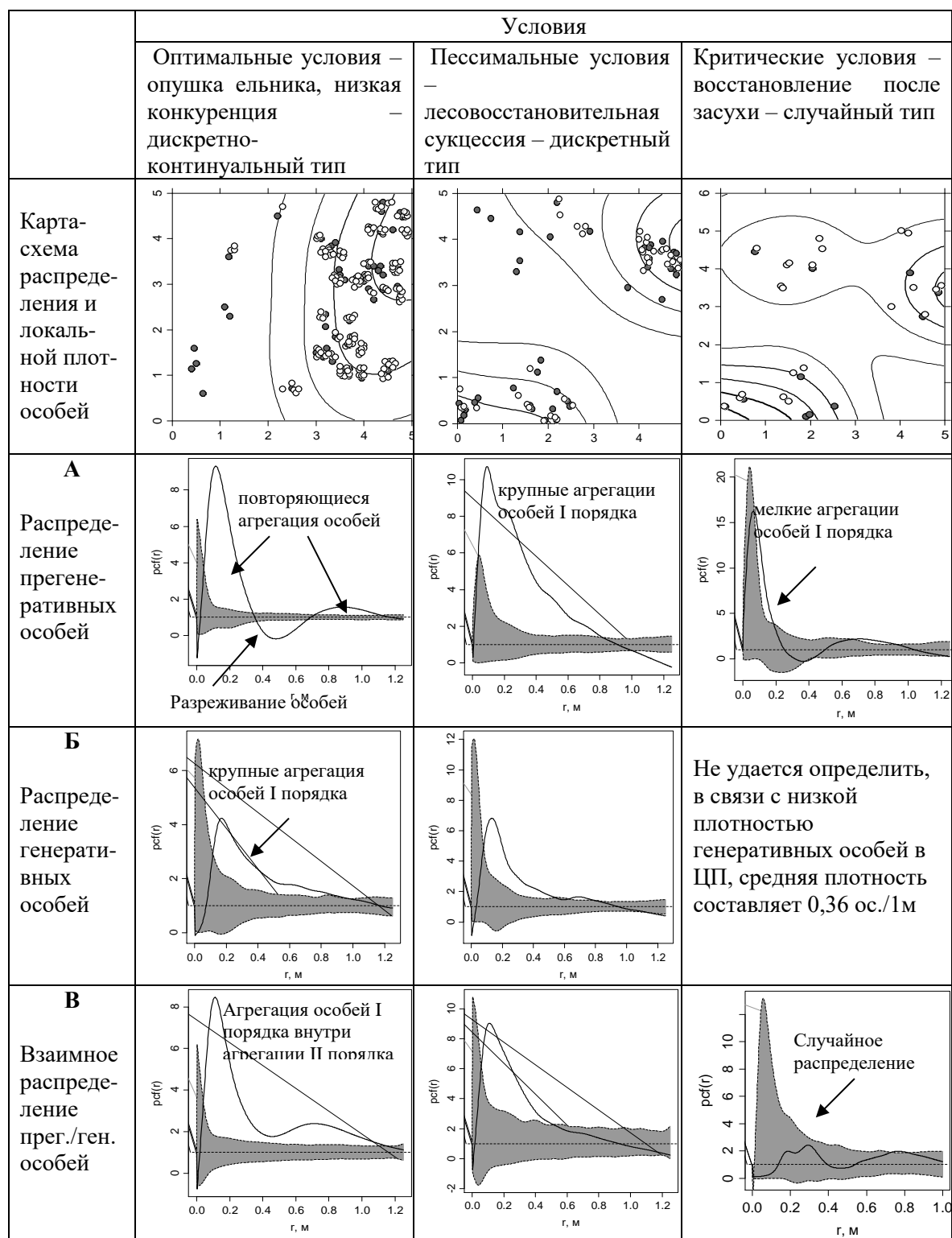


Рис. 4. Карты-схемы локальной плотности разновозрастных особей и типы поведения функции PCF в ЦП *Neottianthe cucullata*



Белые точки на картах – прегенеративные особи, черные – генеративные. **A** – прегенеративных особей; **B** – генеративных особей; **B** – генеративных и прегенеративных особей; по оси *x* – радиусы в метрах; по оси *y* – изменение функции РСФ.

Более четко локализация растений, которая отражена в поведении функции Рипли и парной корреляционной функции (рис. 4), проявляется, если оценивать размещение растений исходя не из их численности, а из их плотности, поэтому плотность рассчитывалась в агрегациях разного радиуса, на участках с оптимальными либо пессимальными/критическими условиями. Для площадей разного радиуса разница абсолютных значений плотности более значительна, чем разница абсолютных значений численности. Динамика плотности особей на 1 м<sup>2</sup> с учетом ценопопуляционных локусов разного радиуса представлена в таблицах (табл. 1, 2). Максимальная и средняя плотность особей в разных радиусах и площадях ЦП в оптимальных условиях всегда больше, чем в пессимальных, но не всегда достоверны различия. Усредненная средняя плотность ЦП в оптимальных условиях равна 19,2, в пессимальных – 6,7. Усредненная максимальная плотность ЦП в оптимальных условиях равна 39,2, в пессимальных – 10,8 ос./м<sup>2</sup>.

Таблица 1

Усредненные значения плотности площадей разных радиусов ЦП *Neottianthe cucullata* в оптимальных и пессимальных условиях

ЦП разного радиуса, м / соответствующая им площадь, м <sup>2</sup>	Оптимальные условия (плотность, ос/м <sup>2</sup> )					Пессимальные условия (плотность, ос/м <sup>2</sup> )				
	0,25/ 0,19	0,5/ 0,78	0,75/ 1,7	1/ 3,14	1,5/ 7,06	0,25/ 0,19	0,5/ 0,78	0,75/ 1,7	1/ 3,14	1,5/ 7,06
Прегенеративные	4,9	10,8	18,6	26,9	45,4	3,3	7	10,9	14,1	18,8
Генеративные	1,6	4,1	7,3	10,7	18,2	1,5	3,6	5,9	7,6	10,8
Все	6,5	15,0	25,9	36,2	63,5	4,9	10,6	16,8	21,6	29,6

Таблица 2

Достоверность различий плотности между ЦП *Neottianthe cucullata* в оптимальных и пессимальных условиях по критерию Стьюдента

Радиус, м	критерий Стьюдента (средняя численность)					критерий Стьюдента (максимальная численность)				
	0,25	0,5	0,75	1	1,5	0,25	0,5	0,75	1	1,5
Прегенеративные	1,8	0,2	1,9	2,3	3,1	1,6	1,5	2,5	3,2	3,8
Генеративные	0,2	0,5	0,7	1,1	1,5	0,1	0,3	0,9	1,5	1,7
Все	1,5	0,4	1,6	2,1	2,7	1,2	0,2	2,1	2,7	5,3

Примечание к таблице. Различия достоверны при  $t_{кр.} =$  или  $>2,16$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метод Грейг-Смита наиболее прост, но он только указывает на тип размещения (например, при  $K > 1$  – агрегативный, при  $K < 1$  – регулярный). Если для изучаемого вида размер мелких площадок (как правило, рассчитывается коэффициент для площадок в 1 м<sup>2</sup>) будет соответствовать размеру фитогенного поля изучаемого растения либо если площадь площадок уменьшить (например, до 0,25 м<sup>2</sup>), возможно, этот метод будет давать более эффективные результаты и позволит уловить и случайность распределения.

Метод трансектного анализа, кроме размещения особей, выявляет относительную численность в скоплениях разного уровня, их длину, дискретность, часто выявляя ярко

выраженный континуальный «ковер» или четко ограниченные скопления. Однако при трансектном методе агрегации I и II порядка в ЦП выделяются субъективно, только на основе разной ширины трансект и не подтверждаются статистически. В основном подсчитываются все особи, без разделения их на онтогенетические группы. Дифференциация их по онтогенетическому состоянию и статистическая обработка данных на достоверность различий всех параметров становятся трудоемкими.

При использовании современных методов – функции Рипли и парной корреляционной функции – было выявлено, что для пространственной структуры ЦП клубнеобразующих видов орхидей (на примере *N. cucullata*) характерен дискретный или дискретно-континуальный тип структуры с образованием скоплений – ценопопуляционных локусов повышенной плотности – агрегаций I и II порядка. Полночленность возрастной структуры выявляется в основном в агрегациях II порядка, часто хорошо ограниченных в пространстве, с выраженными несколькими центрами высокой плотности особей. Плотность растений на 1 м<sup>2</sup> варьирует от 3 до 63 особей. Это обусловлено высокой семенной продуктивностью *N. cucullata*, мелкими размерами ювенильных и иматурных особей, контагиозностью распространения грибных симбионтов, их концентрацией вокруг генеративных особей, на что указывают и многие исследователи (Блинова, 2008; Кирилова, 2010; Татаренко, 2007).

Для стресс-толерантных орхидей моноцентрической биоморфы характерно поддержание «эффекта группы», который способствует не только сохранению потомства, но и противостоянию межвидовой конкуренции. Хотя колебания численности и плотности в популяциях клубнеобразующих видов достаточно велики, общий их характер специфичен для биоморфы с семенным способом возобновления, что отражается в типологии онтогенетического спектра и, соответственно, в типе пространственно-онтогенетической структуры. Можно считать, что случайное размещение как всей совокупности особей, так и генеративных групп указывает на угнетенное состояние ценопопуляций.

### Список литературы

- Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. – 2008. – Т. 39 (1) – С. 28–35.
- Варлыгина Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях. Охрана и культивирование орхидей // Материалы IX межд. науч. конференции. – М.: Изд-во КМК, 2011. – С. 76–80.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Изд-во КМК, 2014. – 437 с.
- Вахрамеева М. Г., Жирнова Т. В. Неоттеанте клубочковая // Биологическая флора Московской области. М., 2003. – Вып. 15. – С. 50–61.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
- Жирнова Т. В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сборник научных трудов. – Миасс, 1999. – Вып. 1. – С. 141–160.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Заугольнова Л. Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюллетень МИОП. Отделение биологии. – 1982. – Т. 87, вып. 2. – С. 103–111.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Ботанический журнал, 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга // Науч. докт. докт. биол. наук. – СПб., 1994. – 90 с.
- Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 2. – С. 133–146.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Ильгского заповедника (Северный Урал). – Сыктывкар, 2010. – 143 с.
- Красная книга Республики Татарстан. 2-ое изд. – Казань: Идел-Пресс, 2006. – 830 с.
- Левин Г. Г. Проблемы индивидуальности у растений // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 432–447.
- Марков М. В. Популяционная биология растений (учебное пособие). – М.: КМК, 2012. – 388 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности – М.: Логос, 2001. – 258 с.
- Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2007. – 48 с.
- Фардеева М. Б., Чижикина 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.