

СТРАТЕГИИ ЖИЗНИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *CERHALANTHERA RUBRA* (L.) RICH. НА ТЕРРИТОРИИ БАШКИРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

А.Р. Ишбирдин, М.М. Ишмуратова, Т.В. Жирнова

*Башкирский государственный университет,
Ботанический сад-институт яУНЦ РАН,
Башкирский государственный природный заповедник*

В онтогенетической стратегии вида можно наблюдать сочетание стрессовой и защитной составляющих. Такой тип онтогенетической стратегии соответствует стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии.

Ключевые слова: ценопопуляция, онтогенетическая стратегия, адаптация.

Задача сохранения популяций редких видов растений должна решаться на основе познания биологии, экологии и, что особенно важно, стратегий жизни вида. Стратегия жизни, понимаемая как комплекс эволюционно возникших адаптаций к флуктуационным и направленным изменениям абиотических и биотических условий, складывается в результате оптимизации длительности онтогенеза, способов и темпов размножения, аллокации и долговечности биомассы, индивидуального роста и развития. Как результирующий эволюционный эффект можно рассматривать, во-первых, возникновение различных стратегий жизненного цикла (однолетники, монокарпические и поликарпические травянистые многолетники, поликарпические древесные многолетники); во-вторых, возникновение различных типов эколого-фитоценотической стратегии (рудералы, стресс-толеранты экотопические, стресс-толеранты фитоценотические, конкуренты); в-третьих, возникновение различных типов онтогенетических стратегий (стрессовая, защитная, стрессово-защитная, защитно-стрессовая).

Оценка эколого-ценотических и онтогенетических стратегий видов может быть дана при анализе реакции растений на эколого-ценотические воздействия в ценопопуляциях, как правило, по характеру изменения популяционно-онтогенетических реакций на эоклине (ценоклине) (Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Качественно новые сведения о стратегиях растений дают мониторинговые исследования отдельных популяций, позволяющие исследовать популяционные и онтогенетические реакции растений на фоне более выровненной генетической структуры.

В Башкирском государственном природном заповеднике на протяжении многих лет ведется мониторинг популяций ряда видов сем. Orchidaceae (Жирнова, 1999, 2003). В настоящей статье мы приводим некоторые результаты оценки стратегии жизни пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra*).

Методика мониторинга. Площадь, занятая популяцией *C. rubra*, разбита на постоянные учетные площадки размером 1×1 м. В качестве счетной единицы отмечали надземный побег, считая его «условной особью». Численность определяли пересчетом побегов на каждой из учетных площадок и вне таковых. Ежегодно все

побеги *C. rubra* картировали с учетом их онтогенетического состояния и измеряли их биоморфологические параметры: высота побега, число листьев и жилок, длина и ширина первого и второго листьев срединной формации, длина соцветия, число бутонов, цветков и плодов (нормальные вызревшие и недоразвитые (щуплые)), размеры коробочки. При изучении воздействия погодных условий на динамику популяции использовали данные метеорологической станции «Башгосзаповедник». Продолжительность фенологических сезонов определяли по К.П. Филонову (1963). За начало весны принят регулярный переход максимальных температур выше 0°C, за начало лета — переход минимальных температур выше 10°C.

Мониторинг популяционных и организменных характеристик ведется с 1989 года. Наиболее полные организменные характеристики получены за 7 лет (1994, 1995, 1997, 2000, 2001, 2003, 2004 гг.). Некоторые климатические и популяционные характеристики приведены в таблице 1.

Эколого-биологические характеристики вида. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (семейство Orchidaceae) — многолетнее травянистое летне-зеленое растение, геофит. Жизненная форма, по И.В. Татаренко (1996), — короткокорневищная.

Таблица 1

Климатические данные по сезонам и некоторые характеристики ценопопуляции
Cephalanthera rubra

Год	Климатические характеристики						Популяционные характеристики		
	Среднесуточная температура, град.			Осадки, мм			Численность	Доля генеративных особей	IVC
	годовая	весна	лето	годовые	весна	лето			
1986	−0,7	4,6	13	626	61	257	41	19,5	
1989	1,3	4,4	15,8	712	106	201	69	42,0	
1990	1,3	3,3	15	889	306	281	77	52,0	
1991	0,7	4,5	17,2	371	30	46	37	51,4	
1992	0	4,2	14,5	592	118	142	50	6,0	
1993	0,5	4,2	14,9	755	115	233	66	15,2	
1994	−1,1	5,6	14,5	632	143	289	87	26,4	1,05
1995	2,7	7,3	16,5	448	54	108	61	45,9	0,92
1997	1,1	4,4	15,4	655	172	214	84	41,7	0,91
1998	1,4	7,3	19,4	466	71	96	27	51,9	
2000	0,8	2	16	594	106	214	57	35,1	1,19
2001	2,6	4,3	14,9	696	56	138	53	37,7	0,92
2002	1,4	4,4	16,6	703	191	128	51	17,7	
2003	0,6	6,4	16,2	473	139	182	57	38,6	1,01
2004	1,2	5,7	16,9	640	201	126	64	45,3	0,99

Широтное распространение вида от гор меридианальной зоны до северной умеренной зоны Европы, секторное распространение от океанических (редко) до субокеанических (преимущественно) и субконтинентальных областей. Вид имеет европейско-югозападноазиатский ареал, восточная граница европейской части ареала проходит по Уралу (Мамаев и др., 1998). Азиатская часть ареала включает Турцию и Иран (Вахрамеева и др., 1991).

По экологическим предпочтениям (по Ellenberg, 1974) *C. rubra* является растением тени (3 балл), индикатором умеренного тепла (5). Растет на почвах от сухих до свежих (4) и от слабокислых и слабощелочных до кальцийсодержащих (чаще) (8). Предпочитает почвы от бедных до умеренно богатых (4).

Входит во флористические комплексы сообществ союзов Cephalanthero-Fagion Тх. 1955 (мезофильные эвтрофные грабово-буковые леса), Erico-Pinion Br.-Bl. 1939 (евросибирские сухие боры) и порядков Quercetali pubescentis Br.-Bl. 1931 (сухие дубравы), Prunetalia Тх. 1952 (антропогенные лесные и кустарниковые сообщества) (Rothmaler, 1976).

Для растения характерно насекомо- и самоопыление (Frank, Klotz, 1990). Размножение семенное и вегетативное — корневыми побегами. Распространение только с помощью семян (Вахрамеева и др., 1991).

Для *C. rubra* указывается (Frank, Klotz, 1990) смешанный тип эколого-фитоценотической стратегии — csg (конкурент — стресс-толерант — рудерал). Другие авторы (Татаренко, Вахрамеева, 1999) характеризуют вид как фитоценотический пациент.

По отношению к комплексному антропогенному фактору вид является олиго-мезогемеробом (om) — выносит нерегулярное экстенсивное влияние — выпас и сенокосение. По отношению к фактору урбанизации — урбаноб, т.е. встречается исключительно вне поселений (Frank, Klotz, 1990).

Вид редкий в силу своей биологии и включен во многие Красные книги и списки редких видов, в том числе в Красные книги России (1988) и Республики Башкортостан (2001). На территории России охраняется в 8 природных заповедниках (Нухимовская, 1994).

Характеристика исследуемой популяции. *Cephalanthera rubra* — вид крайне редкий среди 19 видов семейства Orchidaceae, представленных во флоре Башкирского государственного природного заповедника (Жирнова, 1999). Единственная в заповеднике популяция *C. rubra* сосредоточена на площади 20 м², в разнотравно-зеленомошном разреженном сосняке, на выбросах пород заброшенного хромитового рудника Большой Башарт (квартал 104, выдел 47), где он растет вместе с другими орхидеями — *Epipactis atrorubens* и *E. helleborine*. Сообщество относится к союзу сосново-лиственничных зеленомошных лесов союза Dicrano-Pinion sylvestris (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962 и характеризуется бедным по составу травяным ярусом (27 видов, общее проективное покрытие 15%), в котором преобладает *Orthilia secunda* (L.) House.

Оценка экологических условий местообитания вида по шкалам Элленберга показала, что освещенность меняется от полутени до полусвета (6,2 ступени шкалы), термический режим — умеренно теплый (4,9 ступени шкалы). Вид обитает на почве, промежуточной между сухой и свежей (4-я ступень шкалы увлажнения), со щелочной реакцией (7,3 ступени шкалы) и бедной минеральным азотом (3,1 ступени шкалы). Таким образом, на восточных пределах европейской части ареала вид по отношению к большинству факторов имеет близкие характеристики. И только по отношению к фактору освещенности имеет заметные отличия, предпочитая на Южном Урале более освещенные местообитания.

Возрастной спектр популяции *C. rubra* правосторонний (Жирнова, 1999), с максимумом на группе взрослых вегетативных (виргинильных и временно не цветущих генеративных особей) или (реже) генеративных растений, что согласуется с возрастным спектром вида в других частях ареала: в Южно-Уральском заповеднике (Горичев, 2003) и Татарстане (Фардеева, Исламова, 2004).

Фенология и антропоэкология. Начало цветения приходится на конец июня — начало июля. Полное цветение наступает в среднем $9,07 \pm 1,6$ с крайними датами 3–15 июля. Многолетние наблюдения за онтогенезом конкретных растений на постоянных учетных площадках показали, что в генеративном состоянии одна и та же особь может находиться иногда до 12 лет (возможно, и более), цветет 2–5 лет подряд или с перерывами в 1–4 года (в том числе и с переходом в состояние вторичного покоя). Отдельные растения *C. rubra* зацветали при их первом появлении над землей (Жирнова, 2003), что свидетельствует о выходе генеративных особей из состояния вторичного покоя. Плодоношение — в конце августа — начале сентября, не ежегодное и не интенсивное, зависит от погодных условий и от активности опылителей. Процент плодоносящих растений от общего числа цветущих составляет от 5,3 до 62,1%. В отдельные неблагоприятные годы плодоношение может быть ослаблено из-за полного засыхания соцветий в период бутонизации или цветения (4,3–57,1% от числа цветущих побегов) или повреждения цветonoсов животными-фитофагами (ими скусывается 3,4–17,2% генеративных растений). Процент плодообразования одного побега колеблется в пределах 5,6–50,0% (Жирнова, 2003).

Жизненность ценопопуляции. Жизненное состояние популяций и онтогенетических групп растений является одной из главнейших диагностических характеристик популяционного уровня в оценке общего состояния популяций и их критического или близкого к критическому состояния (Жукова, Ведерникова, 2004). Нами для оценки жизненности ценопопуляций редких видов был предложен популяционный индекс — индекс виталитета ценопопуляций (IVC), рассчитываемый по размерным спектрам составляющих ценопопуляции особей генеративного возрастного состояния (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Индекс рассчитывается с использованием выравнивания методом взвешивания средних:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i — среднее значение i -го признака в ценопопуляции, $\bar{X}_i$ — среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций (при мониторинге одной ценопопуляции — среднее значение для всех лет наблюдений), N — число признаков. Учитывая феномен «признакоспецифичности» (Злобин и др., 1996) для признаков, показавших тенденцию к увеличению с повышением неблагоприятности условий роста, рассчитывалось обратное отношение: $\bar{X}_i / X_i$. Индекс (IVC) вычисляется для каждой ценопопуляции, а в случае мониторинга одной популяции — для каждого года наблюдения. Градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса) выстраивается как ряд ценопопуляций (при мониторинге — ряд лет) по убыванию значения индексов виталитета. Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим условиям реализации ростовых потенций, а наименьшее — худшим условиям. Отношение максимального значения индекса к минимальному его значению будет отражать в пределах исследованных популяций (лет) размерную пластичность вида: ISP (индекс размерной пластичности) = $IVC_{\max} / IVC_{\min}$.

Расчеты IVC произведены нами для семи лет, в которые получены наиболее полные биоморфологические характеристики особей. Учитывались признаки (число листьев, длина и ширина второго листа, высота растения, число бутонов), показавшие тенденцию увеличения параметров с увеличением ключевого признака виталитета особи — длины соцветия, который установлен нами в структуре изменчивости морфологических признаков как эколого-биологический системный индикатор (Паутов, 2002; Ростова, 2002). Наиболее благоприятным для роста растений оказался 2000 г. (IVC = 1,19), неблагоприятными были 1997, 1995 и 2001 гг. (IVC, соответственно, 0,91, 0,92 и 0,92) (табл. 2). Размерная пластичность для этого ряда лет составила 1,31, что соответствует пределам размерной пластичности для многолетних травянистых растений (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Виталитет особей и динамика виталитетной структуры ценопопуляции. Виталитетная разнокачественность (дифференциация) особей является одним из показателей состояния популяции и отражает различные условия реализации ростовых и продукционных процессов, эффективность использования ресурсов местообитания и устойчивость к воздействию стресса отдельных особей (Злобин, 1989).

Нами для оценки виталитета особи использован описанный выше метод оценки виталитета ценопопуляции (IVC). Индекс виталитета особи рассчитывался усреднением нормированных значений всех оцениваемых признаков растений по средним для всей выборки особей по семи годам наблюдений. Выборка составила 156 особей. Минимальное значение индекса — 0,54, максимальное — 1,68, среднее — 0,99. Распределение значений индекса имеет положительную асимметрию ($K_A = 0,53$).

Ранжированный по индексу ряд особей разбит на три класса — *a* (высокий виталитет), *b* (средний) и *c* (низкий). Установка границ класса *b*, по рекомендациям Ю.А. Злобина, в пределах доверительных границ среднего значения сильно заузила объем среднего класса для всей выборки (74*a* – 18*b* – 64*c*), и в результате по отдельным годам объем среднего класса сузился до одной особи. В силу этого, нами классы виталитета установлены пропорциональным делением интервала $\bar{x} \pm 1,96\sigma$ (для уровня значимости 0,05). При этом были получены следующие объемы классов виталитета — 48*a*–70*b* – 38*c*. Только 6 растений в разные годы получили оценку виталитета, выходящую за пределы интервала класса *a*.

Оценка виталитетного типа ценопопуляций в разные годы наблюдений проведена нами с использованием критерия *Q* (Злобин, 1989). Им выделяются три типа ценопопуляций, соответствующие следующим условиям:

1. $Q = 1/2(a+b) > c$ — процветающие ценопопуляции;
2. $Q = 1/2(a+b) = c$ — равновесные ценопопуляции;
3. $Q = 1/2(a+b) < c$ — депрессивные ценопопуляции.

Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции предлагаем использовать отношение $I_Q = (a+b)/2c$. В этом случае положительные значения будут соответствовать процветающему состоянию, отрицательные — депрессивному, а степень отклонения от 1, соответствующей равновесному состоянию, будет отражать степень процветания или депрессии. В табл. 2

приведены характеристики, отражающие виталитетный тип и жизненность ценопопуляций по годам. Можно видеть, что в целом минимальным значениям виталитета соответствуют максимально выраженные депрессивные состояния, а максимальному виталитету — максимальная выраженность процветания ($r^2 = 0,75$). Величины отношения $(a + b)/2c$ (т.е. степень процветания) отрицательно коррелируют с долей особей класса c ($r^2 = 0,94$). Виталитет ценопопуляции положительно коррелирует с долей особей класса a и отрицательно с долей особей класса c ($r^2 = 0,84$ и $r^2 = 0,82$ соответственно).

Таблица 2

Характеристики жизненности и виталитетного типа ценопопуляции
по годам наблюдений

Годы наблюдений	Доля особей по классам виталитета			IVC	$(a+b)/2c$	Q	Виталитетный тип ценопопуляции
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>				
1997	12,5	53,1	34,4	0,91	0,83	0,31	Депрессивная
2001	17,6	47,1	35,3	0,92	0,92	0,32	Депрессивная
1995	13,0	52,2	34,8	0,92	0,78	0,30	Депрессивная
2004	25,9	48,1	25,9	0,99	1,43	0,37	Процветающая
2003	21,1	47,4	31,6	1,01	1,08	0,34	Процветающая
1994	43,5	26,1	30,4	1,05	0,94	0,33	Депрессивная
2000	46,7	33,3	20,0	1,19	2,00	0,40	Процветающая

Динамика популяционных характеристик. Максимальная численность популяции отмечена в благоприятный (влажный и теплый) вегетационный сезон 1994 г., минимальная — в жаркое и засушливое лето 1998 г. Отрицательно сказался на численности популяции и аномально малоснежный период в начале зимы 1997–1998 гг. при сильных заморозках на поверхности почвы (до минус 30–32°C). Из 84 растений *C. rubra*, зафиксированных в 1997 г., 28 экз. (33,3%) в 1998 г. перешли в состояние вторичного покоя, 34 экз. (40,5%) не появляются с 1998 по 2004 гг. Анализ зависимости численности от погодных условий за годы наблюдений показал, что существует прямая зависимость численности популяции от суммы осадков за весенне-летний период ($r^2 = 0,52$). Причем эта тенденция поддерживается как за счет увеличения доли прегенеративной фракции во влажные годы, так и за счет выхода растений после 1998 г. из периода вторичного покоя.

Установлена зависимость жизненности ценопопуляций (IVC) от среднегодового количества осадков (рис. 1). Выявлено, что оптимальным для реализации ростовых потенциалов растений был средневлажный 2000 год. Условия как крайне влажных, так и сухих лет неблагоприятно сказались на росте растений.

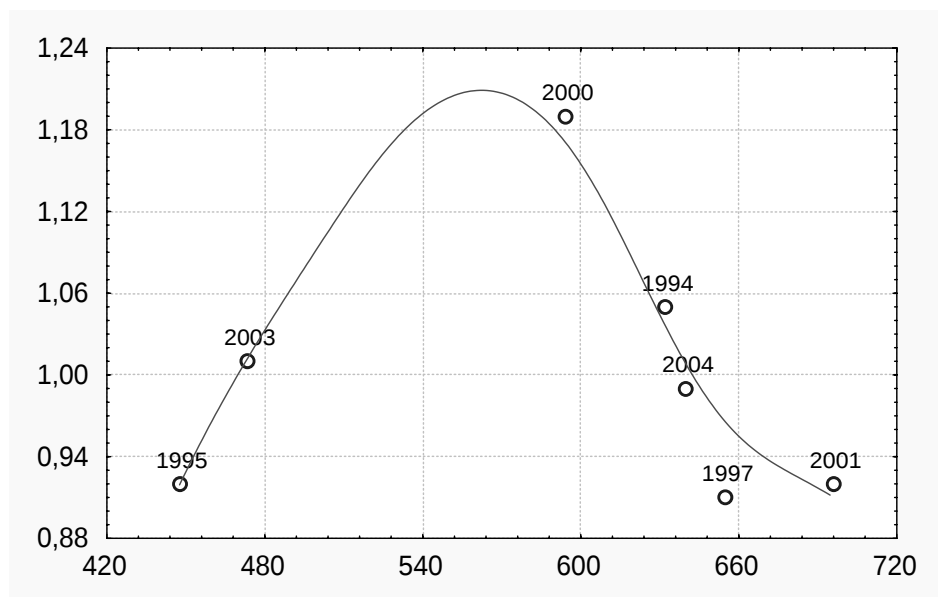


Рис. 1. Зависимость виталитета ценопопуляции (IVC) от среднегодового количества осадков
По оси абсцисс — среднегодовое количество осадков (мм), по оси ординат — индекс виталитета ценопопуляции по размерному спектру особей (IVC)

Среднесуточные температуры фенологической весны — периода активного роста растений, также являются одним из определяющих виталитет ценопопуляции факторов ($r^2 = 0,34$). Наиболее благоприятным для реализации ростовых процессов оказался 2000 г. с прохладной весной, а 1995 год с аномально ранней и теплой весной — одним из наиболее неблагоприятных для роста.

Структура изменчивости морфологических признаков и их пластичность. Генеративный побег *C. rubra* — 9,5–55 см высотой, 2–4(5) мм в диаметре. Стеблевых листьев 5–8, 4,7–15,0 см длиной, 0,7–2,7 см шириной; первый нормальный зеленый лист, как правило, короче и шире второго. Соцветие — 0,5–24,5 см длиной, цветков на побеге — 1–21 (бутонов формируется 2–24), плодов — 1–5. Коробочка — 1,4–2,8 см длиной, 3–7 мм шириной.

Нами изучалась структура изменчивости зависящих от погодных условий признаков: высоты побега, числа листьев, длины и ширины второго листа, длины соцветия и числа бутонов. Из этих признаков число листьев и длина второго листа имеют средний уровень общей изменчивости ($CV = 11\text{--}20\%$) (рис. 2). Остальные признаки имеют высокий уровень. Наименьшим уровнем согласованной изменчивости (R_{ch}^2) характеризуется такой признак, как число листьев, наибольшими значениями — число бутонов, высота побега и длина соцветия.

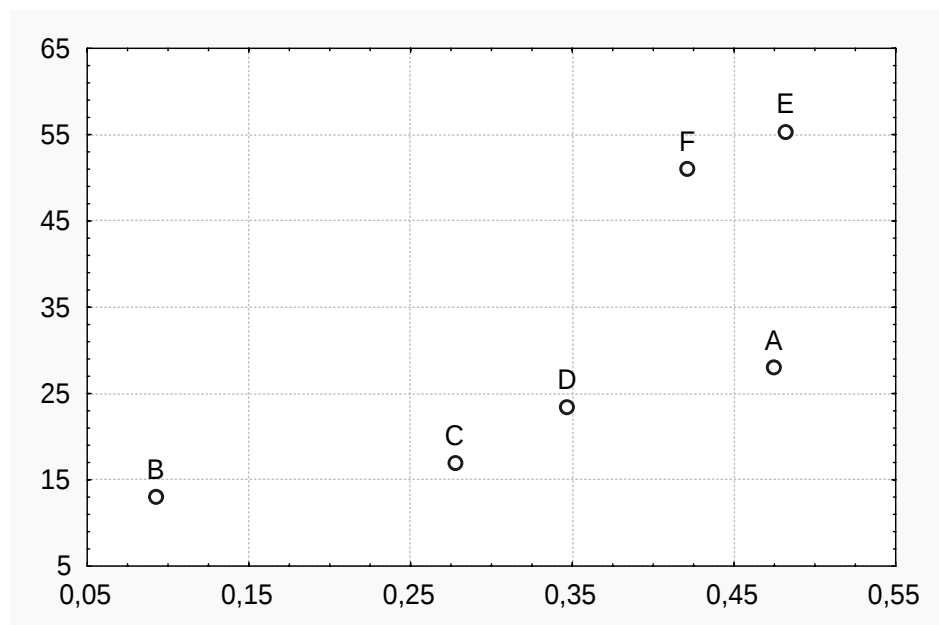


Рис. 2. Структура изменчивости морфологических признаков *C. rubra*
По оси абсцисс — согласованная изменчивость (R^2_{ch}), по оси ординат —
общая изменчивость (CV). А — высота побега, В — число листьев,
С — длина второго листа, Д — ширина второго листа, Е — длина цветия,
В — число бутонов

В структуре изменчивости морфологических признаков *C. rubra* условно можно выделить три группы признаков (Паутов, 2002; Ростова, 2002):

- генетические (таксономические) индикаторы, обладающие относительно низкими общей и согласованной изменчивостью (число листьев);
- биологические индикаторы, обладающие относительно низкой общей и высокой согласованной изменчивостью (высота побега, длина и ширина второго листа);
- эколого-биологические системные индикаторы, обладающие высокими общей и согласованной изменчивостью (число бутонов, длина побега).

Генетические индикаторы обладают относительной автономностью и мало зависят от внешних условий. Биологические индикаторы также в небольшой степени зависят от условий среды и, обладая высокой согласованной изменчивостью, определяют морфологическую структуру («узнаваемость») растения. Эколого-биологические системные индикаторы в своей общей изменчивости зависят от условий среды и при этом, определяя корреляционную структуру организма, влекут за собой согласованные изменения всей морфологической системы растительного организма. Биологических индикаторов с высокой общей и низкой согласованной изменчивостью, в большей степени зависящих от внешних условий и мало связанных с общей структурой организма, среди изучаемых признаков *C. rubra* не обнаружено.

Пластичность признаков оценивалась сопоставлением средних значений признаков по годам наблюдений — как отношение амплитуды пластичности к

коэффициенту свободного развития (максимальному значению признака в условиях оптимума): $I_p = (A - B)/A$, где I_p — индекс фитоценотической пластичности (Злобин, 1989), A и B — максимальное и минимальное среднее значение признака по годам наблюдения. По возрастанию пластичности признаки составили ряд: число листьев (0,16) — длина второго листа (0,18) — ширина второго листа (0,20) — число бутонов (0,26) — высота побега (0,35) — длина соцветия (0,46). Этот ряд совпадает в целом с рядом возрастания средних значений коэффициентов детерминации признаков (R_{ch}^2).

Таким образом, число бутонов и длину соцветия (в большей степени) можно рассматривать как ключевые признаки в оценке состояния растений *C. rubra*. Индекс виталитета ценопопуляции (IVC) также сильнее всего детерминирован средней длиной соцветия ($r^2 = 0,96$, рис. 4).

Онтогенетические тактики. Ю.А. Злобин (1989) различает онтогенетические тактики структурных частей растения и растения в целом в процессе развития, а также тактики, реализуемые в зависимости от положения ценопопуляции на экологическом градиенте. Характер изменения морфологических параметров оценивается по изменению уровня их варьирования (в онтогенезе или на экоклинe), оцениваемого по коэффициенту вариации. Всего им выделяются четыре возможных варианта онтогенетических тактик: тактика стабилизации (варьирование признака стабилизированно), тактика конвергенции (уровень варьирования падает), тактика дивергенции (уровень варьирования возрастает) и тактика неопределенной изменчивости (неопределенные изменения уровня варьирования параметра). К проявлениям онтогенетических тактик можно отнести также соотношения изменчивости и пластичности признака.

Изменение уровня варьирования признака оценивалось нами на градиенте (экоклинe), устанавливаемом по IVC. Координация индекса по годам наблюдений от максимального до минимального значения составила ряд ухудшения условий роста растений. В этом ряду мы отмечаем два варианта онтогенетических тактик. Конвергентную — для числа листьев, длины и ширины второго листа. Дивергентную — для высоты побега, длины соцветия и числа бутонов.

Оценивая соотношение показателей изменчивости и пластичности растений *C. rubra*, следует отметить возрастание диапозона изменчивости признаков с увеличением их средних значений для признаков с конвергентной онтогенетической тактикой и затухание диапозона изменчивости для признаков с дивергентной онтогенетической тактикой (рис. 3, 4).

Результатом отмеченных онтогенетических тактик в условиях нарастания стресса будет общая миниатюризация растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы (число листьев, длина и ширина листа) и реактивностью (дестабилизацией) параметров генеративной сферы. В благоприятных условиях наблюдается увеличение и стабилизация параметров, определяющих успех семенного размножения (длина соцветия, число бутонов). Таким образом, в пессимальных условиях реализуется тактика растения, направленная на выживание, а в оптимальных — на размножение.

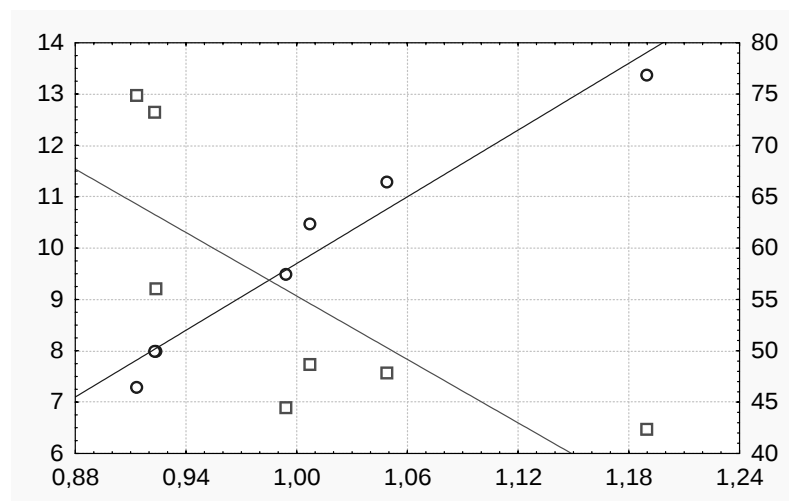


Рис. 3. Зависимость среднего числа листьев (шт., левая ось — $\circ$) и изменчивости признака (CV, правая ось — $\square$) от условий роста (CV). По оси абсцисс — индекс виталитета ценопопуляции по размерному спектру особей (ICV), по левой оси ординат — среднее число листьев (шт.), по правой оси ординат — изменчивость признака (CV)

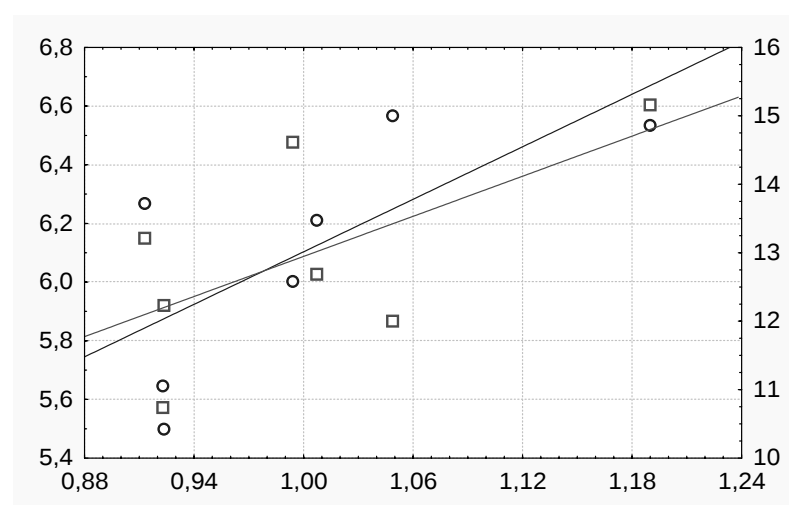


Рис. 4. Зависимость высоты соцветия (см., левая ось — $\circ$) и изменчивости признака (CV, правая ось — $\square$) от условий роста (CV). По оси абсцисс — индекс виталитета ценопопуляции по размерному спектру особей (ICV), по левой оси ординат — среднее число листьев (шт.), по правой оси ординат — изменчивость признака (CV)

Эколого-ценотическая стратегия. Оценка стратегий жизни растений остается одной из ключевых задач популяционной ботаники. На сегодня наиболее популярной является система Раменского–Грайма (Миркин, Наумова, 1998), в которой эколого-ценотическая стратегия вида определяется как место в системе независимых и определяющих выживание организмов факторов — стресса и нарушения. По соотношению потенциального и реализованного роста, темпам роста и величине репродуктивного усилия в условиях максимальных и минимальных значений этих факторов (Grime, 1979; Grime et al., 1988) выделяют три первичных типа стратегии — С (виоленты), S (пациенты) и R (эксплеренты), стоящих на вершинах «треугольника Грайма». Сочетание промежуточных значений формирующих стратегии растений факторов предопределяет выделение не только первичных, но и переходных вторичных типов стратегий — CS, CR, SR, CSR. Проявляющаяся сегодня тенденция увеличения числа предлагаемых стратегических параметров еще более подчеркивает и усиливает «стратегический континуум» (Миркин и др., 1999).

Исходя из наших наблюдений, мы оцениваем эколого-ценотическую стратегию вида как стресс-толерантно-рудеральную (SR). Причем, в зависимости от условий роста и уровня стресса, преобладают S или R составляющие комбинированной стратегии.

В условиях сильного стресса вид проявляет себя как S-стратег (пациент). Это проявляется в отмеченной миниатюризации растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы и перераспределением усилий от развития генеративной сферы на поддержание вегетативной сферы. Экопищевая и фитоценотическая пациентность проявляется в экологической специализации (олиготроф, кальцефил) и в уходе от конкуренции через выбор местообитаний с разреженным растительным покровом. При неблагоприятных условиях, в том числе при затенении (Фардеева, Исламова, 2004), растения переходят в состояние вынужденного покоя (Татаренко, Вахрамеева, 1999). Отмечались случаи, когда растения находились в состоянии подземного покоя 10 лет (Фардеева, 1997).

В благоприятных условиях усиливается R-составляющая комбинированной стратегии — увеличиваются и стабилизируются параметры, интенсифицирующие семенное размножение. Растения могут заселять сильно эродированный или первичный, как в рассматриваемом случае, субстрат. Факт произрастания *C. rubra* на вторичных местообитаниях отмечен в Жигулевском заповеднике (Саксонов, Терентьева, 1992; Чап, 1999). В Европе вид входит в состав вторичных древесно-кустарниковых сообществ.

Указываемая для *C. rubra* в Центральной Европе С-составляющая эколого-ценотической стратегии (Frank, Klotz, 1990) нами не отмечена. По всей видимости, причиной этому — нахождение наблюдаемой популяции на краю географического ареала и, как результат, смещение как экологических, так и стратегических характеристик вида.

Онтогенетическая стратегия. Определение онтогенетической стратегии выживания вида (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004) производилось по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (как среднего значения квадратов коэффициентов попарной корреляции всех признаков — R_m^2) на эоклине. Ранее нами (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004) при исследовании (более чем 30 видов травянистых растений разных жизненных форм и эколого-ценотических стратегий) характера

изменения морфологической целостности растений в условиях нарастания стресса были определены четыре типа онтогенетических стратегий растений:

1. Защитная онтогенетическая стратегия — с усилением стресса происходит усиление координации развития растений (повышается морфологическая целостность растения).

2. Стрессовая онтогенетическая стратегия — с усилением стресса ослабляется координация развития (снижается морфологическая целостность растения).

3. Защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия — при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений (чередование защитной и стрессовой компонент стратегии в понимании Ю.А. Злобина (1989)).

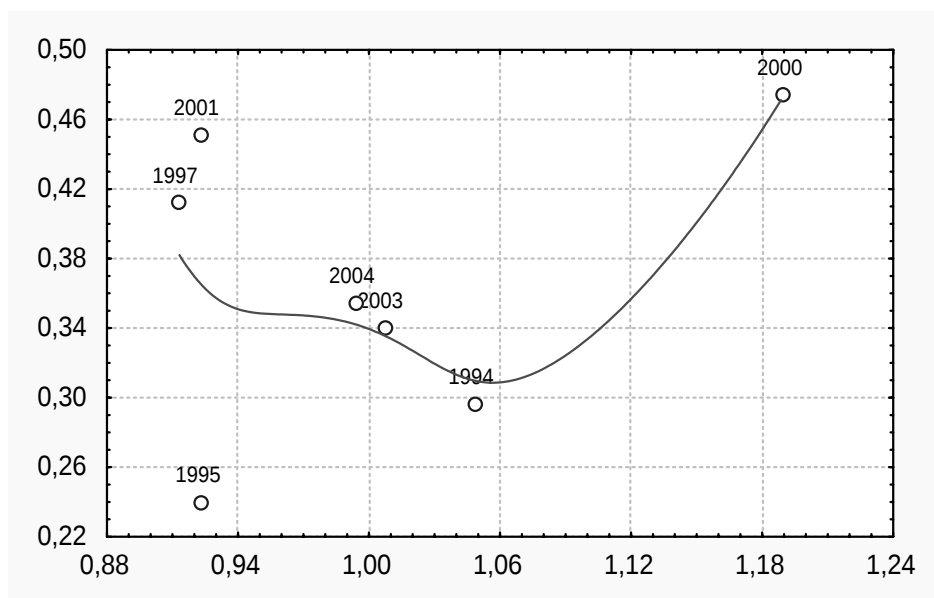


Рис. 5. Тренд онтогенетической стратегии популяции *C. rubra*
По оси абсцисс — индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат — морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R_m^2)

4. Стрессово-защитная онтогенетическая стратегия — при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент).

Для *C. rubra* установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (рис. 5). Коэффициент детерминации имеет максимальное значение в год (2000) наилучшего развития растений ($R_m^2 = 0,47$), затем он снижается до минимальных значений в годы «среднего» развития растений ($R_m^2 = 0,26–0,31$) и вновь возрастает в неблагоприятные для роста годы ($R_m^2 = 0,41–0,45$). В крайне неблагоприятных условиях роста (1995) исчерпываются возможности адаптивного морфогенеза, что приводит к морфологической дезинтеграции — падению

уровня детерминации ($R_m^2 = 0,24$). Таким образом, в онтогенетической стратегии вида можно наблюдать сочетание стрессовой (снижение уровня морфологической интеграции в развитии растений) и защитной (возрастание интеграции) составляющих. Такой тип онтогенетической стратегии соответствует стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

В целом, оценивая состояние и перспективы жизни ценопопуляции *C. rubra* на территории заповедника, можно заключить, что она находится в состоянии динамического равновесия. Флуктуациям подвержены как популяционные характеристики: численность, плотность, соотношение возрастных групп, жизненность, так и организменных характеристик: изменчивость отдельных органов, виталитет особей. Для устойчивого существования в условиях флуктуаций условий среды (усиливающихся на краю географического ареала) вид выработал комбинированный стресс-толерантно-рудеральный тип стратегии.

Перспектива охраны вида в Башкирском заповеднике неблагоприятна. Единственная популяция *C. rubra* может исчезнуть в случае промышленной разработки на территории заповедника хромитового месторождения «Большой Башарт», перспективность которой обоснована институтом геологии УНЦ РАН (г. Уфа) и обсуждалась в литературе (Сначев и др., 1997).

ЛИТЕРАТУРА

- Вахрамеева М.Г., Никитина С.В., Симонов С.К.** Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 221 с.
- Горичев Ю.П.** Некоторые сведения о распространении краснокнижных видов орхидных и состояние их популяций в Южно-Уральском заповеднике // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Материалы Всероссийск. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (20–21 мая 2003 года). Пенза, 2003. С. 18–20.
- Жирнова Т.В.** Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сб. науч. тр. Вып. 1. Миасс, 1999. С. 141–160.
- Жирнова Т.В.** *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: Материалы Междунар. науч. конф. Харьков, 2003. С. 26–28.
- Жукова Л.А., Ведерникова Л.П.** Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. Т. IV. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. С. 14–18.
- Злобин Ю.А.** Принципы и методы ценотических популяций растений. Казань: Казанский университет, 1989. 146 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Мельник Т.И.** Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 6. С. 684–695.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.** Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всеросс. Популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
- Красная книга Республики Башкортостан.** Т. 1: Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа: Китап, 2001. 275 с.
- Красная книга РСФСР (растения).** М: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Мамаев С.А., Куликов П.В., Филиппов Е.Г.** Распространение редких видов сем. Orchidaceae на Урале в связи с проблемами их охраны // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург, 1998. С. 26–40.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.** Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–594.
- Нухимовская Ю.Д.** Сосудистые, моховидные, грибы, лишайники Красных книг СССР и РСФСР в заповедниках России: состояние изученности и охраны // Растения Красных книг в заповедниках России: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Минсельхоза РФ. М., 1994. С. 5–22, 191–298.
- Паутов А.А.** Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. 164 с.
- Ростова Н.С.** Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с.
- Саксонов С.В., Терентьева М.Е.** Орхидные Жигулевского заповедника // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках: Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1992. С. 81–91.
- Сначев В.И., Радченко В.В., Ковалев С.Г.** Хромитовые руды Республики Башкортостан // Уральское горное обозрение. 1997. № 5–7. С. 40–45.
- Татаренко И.В.** Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г.** Жизненные стратегии наземных евроазиатских орхидных // Охорона і культивування орхідей / Матеріали міжнародної наукової конференції (Київ, вересень 1999 р.). Київ: Наук. думка, 1999. С. 82–83.
- Фардеева М.Б.** Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: Автореч. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1997. 26 с.
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.** Онтогенез пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. Т. IV. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. С. 186–190.
- Филонов К.П.** Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника // Труды Башкирск. гос. заповедника. Вып. 2. М., 1963. С. 13–43.
- Чап Т.Ф.** Пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) на Самарской Луке // Охорона і культивування орхідей / Матеріали міжнародної наукової конференції (Київ, вересень 1999 р.). Київ: Наук. думка, 1999. С. 85–87.
- Ellenberg H.** Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1974. Bd. 9. 98 s.
- Frank D., Klotz S.** Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR / Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1990. 167 S.
- Grime J.P.** Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: J. Wiley Publ., 1979. 222 p.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.** Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Communities of British Species. L.: Unwin Hyman Publ., 1988. 892 p.