

Экология и структура ценопопуляций *Goodyera repens* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на Северном Урале

© 2018. И. А. Кириллова, к. б. н., н. с.,
С. В. Дёгтева, д. б. н., врио директора, зав. отделом, с. н. с.,
Ю. А. Дубровский, к. б. н., н. с.,
А. Б. Новаковский, к. б. н., н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,
e-mail: kirillova_orchid@mail.ru, degteva@ib.komisc.ru,
dubrovsky@ib.komisc.ru, novakovsky@ib.komisc.ru

Приведены сведения об экологии, фитоценологической приуроченности и структуре ценопопуляций представителя семейства Орхидные *Goodyera repens* (L.) R. Br. на территории Северного Урала. Данный вид встречается в сообществах всех лесных формаций, распространённых в районе исследования, но чаще произрастает в фитоценозах ассоциации *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*. Предпочитает экотопы со средне влажными, слабокислыми, бедными почвами, растёт под пологом леса в условиях полутени. Образует небольшие полночленные ценопопуляции, численностью до 500 побегов. Средний онтогенетический спектр всех изученных ценопопуляций вида на данной территории (8,7:39,8:37,7:13,8 (j:im:v:g)) соответствует базовому спектру *G. repens*. Можно заключить, что вид достаточно хорошо адаптирован к условиям Северного Урала, где сосредоточены большие массивы малонарушенных лесов и имеется множество подходящих для вида мест произрастания.

Ключевые слова: *Goodyera repens* (L.) R. Br., орхидные, структура ценопопуляций, Северный Урал.

Ecology and structure of *Goodyera repens* (L.) R. Br. (Orchidaceae) coenopopulations in the Northern Urals

© 2018. I. A. Kirillova ORCID: 0000-0001-7774-7709,

S. V. Degteva ORCID: 0000-0003-3641-6123,

Y. A. Dubrovskiy ORCID: 0000-0002-7219-054X,

A. B. Novakovskiy ORCID: 0000-0003-4105-7436,

Institute of Biology of the Komi Scientific Centre of the Ural Branch RAS,
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: kirillova_orchid@mail.ru, degteva@ib.komisc.ru,
dubrovsky@ib.komisc.ru, novakovsky@ib.komisc.ru

Data on ecology, phytocoenological preferences and population structure of the species *Goodyera repens* (L.) R. Br. of Orchidaceae family in the Northern Urals are considered. Investigations were carried out during 2000–2016 in the three protected areas: Pechoro-Ilychsky reserve, Un'insky complex sanctuary and Yugyd Va national park. 23 coenopopulations were studied. 72 relevés with *G. repens* were used to study phytocoenological preferences and ecological parameters of the species. The species has wide phytocoenological range establishing various forest formations and forest types – green moss, herb and sphagnum, being more often in the communities of association *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*. The species establishes mainly ecotopes with medium humidity and weakly acid poor soils, and refers to the semi-shadow group of plants according to Ellenberg's scale. The studied coenopopulations are small and full up to 500 individual shoots. Spatial structure of *G. repens* coenopopulations was determined by occurrence of well-developed isolated clusters resulted from prevailing vegetative reproduction of the model species. In the Komi Republic, such clusters ranging from 1 to 3–6 m² size consist of several tens or hundreds of individual plants with an average density from 9 to 224 shoots per m². All the coenopopulations under study were full and their ontogenetic spectra were similar with the prevalence of immature or adult vegetative shoots. Average ontogenetic spectrum of all the coenopopulations under study was as follows: juvenile shoots – 8.7%, immature – 39.8%, adult vegetative – 37.7%, generative – 13.8%. It corresponds to the basic spectrum of the species that is the evidence of the stable population's state. We suggest that *G. repens* is well adapted to the Northern Urals where there are many suitable ecotopes in the large arrays of intact forests.

Keywords: *Goodyera repens* (L.) R. Br., orchids, coenopopulation structure, the Northern Urals.

Сохранение биологического разнообразия – важнейшая проблема современности [1]. Один из её аспектов – охрана отдельных видов и групп растений. Орхидные, в связи с особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, слабая конкурентоспособность, стеноитопность, низкая реализация семян [2–3] – один из самых редких компонентов флоры. Для успешного сохранения природных популяций этих уязвимых растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии.

Объектом нашего исследования стала *Goodyera repens* (L.) R. Br. (гудайера ползучая) – многолетнее вечнозелёное ползучекорневищное растение [4]. Это голарктический бореальный вид, распространение которого связано с ареалами хвойных [5]. Типичное растение-бриофил, существование которого в значительной степени зависит от присутствия в лесных экосистемах напочвенного покрова из зелёных мхов. Вид имеет широкий ареал, но в связи с нарушением естественных местообитаний становится редким в отдельных его частях [3]. Данные о биологии этого вида фрагментарны [4, 6–10], а для северо-востока Европейской части России отсутствуют.

Целью работы стало изучение особенностей экологии, фитоценотической приуроченности и структуры популяций *G. repens* на Северном Урале в пределах Республики Коми.

Материалы и методы

Исследования проводили с 2006 по 2016 гг. в границах трёх особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Коми – Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника, комплексного заказника регионального значения «Уньинский», входящего в состав буферной зоны заповедника, и национального парка «Югыд ва». Всего изучено 23 ценопопуляции (ЦП) *G. repens* (рис. 1). Для каждой из них выполнено подробное геоботаническое описание растительного сообщества с применением общепринятых методик [11]. При анализе фитоценотической приуроченности и экологической амплитуды вида в районе исследований также использовали 49 геоботанических описаний с *G. repens*, выполненных в разные годы С.В. Дёгтевой и Ю.А. Дубровским и хранящихся в фитоценологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Классификацию

растительности проводили с позиций эколого-фитоценотического подхода с уточнениями [12]. Отношение вида к ведущим экологическим факторам оценивали при помощи экологических шкал Г. Элленберга [13].

При обследовании ЦП *G. repens* использовали общепринятые методики [14]. Счётной единицей был принят парциальный побег. При изучении морфометрических особенностей растений учитывали их высоту, длину соцветия, число и размеры листьев, число цветков. В каждой ЦП проанализированы по 30 побегов разных онтогенетических состояний, в малочисленных ЦП выполняли промеры у всех побегов. Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчёты выполнены с помощью среды R (вер. 3.3.2). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое ± стандартное отклонение, а также границы минимального и максимального значения изученных параметров. Проверку на нормальность распределения выборки значений морфометрических параметров растений проводили с помощью W-теста Шапиро-Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок были выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы

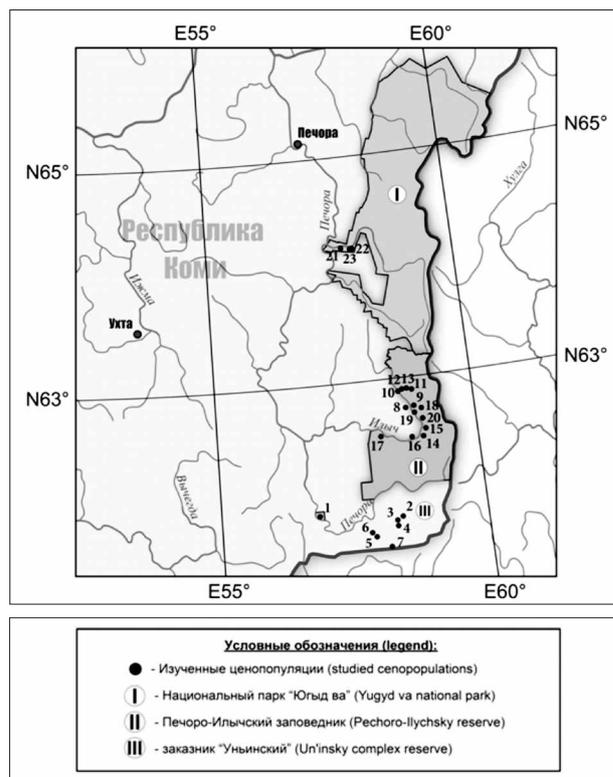


Рис. 1. Район исследований / Fig. 1. Research area

методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (U-критерий Манна-Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

Результаты и обсуждение

Экология и фитоценология. *G. repens* отмечена в сообществах 26 растительных ассоциаций всех без исключения лесных формаций, распространённых на Северном Урале (табл. 1). Чаще всего вид был зафиксирован в сообществах центральной для подзоны средней тайги ассоциации *Piceetum myrtillosohylocomiosum* (табл. 1). Это согласуется с представлениями о том, что в условиях севера бореальной зоны вид тяготеет к тёмнохвойным лесам зелёномошного типа [5, 13]. Пять описаний с *G. repens* при классификации отнесены к ассоциации *Betuletum myrtillosohylocomiosum*. Известно [12], что водораздельные березняки чернично-зелёномошные в районе исследований являются одним из этапов демулационных сукцессий лесного покрова и развиваются на месте ельников чернично-зелёномошных после рубок и пожаров. Принадлежащие к данному синтаксону фитоценозы, описания которых имеются в нашем распоряжении, сформировались в Печоро-Илычском заповеднике на горях тёмнохвойных лесов. В этом крупном резервате модельный вид отмечен и под пологом осинников зелёномошных пирогенного происхождения (табл. 1). Таким образом, в условиях малонарушенных лесных территорий *G. repens* проявляет устойчивость во времени и сохраняется в травяно-кустарничковом ярусе на разных этапах динамических смен лесного покрова. В то же время показано, что при интенсивном антропогенном воздействии (рубки и т. п.) значения показателей проективного покрытия и встречаемости вида снижаются [4, 15].

В целом, анализируя фитоценологический спектр вида, можно заключить, что, несмотря на чёткую приуроченность к ельникам и березнякам чернично-зелёномошным, *G. repens* обладает достаточно широкой фитоценологической амплитудой, охватывающей разнообразные лесные формации и типы насаждений, включая зелёномошные, травяные и сфагновые леса. Таким образом, с точки зрения «принципа биологического разнообразия», вид в настоящее время эволюционно устойчив и сохраняет пул ЦП в разных по своим эколо-

гическим характеристикам местообитаниях.

Для уточнения параметров экологического пространства вида мы проанализировали имеющиеся геоботанические данные с использованием экологических шкал. По отношению к увлажнению *G. repens* относится к группе мезофитов (среднее значение балла по шкале Элленберга $5,9 \pm 0,4$), что согласуется с данными других исследователей [3, 6]. Минимальные значения (5,1) по шкале увлажнения отмечены в ельниках зелёномошных, максимальные (7,2) – в березняках сфагновых. По шкале увлажнения у исследованных ЦП *G. repens* наблюдается наименьшая изменчивость (минимальный коэффициент вариации 7%).

По отношению к богатству почвы элементами минерального питания *G. repens* является мезоолиготрофом ($3,1 \pm 0,4$), отдавая предпочтение почвам с низким содержанием азота. При этом наименьший уровень богатства почв был рассчитан для сосняков зелёномошных (2,2), наибольший – для еловых травяных лесов (4,0). Изменчивость биотических условий по шкале богатства почв была средней (коэффициент вариации 13%). Таким образом, наши данные подтверждают мнение о том, что модельный вид предпочитает бедные почвы [8, 16]. Однако до сих пор не ясно, оказывает ли увеличение концентрации питательных веществ в почве прямое негативное воздействие на распространение *G. repens*, либо это влияние косвенное. Последнее возможно через конкуренцию с другими видами или является следствием изменения активности грибов-симбионтов, которые более интенсивно вступают в связь с растениями на бедных почвах [17].

На шкале кислотности почв *G. repens* занимает позицию субацидофила ($3,5 \pm 0,7$), на изученной территории встречался в основном на слабокислых почвах. Приуроченность вида к слабокислым почвам отмечена и другими исследователями [3, 8]. Следует подчеркнуть, что по параметру кислотности отмечена максимальная изменчивость условий местообитаний вида (коэффициент вариации 20%). Наиболее кислые почвы (2,4) отмечены в ельниках зелёномошных, максимальный балл по шкале (5,2) и наименее кислые почвы – в пихтарниках кислично-зелёномошных.

По отношению к фактору освещённости *G. repens*, обитающая под пологом лесов, проявила себя как растение полутеневого группы ($5,0 \pm 0,6$). Коэффициент вариации условий местообитаний вида по данной шкале составил 12%, что свидетельствует о средней

Таблица 1 / Table 1

Приуроченность *Goodyera repens* к различным синтаксонам лесной растительности Северного Урала
Goodyera repens in different associations of forests in the Northern Urals

Класс формаций Class of formations	Формация Formation	Тип насаждения Type of forest	Ассоциация Association	N	№ ценопопуляции Coenopopulation No
Мелколиственные леса Deciduous forests	Осинники Aspen forests	Зеленомошный green moss	<i>Populetum tremulae gymnocarpioso-hylocomiosum</i>	1	9
			<i>Populetum tremulae vaccinoso-hylocomiosum</i>	1	–
			<i>Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum</i>	1	17
		Травяной herb	<i>Populetum tremulae gymnocarpiosum</i>	3	–
	Березняки Birch forests	Зеленомошный green moss	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	5	18
			<i>Betuletum vaccinoso-ruboso saxatilis-hylocomiosum</i>	2	5
		Сфагновый sphagnum	<i>Betuletum globulari caricoso-equisetosum sylvatici-sphagnosum</i>	1	12
Светлохвойные леса Light coniferous	Сосняки Pine forest	Зеленомошный green moss	<i>Pinetum vaccinoso-hylocomiosum</i>	1	–
			<i>Pinetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	1	–
	Лиственничники Larch forests	Травяной herb	<i>Laricetum aconitosum</i>	1	13
Темнохвойные леса Dark coniferous	Ельники (Picea) forests	Зеленомошный green moss	<i>Piceetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	25	2–4, 6, 8, 10, 11, 14–16, 21
			<i>Piceetum ruboso saxatilis-hylocomiosum</i>	2	7
			<i>Piceetum gymnocarpioso-hylocomiosum</i>	4	1
			<i>Piceetum oxalidoso-hylocomiosum</i>	2	22
			<i>Piceetum calamagrostidoso-hylocomiosum</i>	1	19
		Травяной herb	<i>Piceetum gymnocarpiosum</i>	2	–
			<i>Piceetum dryopteridosum</i>	1	–
			Долгомошный polytrichum	<i>Piceetum myrtilloso-polytrichosum</i>	2
		Сфагновый sphagnum	<i>Piceetum myrtilloso-sphagnosum</i>	4	–
			<i>Piceetum equisetosum sphagnosum</i>	3	20
	<i>Piceetum myrtilloso-caricoso-sphagnosum</i>		2	–	
	Пихтарники Spruce (Abies) forests	Зеленомошный green moss	<i>Abietetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	1	23
			<i>Abietetum oxalidoso-hylocomiosum</i>	1	–
			<i>Abietetum gymnocarpioso-hylocomiosum</i>	1	–
		Травяной herb	<i>Abietetum dryopteridosum expansae</i>	1	–
Кедрачи Siberian pine forests	Зеленомошный green moss	<i>Cembretum myrtilloso-hylocomiosum</i>	2	–	

Примечание: N – количество описаний. Прочерк означает отсутствие данных.
 Note: N – number of relevés; “–” no data.

Таблица 2 / Table 2

Морфометрические признаки генеративных побегов *Goodyera repens* на Северном Урале
Morphometric parameters of *Goodyera repens* generative individuals in the Northern Urals

Признак Parameters	Заказник «Уньинский» (ЦП 2–7)	Печоро-Ильчский заповедник (ЦП 1, 8–20)	Национальный парк «Югыд ва» (ЦП 21–23)	Уровень значимости Level of significance		
	Un'insky com- plex sanctuary (CP 2–7)	Pechoro-Ilychsky reserve (CP 1, 8–20)	Yugyd va national park (CP 21–23)	1–2	2–3	1–3
	1	2	3			
Высота растения, см Plant height, cm	20,71±3,42 (8,8–29,5)	20,0±3,49 (10,0–30,0)	19,34±2,86 (12,0–27,0)	–	–	**
Длина соцветия, см Length of inflores- cence, cm	5,13±1,16 (1,5–8,5)	5,12±1,36 (2,0–9,4)	4,63±1,31 (2,3–8,0)	–	*	*
Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.	2,91±0,90 (1–8)	3,14±0,86 (1–7)	2,93±0,77 (2–5)	**	–	–
Длина нижнего листа, см Length of the lower leaf, cm	3,0±0,60 (1,6–4,6)	3,34±0,72 (1,5–5,8)	2,51±0,49 (1,5–4,0)	**	**	**
Ширина нижнего листа, см Width of the lower leaf, cm	1,28±0,20 (0,8–1,9)	1,22±0,24 (0,3–2,1)	1,17±0,15 (0,8–1,4)	**	–	**
Длина второго листа, см Length of the sec- ond leaf, cm	2,69±0,58 (1,4–4,4)	3,05±0,74 (1,5–5,2)	2,17±0,54 (1,2–4,4)	**	**	**
Ширина второго листа, см Width of the sec- ond leaf, cm	1,30±0,21 (0,8–1,9)	1,20±0,24 (0,7–2,0)	1,15±0,17 (0,8–1,5)	**	–	**
Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.	17,18±5,36 (2–33)	15,60±4,38 (4–30)	13,86±4,68 (4–25)	**	**	**

Примечание: «–» – различия не достоверны; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.
Note: “–” – the differences are not significant; * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

изменчивости фактора. При этом условия наибольшего затенения (4,0) отмечены в пихтарниках травяного типа, где развит густой покров из папоротников, а максимальный уровень освещённости (6,4) выявлен для ЦП ельников чернично-зеленомошных.

Морфология. Исследование морфометрических параметров генеративных побегов *G. repens* на Северном Урале показало, что их средняя высота на модельной территории составляет 20,1±3,4 (8,8–30,0) см. На каждый побег приходится 3,0±0,9 (от 2 до 8) листа, 3,2±0,7 (1,5–5,8) см длиной и 1,2±0,2 (0,7–2,0) см шириной, и 16±4,7 (2–33) цветков. Длина соцветия – 5,1±1,3 (1,5–9,4) см. На

Южном Урале [6] генеративные побеги вида чуть меньшей длины (в среднем 17,8 см), но с более крупными листьями (в среднем 4,3 см длиной и 1,4 см шириной) и большим количеством цветков в соцветии (в среднем 20 шт.). В Мурманской области и Центральной Якутии [18] генеративные побеги *G. repens* мельче. В Мурманской области высота их составляет 16,6 см, на побег приходится в среднем 3 листа 2,6 см длиной и 1,1 см шириной, но здесь отмечено максимальное количество цветков – 22 шт. Самые маленькие растения отмечены в Центральной Якутии, что обусловлено резко континентальным климатом и бедными мерзлотно-таёжными почвами данного регио-

на [18]. Мало изменяется по ареалу вида такой признак, как число листьев, в разных точках ареала на растение в среднем приходится 3–4 листа.

Изменяются размеры генеративных побегов вида и на изученной нами территории. Показано (табл. 2), что при продвижении на север уменьшаются число цветков в соцветии и ширина листьев. Самые мелкие растения отмечены в более северных ЦП – с территории национального парка «Югыд ва».

В целом надо отметить, что морфометрические параметры генеративных побегов *G. repens* слабо варьируют по ареалу вида и по территории района исследований. Вероятно, это связано с древностью этого таксона [5], а также его приуроченностью к лесным сообществам.

Морфометрические признаки побегов *G. repens* различных онтогенетических состояний вида на изученной территории (на примере Печоро-Илычского заповедника) приведены в таблице 3.

Структура ценопопуляций. Численность ЦП *G. repens* в лесах Северного Урала составляет от нескольких десятков до нескольких сотен побегов (табл. 4). Наиболее крупная ЦП насчитывает свыше 500 растений, самая маленькая – 28. Для Южного Урала были описаны ЦП сходной численности – от 40 до 500 побегов [6]. В Мурманской области ЦП вида насчитывают 30–350 побегов

[19], в Тверской области – 90–10378 [20]. Пространственная структура ЦП *G. repens* определяется наличием хорошо выраженных обособленных скоплений, что объясняется преимущественно вегетативным способом возобновления этого вида. В Республике Коми такие скопления, площадью от 1 до 3–6 м², состоят из нескольких десятков или сотен растений со средней плотностью размещения от 9 до 224 побегов на 1 м².

Все изученные нами ЦП вида на территории Северного Урала полночленные, их онтогенетические спектры достаточно сходные, с преобладанием имматурных или взрослых вегетативных побегов (табл. 4). Это характерно для ЦП *G. repens* и в других частях ареала [4, 7] и определяется биологическими особенностями вида. По данным [4], в ЦП этого вида вегетативное размножение наблюдается у 75% взрослых вегетативных и генеративных особей и сопровождается омоложением в основном до имматурного онтогенетического состояния. На территории Северного Урала меняется соотношение имматурных и взрослых вегетативных побегов в онтогенетических спектрах: по направлению к северу увеличивается доля вегетативных побегов и уменьшается число имматурных особей (рис. 2). Наименее представлены в ЦП ювенильные растения. Доля цветущих растений в обследованных ЦП также невелика.

Таблица 3 / Table 3

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний побегов *Goodyera repens* в Печоро-Илычском заповеднике / Morphometric parameters of *Goodyera repens* individuals of different ontogenetic stages in Pechoro-Ilychsky reserve

Признак Parameters	Онтогенетическое состояние Ontogenetic stage			
	ювенильное juvenile	имматурное immature	взрослое вегетативное vegetative mature	генеративное generative
ЧЛ, шт. NL, pcs.	2,10±0,64 (1–3)	2,80±0,44 (2–3)	3,80±0,72 (3–6)	3,10±0,85 (2–8)
Д1Л, см L1L, cm	1,00±0,34 (0,5–1,4)	1,80±0,29 (1,4–2,2)	2,50±0,53 (1,4–3,8)	3,20±0,71 (1,5–5,8)
Ш1Л, см W1L, cm	0,40±0,09 (0,3–0,5)	0,60±0,13 (0,4–0,8)	0,90±0,19 (0,7–1,2)	1,20±0,23 (0,8–2,1)
Д2Л, см L2L, cm	1,00±0,44 (0,6–1,9)	1,60±0,47 (0,5–2,1)	2,30±0,63 (0,5–4,0)	3,00±0,72 (1,4–5,2)
Ш2Л, см W2L, cm	0,30±0,07 (0,3–0,5)	0,70±0,11 (0,5–0,8)	0,90±0,15 (0,7–1,2)	1,20±0,23 (0,7–2,0)

Примечание: ЧЛ – число листьев, Д1Л – длина первого (нижнего) листа, Ш1Л – ширина первого листа, Д2Л – длина второго листа, Ш2Л – ширина второго листа.

Note: NL – number of leaves, L1L – length of the first (lower) leaf, W1L – width of the lower leaf, L2L – length of the second leaf, W2L – width of the second leaf.

Таблица 4 / Table 4

Характеристика ценопопуляций (ЦП) *Goodyera repens* на Северном Урале
 Characteristics of *Goodyera repens* coenopopulation in the Northern Urals

№ ЦП № CP	Численность ЦП, побегов Number of individuals of coenopopulation	Онтогенетический спектр ЦП, % Ontogenetic spectrum of coenopopulation, %			
		j	im	v	g
1	≈ 200	6,4	50,8	33,2	9,6
2	150	9,3	40,0	46,0	4,7
3	37	10,8	37,8	40,5	10,8
4	150	7,1	57,5	24,4	11,0
5	140	12,9	46,8	25,2	15,1
6	240	12,7	46,0	33,3	8,0
7	110	1,9	32,0	43,7	22,3
8	250	6,9	48,8	37,1	7,3
9	360	3,8	38,1	41,0	17,1
10	> 100	6,0	56,8	18,4	18,9
11	250	6,7	45,2	23,3	24,8
12	220	11,6	54,5	26,3	7,6
13	≈ 100	4,1	36,1	32,0	27,8
14	> 500	9,7	27,0	27,8	35,5
15	≈ 300	6,5	29,3	42,3	22,0
16	≈ 400	7,1	51,4	25,0	16,4
17	140	10,2	26,3	51,8	11,7
18	140	15,8	26,3	48,1	9,8
19	≈ 100	7,7	23,1	49,2	20,0
20	≈ 100	18,0	48,0	24,0	10,0
21	350	11,4	31,7	49,1	7,7
22	≈ 200	12,9	46,0	35,6	5,5
23	≈ 200	5,1	30,1	62,8	1,9

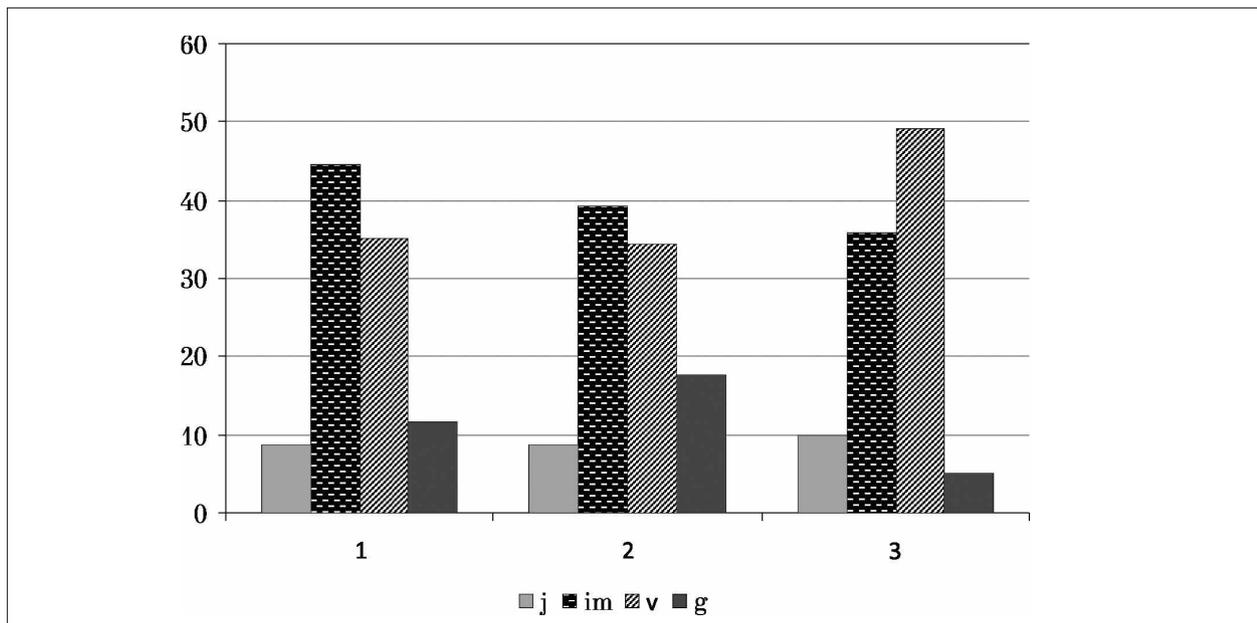


Рис. 2. Усреднённые онтогенетические спектры ценопопуляций *Goodyera repens* с территории Северного Урала (на градиенте юг – север). По горизонтали: 1 – заказник «Уньинский», 2 – Печоро-Ильчский заповедник, 3 – национальный парк «Югыд ва»; по вертикали – доля особей разных онтогенетических состояний (в %): j – ювенильного, im – иммагурного, v – взрослого вегетативного, g – генеративного
 Fig. 2. Averaged ontogenetic spectra of *Goodyera repens* coenopopulations in the Northern Urals. Horizontally: 1 – Un'insky complex sanctuary; 2 – Pechoro-Ilychsky reserve; 3 – Yugyd va national park; vertically: portion of individuals of different ontogenetic stages, %: j – juvenile, im – immature, v – vegetative mature, g – generative

Средний онтогенетический спектр всех изученных ЦП *G. repens* на Северном Урале оказался следующим: ювенильные побеги – 8,7%, иммагурные – 39,8%, взрослые вегетативные – 37,7%, генеративные – 13,8%. Он соответствует базовому спектру этого вида (15:38:35:12) [3]. Это свидетельствует о том, что условия для произрастания вида в лесах Северного Урала благоприятные.

Заключение

Исследования *Goodyera repens* (L.) R. Br. на Северном Урале показали, что вид обладает достаточно широкой фитоценотической амплитудой, охватывающей разнообразные лесные формации и типы насаждений, включая зеленомошные, травяные и сфагновые леса. Предпочитает экотопы со средне влажными, слабокислыми, бедными почвами. Произрастая под пологом леса, относится к растениям полутеневой группы. На обследованной территории образует небольшие полночленные ценопопуляции, численностью до 500 побегов, с преобладанием иммагурных и взрослых вегетативных побегов. Средний онтогенетический спектр всех изученных ценопопуляций вида отражает их устойчивое состояние. Можно заключить, что вид достаточно хорошо адаптирован к условиям Северного Урала, где имеются большие массивы малонарушенных лесов с множеством подходящих для вида мест произрастания.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований Уральского отделения Российской академии наук, проект № АААА-А17-117112270073-0 «Разнообразие основных компонентов экосистем в широтном и высотном градиентах западного макросклона Северного и Приполярного Урала».

Литература

1. Duffy J.E., Godwin C.M., Cardinale B.J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity // *Nature*. 2017. V. 549. P. 261–264.
2. Swartz N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of Botany*. 2009. V. 104. No. 3. P. 543–556.
3. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России: биология, экология, охрана. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 474 с.
4. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
5. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. 244 с.

6. Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К. Эколого-ценоцические особенности *Goodyera repens* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сборник научных трудов. Вып. 3. Уфа, 2008. С. 57–66.

7. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Галкина М.А. Некоторые особенности биологии *Goodyera repens* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в разных частях ареала // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции. М., 2011. С. 90–95.

8. Tsiftsis S., Tsiropidis I., Papaioannou A. Ecology of the orchid *Goodyera repens* in its southern distribution limits // *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2012. V. 146. No. 4. P. 857–866.

9. Brzosko E., Wrblewska A., Jermakowicz E., Hermaniuk A. High level of genetic variation within clonal orchid *Goodyera repens* // *Plant Syst. Evol.* 2013. V. 299. No. 8. P. 1537–1548.

10. Claessens J., Kleynen J. The pollination of European Orchids Part 4: *Goodyera* and *spiranthes* // *Journal of the hardy orchid society*. 2016. V. 13. No. 2 (80). P. 54–62.

11. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб.: СПбГУ. 2008. 71 с.

12. Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб.: Наука, 2014. 291 с.

13. Дёгтева С.В., Новаковский А.Б. Эколого-ценоцические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 182 с.

14. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.

15. Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2016. № 4. С. 92–99.

16. Kolon K., Sarosiek J., Zarczyńska H. The ecology of populations of *Goodyera repens* (L.) R.Br. in the area of Augustów Forest // *Proceedings of the Symposium on Biology and Ecology of European Orchids*. Wrocław: Uniwersytetu Wrocławskiego, 1990. P. 85–93.

17. Rasmussen H. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 444 p.

18. Галкина М.А., Казанцева Е.С. Особенности биологии некоторых представителей семейства Orchidaceae Juss. в Центральной Якутии и других частях ареала // *Вестник СВФУ*. 2014. Т. 11. № 3. С. 22–27.

19. Блинова И.В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения

ния в Европе // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 2. С. 212–240.

20. Хомутовский М.И. Орхидные (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности // Фиторазнообразие восточной Европы. 2014. Т. 8. № 3. С. 45–62.

References

1. Duffy J.E., Godwin C.M., Cardinale, B. J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity // Nature. 2017. V. 549. P. 261–264.

2. Swartz N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // Annals of Botany. 2009. V. 104. No. 3. P. 543–556.

3. Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moskva: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 474 p. (in Russian).

4. Tatarenko I.V. Orchids of Russia: life forms, biology, strategy of preservation. Moskva: Argus, 1996. 207 p. (in Russian).

5. Tolmachev A.I. Introduction to plant geography. Leningrad: Izdatelestvo Leningradskogo universiteta, 1974. 244 p. (in Russian).

6. Zhirnova T.V., Martynenko V.B., Gaysina R.K. Ecological-cenotic features of *Goodyera repens* (Orchidaceae) in the Bashkir reserve // Biological diversity, speleological objects and historical and cultural heritage of the protected natural territories of the Republic of Bashkortostan: Sbornik nauchnykh trudov. V. 3. Ufa, 2008. P. 57–66 (in Russian).

7. Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Galkina M.A. Some biological features of *Goodyera repens* (L.) R. Br. (Orchidaceae) in the different parts of the area // Protection and cultivation of orchids: Materialy IX Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii. Moskva, 2011. P. 90–95 (in Russian).

8. Tsiftsis S., Tsiripidis I., Papaioannou A. Ecology of the orchid *Goodyera repens* in its southern distribution limits // Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. 2012. V. 146. No. 4. P. 857–866.

9. Brzosko E., Wróblewska A., Jermakowicz E., Hermaniuk A. High level of genetic variation within clonal

orchid *Goodyera repens* // Plant Syst. Evol. 2013. V. 299. No. 8. P. 1537–1548.

10. Claessens J., Kleynen J. The pollination of European Orchids Part 4: *Goodyera* and spiranthes // Journal of the hardy orchid society. 2016. V. 13. No. 2 (80). P. 54–62.

11. Ipatov V.S., Mirin D.M. Description of phytocenosis. Guidelines. Teaching-methodical manual. Sankt-Peterburg: SPbGU. 2008. 71 p. (in Russian).

12. Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. Forest vegetation of the river basin Ilych in the borders of the Pechora-Ilychsky Reserve. Sankt-Peterburg: Nauka, 2014. 291 p. (in Russian).

13. Degteva S.V., Novakovskiy A.B. Ecological-cenotic groups of vascular plants in phytocenoses of landscapes of the Upper and Middle Pechora Basin. Ekaterinburg: UrO RAN, 2012. 182 p. (in Russian).

14. Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. The populations of rare species of plants: the theoretical foundations and methodology of the study. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. 439 p. (in Russian).

15. Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M. The response of species in the ground cover of a bilberry type spruce stand to logging // Trudy Karelynskogo nauchnogo centra RAN. 2016. No. 4. P. 92–99 (in Russian).

16. Kolon K., Sarosiek J., Zarczyńska H. The ecology of populations of *Goodyera repens* (L.) R.Br. in the area of Augustów Forest // Proceedings of the Symposium on Biology and Ecology of European Orchids. Wrocław: Uniwersytetu Wrocławskiego, 1990. P. 85–93.

17. Rasmussen H. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 444 p.

18. Galkina M.A., Kazantseva E.S. Biological features of some Orchidaceae Juss. species in the Middle Yakutia and in other parts of their distribution range // Vestnik SVFU. 2014. V. 11. No. 3. P. 22–27 (in Russian).

19. Blinova I.V. Number of individuals and dynamics of orchid populations at the Northern limit of their distribution in Europe // Botanicheskiy zhurnal. 2009. V. 94. No. 2. P. 212–240 (in Russian).

20. Homutovskiy M.I. Orchids of Valdai Elevation // Fitoraznoobraziye vostochnoy Evropy. 2014. V. 8. No. 3. P. 45–62 (in Russian).