

УДК 502.75+574.3

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *OPHRYS OESTRIFERA*
М. ВИБ. В СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРНОГО И ЮЖНОГО МАКРОСКЛОНОВ
КРЫМСКИХ ГОР**

Вахрушева Л. П., Левина Т. З.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: vakhl@inbox.ru*

Проведено изучение пространственной структуры двух популяций *Ophrys oestrifera* М. Виб. в фитоценозах северного и южного макросклонов Крымских гор. Выявлены главные причины неравномерного распределения особей на избранных участках. Проанализированы особенности пространственного размещения особей *Ophrys oestrifera* М. Виб изученных популяций, уровни агрегированности и размеры локусов. Отмечена зависимость пространственной структуры *Ophrys oestrifera* М. Виб. от антропогенного воздействия и взаимодействия с компонентами фитоценоза.
Ключевые слова: *Ophrys oestrifera* М. Виб., популяция, пространственная структура, размещение особей, агрегированность, локусы.

ВВЕДЕНИЕ

Ophrys oestrifera М. Виб. – реликтовый переднеазиатский вид, который длительное время для Крыма имел природоохранный статус «редкий» [9, 18]: было отмечено только 6 местообитаний, содержащих от 2–3 до нескольких особей и в сумме насчитывающих 163 экземпляра этого растения [9; 18]. Две новые популяции *Ophrys oestrifera*, обнаруженные в вегетационный период 2014 года, были включены в разностороннее исследование [1]. Поскольку особенности состояния и строения фитоценозов, в которых произрастают эти популяции, а также их фенологическое развитие и возрастная структура уже нашли отображение в публикациях [1, 13], в настоящем сообщении остановимся на характеристике их пространственной структуры. Как известно, пространственная структура вида в сообществе – один из основополагающих показателей его адаптивности, направленный на повышение эффективности во внутривидовой и межвидовой конкуренции [17]. Характер размещения элементов популяции в фитоценозе характеризует и его взаимоотношения с другими компонентами сообщества: показывает воздействие антропогенных и зоогенных факторов, связан с определенными опылителями, зависит от эколого-ценотических условий местообитания в целом [8, 16].

Следовательно, для получения интегральной оценки современного состояния популяций *Ophrys oestrifera* М. Виб. важно знать и особенности территориального размещения их элементов в соответствующих условиях произрастания. Эти сведения – дополнительный вклад в познание общей структуры популяций *Ophrys*

oestrifera M. Vieb., что крайне актуально для такого редкого и малочисленного вида, поскольку его фитосоциологический статус «редкий» к настоящему времени изменился на «вид, сокращающийся в численности» [10, 11].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пространственное размещение особей популяций *Ophrys oestrifera* M. Vieb. определялось с использованием наиболее распространенного метода ближайшего соседа [2, 15]. На основании анализа полученных расстояний и их графического отображения выяснялась пространственная локализация элементов изучаемых популяций.

Дополнительно производилось картирование по всей пробной площади элементов каждой популяции и последующее исследование популяционных локусов разной плотности и степени их отграниченности [3–5, 14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная структура популяции № 1 исследовалась на южном макросклоне Крымских гор, в окрестностях с. Лучистого, на микросклоне южной экспозиции, в ассоциации *Dorycnieto-echietum-poteriosum* в условиях сильного антропогенного и зоогенного воздействия: густая сеть тропинок, выпас лошадей, коз, прогон крупного рогатого скота (рис. 1).



Рис. 1. Вид ассоциации *Dorycnieto-echietum-poteriosum* (популяция № 1) в окрестностях с. Лучистого (Фото Левиной Т. З.)

Численность особей данной популяции составляет 86 экземпляров. В популяции № 1 наиболее часто встречаются расстояния между особями *Ophrys oestriifera* M. Vieb. от 10 до 20–30 см (рис. 2). Эти показатели соответствуют проявлению первого уровня агрегированности, который оказался характерным для 13 локусов 1-го порядка. Размер таких локусов соответствует 0,45 м², они отличаются средней плотностью офрисов (от 3 до 7 экземпляров в каждом локусе) и их неравномерным размещением. С меньшей частотой встречаются расстояния между растениями, соответствующие 40–100 см (рис. 2). Этот тип определяется как второй уровень агрегированности: в популяции № 1 было обнаружено 4 локуса 2-го порядка. На основании полученных данных можно предположить, что третий уровень агрегированности в этой популяции только намечается и он, вероятно, будет включать группы особей со средним расстоянием от 160 см и более (рис. 2, 3).

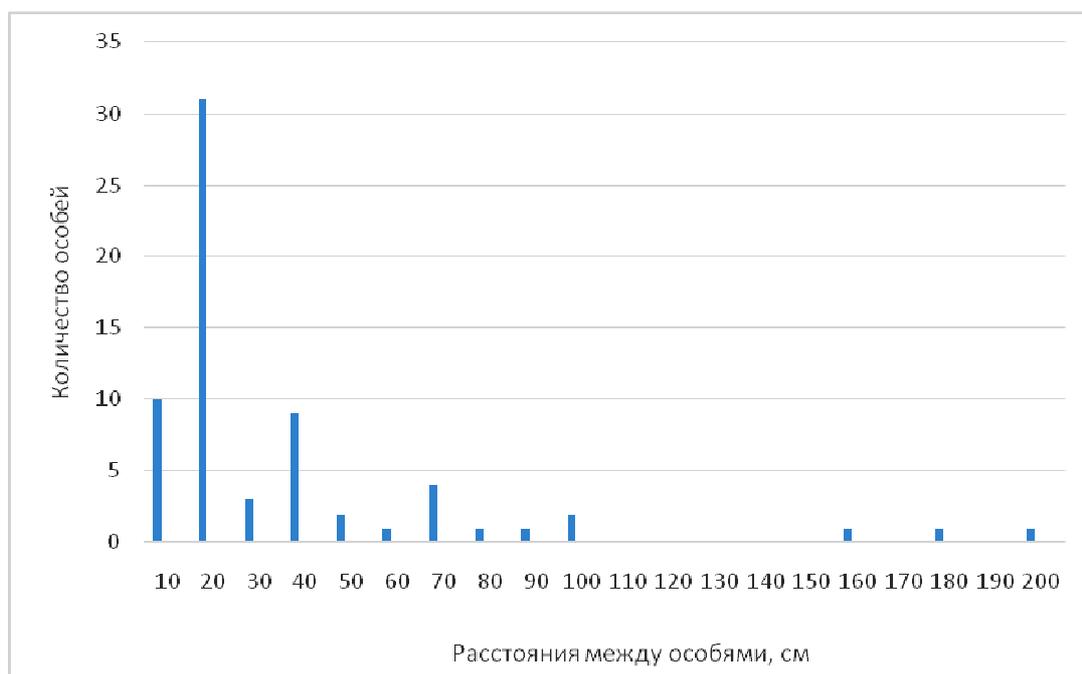


Рис. 2. Средние расстояния между особями в популяции № 1 (ассоциация *Dorycnieto-echietum-poteriosum*, в окр. с. Лучистого).

Графическое изображение характера размещения особей популяции № 1 свидетельствует, что пространственная структура *Ophrys oestriifera* M. Vieb имеет диффузно-контагиозный узор: между особями этого растения есть значительные расстояния, на которых полностью отсутствуют или практически отсутствуют растения офриса оводоносного, но в то же время есть участки с локусами повышенной плотности особей данного вида (рис. 3).

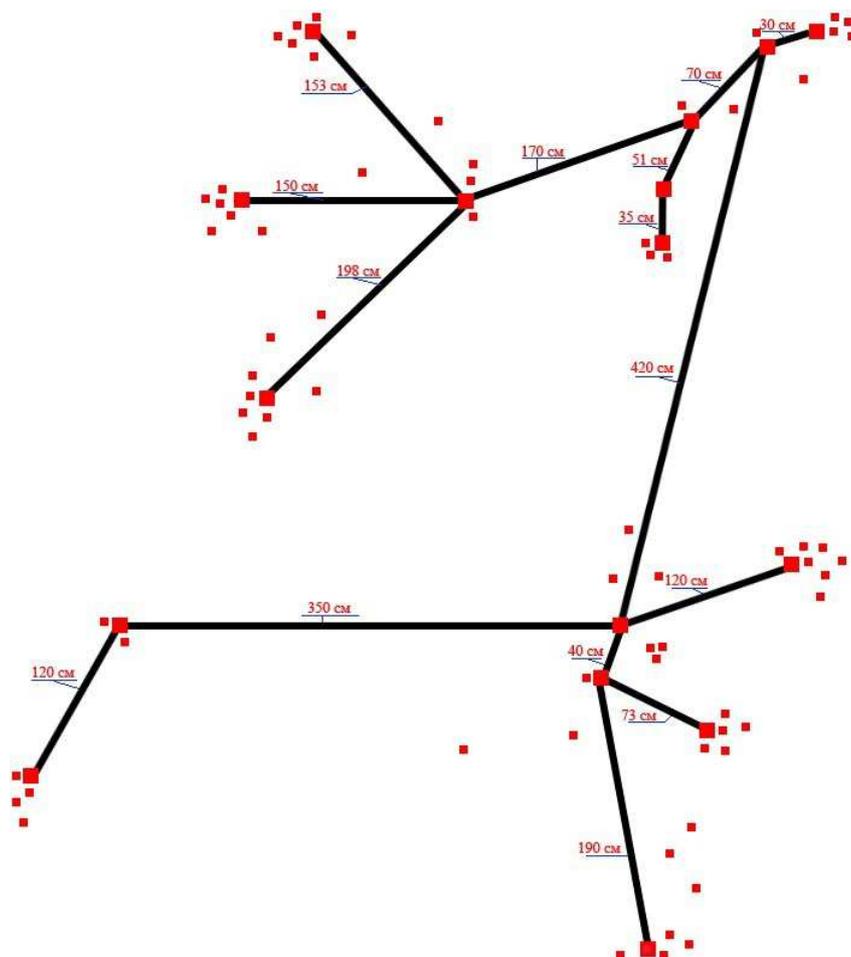


Рис. 3. Пространственное размещение особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb в ассоциации *Dorycnieto-echietum-poteriosum* (ЦП №1), окр. с. Лучистого.

Неравномерность распределения офрисов в ассоциации *Dorycnieto-echietum-poteriosum* обусловлена, в первую очередь, высокой антропогенной нагрузкой, адаптируясь к которой растения *Ophrys oestrifera* M. Vieb территориально перемещаются в кустарниковые группировки, где находят защиту от воздействия выпасаемых здесь животных. Подтверждением данного предположения является и тот факт, что наиболее крупные экземпляры располагаются внутри кустарников, чередуясь с их стеблями. В то же время особи с низкими морфометрическими показателями произрастают на открытых местах. Например, генеративные особи, встречающиеся «под защитой» кустарников, в среднем имеют высоту генеративного побега $40,5 \pm 1,1$ см, количество листьев $9,2 \pm 0,6$ шт. при их средней площади $10,2 \times 2,1$ см². Растения, произрастающие на открытых участках

фитоценоза (особенно вблизи троп), отличаются в два раза меньшей высотой генеративных побегов ($19,5 \pm 0,7$ см), а количество листьев в среднем составляет $6,3 \pm 0,4$ шт.

Пространственная структура популяции № 2 изучалась на северном макросклоне Крымских гор, в окрестностях с. Перевального, в ассоциации *Bothriochloetum-dorycniosum*, на микросклоне восточной экспозиции. На этом участке отсутствует сеть тропинок и выпас животных, но изредка имеет место прогон крупного рогатого скота в верхней части склона. Популяция № 2 насчитывает 57 особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb., ее пространственная структура принципиально отличается от размещения растений в популяции № 1: здесь имеет место крайне неравномерное распределение офрисов по пространству популяционного поля. Наиболее часто встречаемые расстояния между особями соответствуют 10–30 см, которые характерны почти для 80 % особей популяции, сосредоточенных вблизи зарослей кизила обыкновенного (рис. 4).

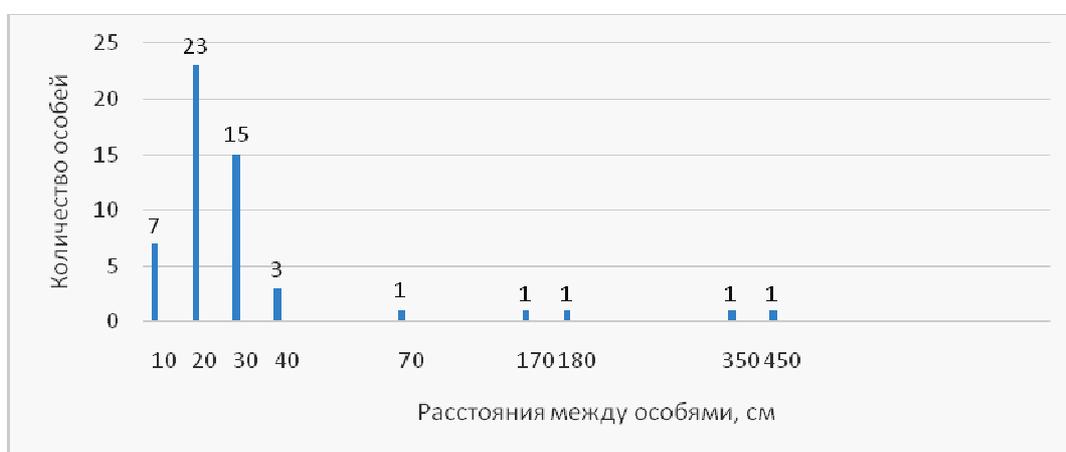


Рис. 4. Средние расстояния между особями в популяции № 2 (ассоциация *Bothriochloetum-dorycniosum*, окр. с. Перевального).

Другие особи *Ophrys oestrifera* M. Vieb. единично или группами из небольшого числа экземпляров разбросаны по пространству фитоценоза (рис. 4, 5).

В графическом представлении пространственная структура выглядит как скопление особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb., группирующихся в виде фигуры неправильной формы по периметру зарослей *Cornus mas* L. (рис. 5), т. е. 40 особей из 57 формируют здесь самостоятельный и хорошо отграниченный локус. Особи офриса, оказавшиеся вне периметра *Cornus mas* L., по частоте встречаемости расстояний между ними (рис. 4) и их взаимному размещению (рис. 5) в популяции № 2 имеют следующие характеристики: локусы 1 порядка (первый уровень агрегированности) содержат по 3–7 шт., имеют размер $0,45 \text{ м}^2$ (расстояния между особями в пределах локуса 7–30 см); локусы 2-го порядка (второй уровень

агрегированности) крайне разреженной структуры: расстояния между особями внутри них до 80 см, а между локусами от 180 см до 470 см. Средняя плотность *Ophrys oestrifera* M.Vieb. внутри локусов – 3–4 шт. Кроме того, была установлена заметная отграниченность локусов друг от друга и существенные отличия в размере формируемых локусов: один – площадью 3,1 м² (по периметру *Cornus mas* L.) и пять – в виде пятен размером около 0,4 м² (рис. 5).

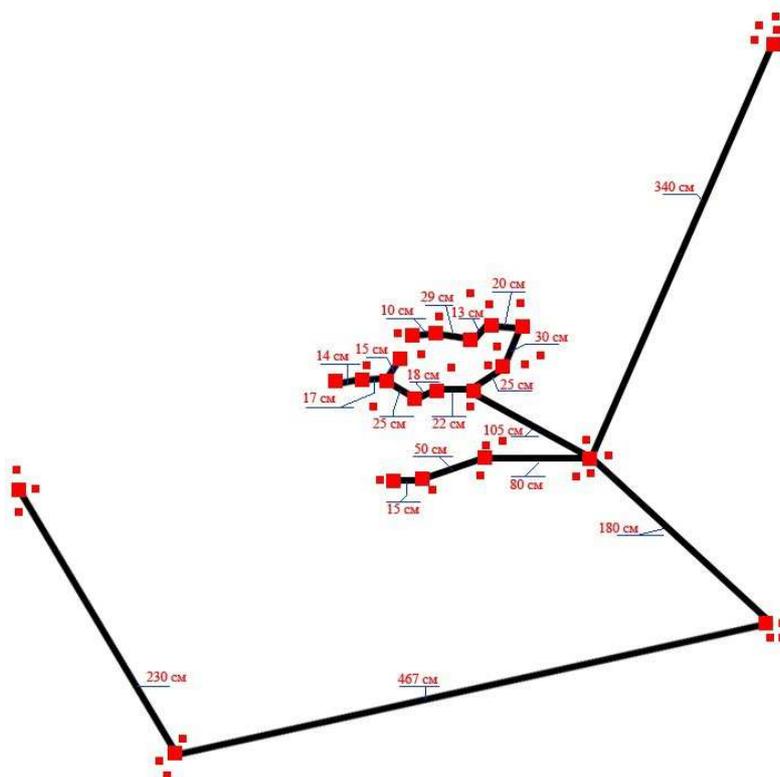


Рис. 5. Пространственное размещение особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb в ассоциации *Bothriochloeto-dorycnietum-euphorbiosum* (популяция № 2)

Таким образом, в популяции № 2 пространственная структура *Ophrys oestrifera* M.Vieb. представляется в следующем виде: сформирован один локус с повышенной плотностью офрисов (до 40 экземпляров), а на большей части фитоценоза растения данного вида встречаются единично или их небольшие локусы размещаются друг от друга на расстояниях 180–470 см. Именно в тех локалитетах, где, на наш взгляд, имеет место сильно выраженное фитогенное поле кустарника *Cornus mas* L., которое препятствует развитию густых дерновин *Festuca rupicola* Neuff., *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng., наблюдается максимальное сосредоточение

особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb. Есть основания предположить, что воздействие кизила на травостой обуславливает невозможность произрастания в его фитогенном поле дерновинных злаков и других травянистых многолетников из лугово-степного фитоценоза, т. к. проективное покрытие травостоя в целом в фитоценозе составляет более 100 % (с учетом перекрытия), а по периметру достигает всего лишь 15–20 %. Сложившиеся условия являются достаточно благоприятными для развития *Ophrys oestrifera* M. Vieb. как вида мало конкурентно способного.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Обе популяции *Ophrys oestrifera* M. Vieb. имеют контагиозный характер пространственной структуры, образуют локусы 1-го, 2-го и частично 3-го уровней, но отличаются размерами локусов и степенью отграниченности скоплений.
2. Адаптивная стратегия особей *Ophrys oestrifera* M. Vieb. популяции № 1 в пространственном размещении в первую очередь определяется антропогенным воздействием, а затем уже зависит от взаимодействия с другими компонентами фитоценоза.
3. В популяции № 2 пространственная стратегия особей в большей степени определяется взаимоотношениями с компонентами фитоценоза, поэтому они формируют так называемый «фитоценотический» узор [12]: особи офрисов преимущественно произрастают там, где сплошное воздействие фитогенного поля дерновинных злаков ослаблено или почти отсутствует.
4. Особи обеих популяций проявляют жизненную стратегию пациентов. Растения популяции № 1 в пространственном размещении вынуждены избегать мест интенсивного выпаса и других видов антропогенной нагрузки и поэтому перемещаются к кустарникам. Особи популяции № 2 занимают в фитоценозе нишу, где кизил ослабляет сплошное воздействие фитогенного поля дерновинных злаков, что способствует созданию благоприятных условий для произрастания офрисов по периметру кроны кизила, т. е. для произрастания растений с жизненной стратегией пациента.

Авторы статьи выражают глубокую благодарность профессору кафедры экологии и зоологии С. П. Иванову за помощь в обнаружении популяции № 2 в окрестностях с. Перевального.

Список литературы

1. Вахрушева Л. П. Возрастная структура популяций *Ophrys oestrifera* M. Vieb. в фитоценозах с разной антропогенной нагрузкой / Л. П. Вахрушева, Е. Н. Кучер, Т. З. Левина // X Междунар. научно-практ. конф. «Охрана и культивирование орхидей». – Минск, 2015. – С. 54–57.
2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
3. Григорьева Н. М. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений / Н. М. Григорьева, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М., 1977. – С. 20–36.
4. Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) / Л. Б. Заугольнова // Ботан. журн. – 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.

5. Заугольнова Л. Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков / Л. Б. Заугольнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87, вып. 2. – С. 68–81.
6. Заугольнова Л. Б. Пространственная структура ценопопуляций / Заугольнова Л. Б. // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – С. 75–90.
7. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
8. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
9. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. – М.: Лесная промышленность, 1985. – 480 с.
10. Красная книга Республики Крым: Растения, водоросли и грибы. / Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена, к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ»», 2015. – 144 с.
11. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.
12. Kershaw K. Pattern in vegetation and its casuality / K. Kershaw // Ecology. – 1964. – V. 44, № 2. – P. 377–388.
13. Левина Т. З. Фенология цветения *Ophrys oestrifera* M. Bieb. на северном и южном макросклонах Крымских гор в 2015–2016 годах / Т. З. Левина, Л. П. Вахрушева // Материалы II научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского». – Симферополь, 2016. – С. 477–478.
14. Никитина С. В. К характеристике рябчика шахматного на северной границе его ареала / С. В. Никитина, Л. В. Денисова, М. Г. Вахрамеева. Охрана редких растений и фитоценозов: Сб. науч. трудов. М.: РУ ВНИЭТРУСХ, 1980. – С. 54–65.
15. Одум Ю. Основы экологии. [Пер. с 3-го англ. издания под ред. и с предисл. д-ра биол. наук Н. П. Наумова]. – М.: Мир, 1975. – 744 с.
16. Смирнова О. В. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 154–164.
17. Смирнова О. В. Типы стратегий у растений. // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – С. 130–137
18. Червона книга України. Рослинний світ / Под ред. Я. П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

SPATIAL STRUCTURE OF *OPHRYS OESTRIFERA* M. BIEB. POPULATIONS IN THE COMMUNITIES OF THE CRIMEAN MOUNTAINS ON NORTHERN AND SOUTHERN MACROSCLOPES

Vakhrusheva L. P., Levina T. Z.

V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russia
E-mail: vakhl@inbox.ru

The article notes that the object of study of *Ophrys oestrifera* M. Bieb. – Crimean Orchid first category of rarity [9, 18] are not well investigation, especially at the population and chorological levels. Two new *Ophrys oestrifera* M. Bieb populations, discovered in the vegetation period of 2014, were included in the comprehensive study [1, 13]. However, according to the authors, to obtain an integral evaluation of the current state of *Ophrys oestrifera* M. Bieb. populations it is necessary to study the spatial distribution of species populations in natural conditions of growth. This information is a further contribution to the knowledge of the overall structure *Ophrys oestrifera* M. Bieb. populations, because