

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ФИЛИМОНОВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Elena.Filimonova@urfu.ru

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Margarita.Glazyrina@urfu.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

ЕВГЕНИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ РАКОВ

старший преподаватель департамента наук о Земле и космосе Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
evgeniy-rakov@mail.ru

MALAXIS MONOPHYLLOS* (L.) SW. НА ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТВАЛАХ СРЕДНЕГО УРАЛА И В ЕСТЕСТВЕННОМ МЕСТООБИТАНИИ

Заселение антропогенных местообитаний (в том числе нарушенных промышленностью земель) орхидными (*Orchidaceae* Juss.) в последние годы отмечается в зарубежной и отечественной литературе многими авторами. Одним из таких видов является *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., внесенный в Красные книги 35 регионов России и охраняемый во многих европейских странах. Изучение популяций редких видов в антропогенных местообитаниях имеет большое значение, особенно в условиях продолжающегося снижения их численности в природной среде. Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров особей *M. monophyllos*, произрастающих на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала (золоотвал Нижнетуриной государственной районной электростанции, золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота) и в естественном лесном сообществе (лесопарк «Юго-западный», г. Екатеринбург). Проведенные исследования показали, что во всех изученных местообитаниях распределение особей *M. monophyllos* в пространстве является групповым. Ценопопуляции являются нормальными, полночленными. На золоотвалах Нижнетуриной и Верхнетагильской ГРЭС ценопопуляции *M. monophyllos* – генеративно-ориентированные, молодые зреющие; на дамбе гидроотвала и в лесопарке «Юго-западный» (г. Екатеринбург) – вегетативно-ориентированные, молодые. Выявлено, что особи *M. monophyllos* с промышленных отвалов по большинству биометрических показателей соответствуют размерам особей из естественных местообитаний и по сравнению с контролем достоверных различий не имеют. В антропогенных местообитаниях особи *M. monophyllos* характеризуются сниженным плодообразованием по сравнению с контролем.

Ключевые слова: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., промышленные отвалы, ценопопуляция, фитоценоз, редкие виды, *Orchidaceae*

ВВЕДЕНИЕ

Одной из наиболее важных научно-практических задач, стоящих перед биологическим сообществом, является проблема сохранения видового разнообразия. Производственная, хозяйственная и рекреационная деятельность че-

ловека приводит к значительным изменениям растительного покрова на Земле. Следствием этого процесса является в том числе сокращение естественных ареалов редких видов, что влечет за собой уменьшение их численности, а порой и полное их уничтожение. С одной стороны,

деятельность человека приводит к изменениям условий среды обитания, а с другой – к созданию новых, вторичных местообитаний, которые, по крайней мере частично, служат альтернативой для некоторых видов, в том числе редчайших [18], [19].

В первую очередь нуждаются в охране виды растений, имеющие спорадическое распространение, представленные малочисленными популяциями, приуроченные к определенным специфическим экологическим нишам, обладающие длительным циклом возобновления, низкой конкурентоспособностью в составе фитоценозов и др. Многие из этих признаков присущи представителям семейства *Orchidaceae* Juss. [6].

Заселение антропогенных местообитаний (в том числе нарушенных промышленностью земель) орхидными в последние годы отмечается в зарубежной и отечественной литературе многими авторами [7], [15], [16], [21], [22].

Знания о свойствах этих вторичных популяций имеют большое значение, особенно в условиях продолжающегося снижения их численности в природных местообитаниях. Одним из таких видов является *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (подсемейство *Epidendroideae* Lindl.). Вид внесен в Красные книги 35 регионов России [2] и охраняется во многих европейских странах [13].

Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций *M. monophyllos* в местообитаниях нарушенных промышленностью земель Среднего Урала и в естественном растительном сообществе, а также изучение морфологических параметров особей данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

M. monophyllos – бореальный евразийский вид с голарктическим ареалом; гемикриптофит, поликарпик. Запасающие органы представлены наземным клубнем побегового происхождения (туберидием, фотосинтезирующей псевдобульбой) овальной формы, одетым влагалищем зеленого листа и низовыми чешуевидными и влагалищными листьями [2], [6: 45].

В естественных условиях вид предпочитает поляны во влажных лесах, сырые луга, заросли кустарников, моховые болота [2]. Изредка встречается во многих районах лесной зоны Урала: от 62 °с. ш. (верховья Вычегды) до 53 °с. ш. (Башкирский заповедник) [6: 47].

M. monophyllos в конкурентном отношении слабый вид. Он предпочитает расти в условиях более или менее разреженного травостоя (общее проективное покрытие (ОПП) не более 60 %), избегая близкого соседства растений с крупными надземными частями. Чаще растет одиночными экземплярами или небольшими группами численностью не более 100 особей.

Наши исследования проводились на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала. Район находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Рельеф района низкорослый.

При обследовании флоры и растительности техногенных отвалов были обнаружены ценопопуляции *M. monophyllos* (табл. 1). Все ценопопуляции *M. monophyllos* находятся в формирующихся на отвалах лесных фитоценозах. Возраст растительных сообществ составляет 20–55 лет. Условия увлажнения соответствуют влажно-луговому режиму [11].

Таблица 1

Характеристика местообитаний *Malaxis monophyllos* на Среднем Урале

Местообитание	Субстрат	Возраст сообщества, лет	Степень увлажнения [11]	Численность популяции	Сомкнутость кроны, %	ОПП травяно-кустарничкового яруса, %
<i>Антропогенные</i>						
Золоотвал Верхнетагильской ГРЭС	Зола; зола с нанесением грунта	50	68,0	42	70–80	15–40
Гидроотвал глинистых пород Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота	Полигоны: седиментированные глины. Дамбы: глинистые породы вскрыши, запесоченные глины	30	68,5	38	60–70	30
Золоотвал Нижнетуриной ГРЭС	Зола	20–25	71,0	400	нет	30
<i>Естественное</i>						
Лесопарк «Юго-западный» (г. Екатеринбург)	Дерново-подзолистая почва	115–130	69,5	18	60	30

Основу древесного яруса формирующихся растительных сообществ составляют раннесукцессионные виды: *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth. К 30–40 годам появляется подрост

из поздне-сукцессионных видов: *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и подлесок из кустарников: *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., видов рода *Salix* [5].

В июле 2016 года были изучены ценопопуляции *M. monophyllos* на золоотвалах Нижнетуринской (НТГРЭС) и Верхнетагильской (ВТГРЭС) государственных районных электростанций и дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота. В качестве контроля была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* в естественном лесном сообществе – лесопарк «Юго-западный» (г. Екатеринбург).

Золоотвал НТГРЭС (58°41'1" с. ш., 60°0'10" в. д.) расположен в 19 км от г. Нижняя Тура, его площадь составляет около 440 га. Золоотвал заливался пульпой с 1992 по 2015 год. После завершения работы каких-либо рекультивационных мероприятий на нем не проводилось. Золоотвал расположен на месте бывшего Вогульского болота, его зарастание осуществляется за счет заноса семян из окружающих его со всех сторон сосновых лесов. Особенностью золоотвала являются сильная обводненность и минимальное антропогенное влияние на процесс самозарастания.

Агрохимический анализ золы показал, что в ней практически отсутствует азот, содержание подвижных фосфатов – высокое (до 30 мг/100 г золы), доступного калия – среднее (11,4 мг/100 г золы), реакция среды слабощелочная.

Золоотвал ВТГРЭС (57°20'21" с. ш., 59°56'30" в. д.) расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (речная сеть принадлежит бассейну р. Тобол), его площадь составляет 125 га, высота дамб – от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурого угля Челябинского угольного бассейна: Коркинского разреза и Калачевских шахт. Реакция среды «свежей» золы слабощелочная (рН = 8,5). Обеспеченность подвижными фосфатами достаточная, калием – низкая. По механическому составу зола представляет собой супесь: 60,84 % – физический песок (>0,01), 19,69 % – физическая глина (<0,01) [10: 49, 51]. Реакция среды субстрата на время проведения исследований – слабокислая, ближе к нейтральной (рН = 6,8).

Гидроотвал Шуралино-Ягодного месторождения золота (57°24'34" с. ш., 60°10'28" в. д.) расположен в 2 км от села Шурала Невьянского городского округа, в бассейне верхнего течения р. Нейва. Общая площадь гидроотвала составляет более 100 га. Нарушенные земли представляют собой сеть гидроналивных полигонов, заполненных седиментированными глинами, с подпорными дамбами из вскрышных пород. Реакция среды полигонов слабокислая (рН до 5,5), на внешней дамбе близка к нейтральной (рН = 6,5). Содержание азота и фосфора очень низкое, калия низкое [9: 239].

Лесопарк «Юго-западный» (56°46'25" с. ш., 60°32'32" в. д.) – территория в юго-западной части г. Екатеринбурга. Преобладают чистые древостои *Pinus sylvestris* хорошего состояния. Средний возраст растений около 115–130 лет. Из кустарников высокое обилие имеют *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus* L. и *Juniperus communis* L. Лесопарк в основном используется как прогулочно-пешеходная зона [1].

Сбор фактического материала выполнен по общепринятым методикам. Обследование проводили детально-маршрутным методом. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *M. monophyllos* в исследуемых растительных сообществах случайным образом закладывали учетные площадки (0,25 м²): на золоотвале НТГРЭС – 34 площадки; на золоотвале ВТГРЭС – 39; на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота – 45; в лесопарке «Юго-западном» – 30 площадок. Учитывалась плотность особей *M. monophyllos*.

Большая часть особей *M. monophyllos* была обследована в природных условиях. У генеративных особей измерялись: высота особи (см), длина соцветия (см), количество цветков в соцветии (шт.), длина нижнего листа (мм), ширина нижнего листа (мм), длина верхнего листа (мм), ширина верхнего листа (мм), диаметр клубня (мм).

Возрастное состояние определялось с помощью ключей [2]. Были определены индексы возрастной (Δ) [8], эффективности (ω) [3] и восстановления (Iв) [4] ценопопуляций.

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики. Для обработки полученных данных использовали программный пакет MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5 \%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На золоотвале НТГРЭС ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₁) численностью около 400 особей впервые встречена в 2016 году в растительном сообществе, находящемся на начальном этапе формирования смешанного лесного фитоценоза, возраст сообщества около 20 лет. В сообществе преобладают *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Высота единичных особей деревьев достигает 3,5 м, сомкнутости крон еще не наблюдается. В подросте встречаются *Populus tremula* и *Betula pubescens* Ehrh. (sp-cop₁), *Abies sibirica* (sol-sp), *Picea obovata* (sol), *Pinus sibirica* (un), *Larix sibirica* (un). Кустарниковый ярус представлен 9 видами ив и единичными особями *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *Rubus idaeus*. ОПП яруса 35–40 %. Травяно-кустарниковый ярус занимает открытые участки между древесными растениями, его ОПП составляет в среднем 30 %, изменяясь от 10 до 50 %. Наиболее равномерным распределением и высоким обилием характеризуются такие виды, как *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (cop₃), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (sp gr), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (sol-sp), группами встречаются: *Trifolium pratense* L. (sp gr), *Equisetum arvense* L. (sp gr). Всего на участке произрастает 71 вид, принадлежащий 51 роду, 17 семействам.

Особо следует отметить повсеместное покрытие поверхности золы мохово-лишайниковым покровом, ОПП которого достигает местами 100 %.

Наибольшее распространение имеют мхи родов *Polium* и *Brium*, крупные скопления образуют печеночники (*Marchantia polymorpha* L.) и лишайники родов *Peltigera* и *Cladonia*.

Плотность особей *M. monophyllos* в лесном фитоценозе на золоотвале НТГРЭС высокая, она изменяется от 1 до 63 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 8,2 шт./0,25 м²) (рис. 1). Ценопопуляция с такой же высокой численностью и плотностью особей отмечена Т. И. Варлыгиной, М. Г. Вахрамеевой и др. на берегу прудов – накопителей шлам-лигнина Байкальского целлюлозно-бумажного комбината [2: 334].



Рис. 1. *Malaxis monophyllos* на золоотвале НТГРЭС

На золоотвале ВТГРЭС первые единичные особи *M. monophyllos* были встречены в 1994 году в 23-летних лесных фитоценозах, в последующие годы численность вида постепенно увеличивалась. В 2016 году нами была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₂) численностью 42 особи в лесном фитоценозе, формирующемся на рекультивированном участке золы с полосным нанесением грунта. Возраст растительного сообщества около 45 лет. Древесный полог двухъярусный. Верхний ярус характеризуется высокой долей участка *Betula pendula* (cop₂), *Populus tremula* (cop₁-cop₂), *Pinus sylvestris* (cop₁-cop₂), встречается *Betula pubescens* (sol). Сомкнутость крон 70–80 %. Подрост представлен *Picea obovata* (cop₁-cop₂) и *Pinus sibirica* (sol), единичными особями *Abies sibirica* (un-sol) и *Larix sibirica* (un). Кустарниковый ярус сформирован видами рода *Salix*, а также *Sorbus aucuparia* (sol-sp) и *Padus avium* Mill. (sol). В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 15–20 %) преобладают *Fragaria vesca* L. (cop₁ gr-cop₂), *Amoria repens* (L.) C. Presl (cop₁ gr-cop₂), *Lathyrus pratensis* L. (cop₁), *Poa pratensis* L. (cop₁). Всего на участке произрастает 116 видов, принадлежащих 82 родам, 28 семействам.

Плотность особей *M. monophyllos* изменяется от 1 до 4 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 0,6 шт./0,25 м²).

На гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота первые единичные особи *M. monophyllos* были обнаружены в 10–12-летних сложных растительных группировках, формирующихся на влажных полигонах. С течением времени число особей вида увеличилось. В 2016 году нами была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₃) численностью 38 особей, находящаяся на дамбе в лесном фитоценозе, возраст которого составил 30 лет. Древесный ярус представлен *Betula pendula* (cop₂-cop₃), *Populus tremula* (cop₁-cop₂), *Pinus sylvestris* (sp gr-cop₁), *Picea obovata* (sol), *Betula pubescens* (sol), *Alnus incana* (un-sol). Сомкнутость крон 60–70 %. В кустарниковом ярусе доминируют *Salix caprea* L. (sp-cop₁), *S. cinerea* L. (sp-cop₁), *S. myrsinifolia* Salisb. (sp-cop₁). ОПП травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 30 %, варьируя от 5 до 70 %. Ярус представлен *Lathyrus pratensis* (cop₁), *Tussilago farfara* L. (cop₁ gr), *Calamagrostis epigeios* (cop₁-cop₂), *Equisetum arvense* (sp gr), *Orthilia secunda* (L.) House (sp gr), *Pyrola rotundifolia* L. (sol gr-sp), *Fragaria vesca* L. (sol gr), *Vicia sepium* L. (sol gr-sp). Всего в сообществе встречено 80 видов, принадлежащих к 54 родам и 20 семействам.

Плотность особей *M. monophyllos* изменяется от 1 до 14 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,8 шт./0,25 м²).

В качестве контроля была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₄) в лесном фитоценозе лесопарка «Юго-западный». Наблюдения за этой ценопопуляцией ведутся с 2009 года, численность ее в разные годы варьировала от 18 до 42 особей, в 2016 году число особей составило 38 шт. Из древесных видов в растительном сообществе доминирует *Pinus silvestris* (cop₃), содоминантами являются *Betula pendula* (cop₁) и *Populus tremula* (cop₁). Сомкнутость крон составляет 60 %. Подлесок представлен *Rubus idaeus* (cop₁ gr), *Salix caprea* (sp), *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková (sol-sp), *Rosa acicularis* (sol gr), *Sorbus aucuparia* (sol). ОПП травяно-кустарничкового яруса в целом достигает 100 %, но в местах произрастания *M. monophyllos* варьирует от 30 до 40 %. Из кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* L. (cop₁ gr-cop₂), *V. vitis-idaea* L. (cop₁), из трав – *Aegopodium podagraria* L. (cop₁-cop₂), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop₁-cop₂), *Poa pratensis* (cop₁), *Amoria repens* (sp gr), *Trifolium pratense* (sp gr), *Galium boreale* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp gr), *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. (sp), *Deschampsia cespitosa* (sp), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (sp). Всего встречено 84 вида из 71 рода и 32 семейств.

M. monophyllos встречается небольшими группами с обилием un gr-sol. Плотность особей в ЦП₃ изменяется от 1 до 9 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,8 шт./0,25 м²).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K₁) показало, что они имеют низкое сходство (K₁ варьирует от 0,25 до 0,44), при этом более близкими по флоре оказались сообщества

золоотвала ВТГРЭС и дамбы гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения золота ($K_J = 0,44$). Наименьшее сходство выявлено при сравнении сообществ золоотвала ВТГРЭС и лесопарка «Юго-западный» ($K_J = 0,25$).

Видовая насыщенность на учетных площадках в техногенных местообитаниях *M. monophyllos* составила: ЦП₁ – 4; ЦП₂ – 3,7; ЦП₃ – 6,4 вида/0,25 м²; в контроле – 11,2 вида/0,25 м². Среднее ПП на площадках с *M. monophyllos* – ЦП₁ – 40,0 %; ЦП₂ – 28,6 %; ЦП₃ – 25,0 %; в контроле – 87,0 %.

Исследования пространственной структуры показали, что все ЦП *M. monophyllos* имеют групповой тип распределения особей в растительных сообществах (отношение дисперсии к среднему числу особей на площадке составило соответственно 25,9; 1,8; 7,6 и 5,9). Групповое распределение характерно для данного вида и, по всей видимости, является приспособлением при опылении насекомыми [12], [17].

Жизненный цикл *M. monophyllos* занимает приблизительно 20 лет [2], в том числе подземная фаза между прорастанием и появлением первого надземного листа длится около 5 лет. Первое цветение происходит в среднем через 10–11 лет после прорастания и может повторяться до 4 сезонов. После периода цветения растение отмирает, не переходя в сенильное состояние.

При анализе ЦП *M. monophyllos* в исследованных местообитаниях были выделены следующие возрастные состояния особей: ювенильные (j), иматурные (im), виргинильные (v) и генеративные (g). В работе не учитывались ведущие подземный образ жизни проростки (протокорм). Выявлено, что все ЦП являются нормальными полночленными. Возрастной спектр ЦП₁ – одновершинный с пиком в g-состоянии; ЦП₂ – двухвершинный с пиком в im и g-состояниях; ЦП₃ – двухвершинный с равновеликими пиками в j и g-состояниях и ЦП₄ – одновершинный с пиком особей в v-состоянии (рис. 2).

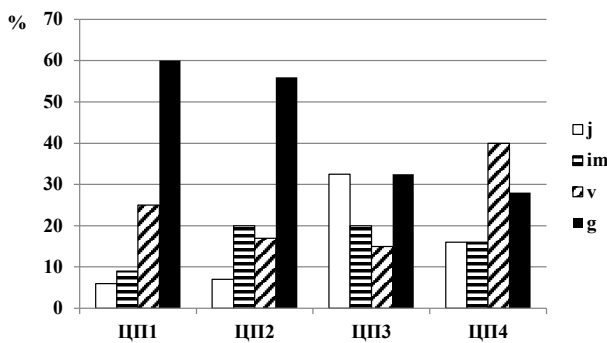


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Malaxis monophyllos*

Анализ индексов возрастности ($\Delta ЦП_1 = 0,33$; $\Delta ЦП_2 = 0,31$; $\Delta ЦП_3 = 0,19$; $\Delta ЦП_4 = 0,19$) и эффективности ($\omega ЦП_1 = 0,72$; $\omega ЦП_2 = 0,67$; $\omega ЦП_3 = 0,40$; $\omega ЦП_4 = 0,49$) показал, что ЦП *M. monophyllos* на золоотвалах являются зреющими, а на дамбе гидроотвала и в лесопарке «Юго-западный» – молодыми (рис. 3).

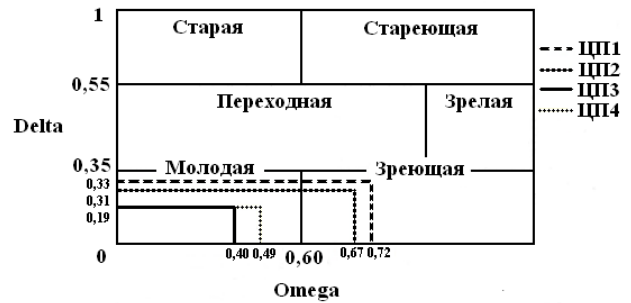


Рис. 3. Типы нормальных популяций, выделяемые критерием «дельта-омега»

Установлено, что индексы восстановления $J_B ЦП_1 (0,67)$ и $J_B ЦП_2 (0,78)$ примерно в 3 раза ниже $J_B ЦП_3 (2,07)$ и $J_B ЦП_4 (2,57)$.

Анализ биометрических параметров g-особей *M. monophyllos* показал, что высота растений с промышленных отвалов варьирует от 12 до 30 см и соответствует высоте особей из естественных местообитаний (табл. 2).

Размеры нижнего листа и диаметр псевдобульбы больше у особей *M. monophyllos*, произрастающих на золоотвале ВТГРЭС. Это может быть связано как с возрастом фитоценоза, так и с улучшением эдафических условий вследствие проведения рекультивационных работ. В антропогенных местообитаниях наблюдается тенденция влияния условий увлажнения на размеры псевдобульбы (см. табл. 1, 2).

Исследования показали, что количество развитых цветков у растений с промышленных отвалов выше, чем в естественном местообитании (лесопарк), что соответствует литературным данным [17]. И наоборот, число плодов в природной ценопопуляции выше, чем в антропогенных. Аналогичные результаты были получены при сравнительном изучении ценопопуляций *M. monophyllos* в естественных и антропогенных местообитаниях [17], а также при изучении других видов Orchidaceae [20].

Одним из возможных объяснений могут быть различия в эффективности опылителей в различных средах обитания. *M. monophyllos* является перекрестно-опыляемым растением. Опылители – различные мелкие насекомые, в том числе комары, поэтому завязывание плодов и продукция семян полностью зависят от опылителей [14], [23]. В исследованных нами антропогенных местообитаниях зооценозы могут быть еще недостаточно сформированы.

По данным Т. И. Варлыгиной, М. Г. Вахрамеевой, И. В. Татаренко [2: 336], процент завязывания плодов у *M. monophyllos* невысок (от 5 до 33 %) и в значительной степени зависит от погодных-климатических условий и в разные годы сильно варьирует в одном и том же фитоценозе. Наши исследования антропогенных и природных популяций *M. monophyllos* подтвердили эти результаты. Кроме того, в исследованных нами антропогенных популяциях процент завязывания плодов оказался значительно ниже, чем в естественной ценопопуляции (9,3 %; 6,6 %; 8,6 %; 34,1 % соответственно).

Таблица 2

Некоторые биометрические показатели генеративных особей *Malaxis monophyllos*

Морфологические показатели	Статистические показатели	Местообитания			
		Золоотвал НТГРЭС	Золоотвал ВТГРЭС	Дамба гидроотвала	Лесопарк «Юго-западный»
Высота особи, см	Хср. ± m	18,7 ± 0,7	19,8 ± 1,2	17,0 ± 0,9	17,1 ± 2,2
	lim	12,0–30,5	15,5–30,8	15,4–17,0	12,0–29,0
	Cv	24	24	10	34
Длина соцветия, см	Хср. ± m	9,3 ± 0,8	10,7 ± 1,2	9,4 ± 0,6	8,5 ± 1,1
	lim	5,3–15,5	6,0–18,5	8,4–10,5	6,5–14,0
	Cv	28	15	11	32
Число цветков, шт.	Хср. ± m	47,7 ± 3,0	60,2 ± 4,7	46,0 ± 7,6	38,0 ± 5,9
	lim	20–98	27–93	23–73	20–60
	Cv	40	29	40	38
Число плодов, шт.	Хср. ± m	4,0 ± 0,6	3,0 ± 1,2	3,6 ± 0,9	11,4 ± 2,3
	lim	4–5	1–5	2–5	5–18
	Cv	25	67	41	46
Длина нижнего листа, мм	Хср. ± m	53,2 ± 1,7	74,1 ± 2,8	58,8 ± 2,6	67,9 ± 9,5
	lim	34–82	50–105	40–70	30–100
	Cv	20	24	16	36
Ширина нижнего листа, мм	Хср. ± m	25,0 ± 0,7	34,4 ± 1,8	26,8 ± 1,4	25,3 ± 2,5
	lim	17–36	20–58	20–34	15–35
	Cv	19	24	18	26
Длина верхнего листа, мм	Хср. ± m	38,6 ± 3,5	44,7 ± 4,1	36,4 ± 4,6	–
	lim	8–75	15–85	10–50	–
	Cv	37	19	36	–
Ширина верхнего листа, мм	Хср. ± m	13,9 ± 1,3	16,1 ± 2,2	14,0 ± 2,0	–
	lim	4–25	3–38	6–25	–
	Cv	47	19	42	–
Диаметр псевдобульбы, мм	Хср. ± m	6,2 ± 0,2	12,1 ± 0,9	8,7 ± 0,8	9,6 ± 0,8
	lim	4–12	8–20	7–12	6–13
	Cv	24	32	22	22

Известно, что у *M. monophyllos* изредка встречается двулистная форма. Ранее было отмечено, что одна и та же особь в разные годы может образовывать то один, то два листа [2]. Наши исследования показали, что на промышленных отвалах чаще встречается двулистная форма (золоотвал ВТГРЭС – 84,2 %; гидроотвал – 69,2 %; золоотвал НТГРЭС – 63,4 %; лесопарк – только одна особь была 2-листной). Кроме того, на золоотвале ВТГРЭС встречена одна 3-листная особь.

Исследования показали, что морфологические параметры g-особей имеют высокие коэффициенты вариации, что указывает на неоднородность особей этого возрастного состояния. Вероятно, это связано с тем, что *M. monophyllos* может непрерывно цвести в течение 3–4 лет, при этом число цветков в соцветии в разные годы различается, достигая максимального количества на 2-й год цветения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что *M. monophyllos* (редкий вид сем. Orchidaceae) поселяется в разреженном травяно-кустарничковом

ярусе лесных фитоценозов с доминированием *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, формирующихся на промышленных отвалах Среднего Урала. В антропогенных местообитаниях вид *M. monophyllos* способен образовывать ценопопуляции с достаточно высокой численностью и плотностью.

На всех изученных объектах распределение особей *Malaxis monophyllos* в пространстве является групповым. Все ценопопуляции – нормальные, полночленные. Ценопопуляции *M. monophyllos* на золоотвалах Нижнетуринской и Верхнетагильской ГРЭС – генеративно-ориентированные, молодые зреющие; ценопопуляции на дамбе гидроотвала и лесопарка «Юго-западный» (г. Екатеринбург) – вегетативно-ориентированные, молодые.

Выявлено, что особи *M. monophyllos* с промышленных отвалов по большинству биометрических показателей соответствуют размерам особей из естественных местообитаний и по сравнению с контролем достоверных различий не имеют. Особи *M. monophyllos* в антропогенных местообитаниях характеризуются сниженным плодообразованием.

Подходящие условия влажности, низкая конкуренция в созданных человеком местообитаниях способствуют произрастанию *M. monophyllos*, но в то же время делают ценопопуляции данного вида неустойчивыми в долгосрочной перспективе, зависящими от дальнейшей трансформации фитоценозов и антропогенной деятельности.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 6.7696.2017/БЧ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Архипова Н. П., Богоявленский Л. С., Смирнов С. Н. Лесопарки Екатеринбурга // Екатеринбург: Энциклопедия. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 320–322.
2. Варлыгина Т. И., Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
3. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
4. Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского государственного университета. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
5. Структурная организация лесных фитоценозов на промышленных отвалах Урала / Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина, Т. С. Чибрик // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 6. С. 220–224.
6. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана / С. А. Мамаев, М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
7. Стрельникова Т. О., Манаков Ю. А. Особенности флоры отвалов угольных разрезов Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 44–57.
8. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
9. Филимонова Е. И., Уманова Н. Е., Рябухин Э. А. Начальные этапы формирования растительности на гидроотвалах Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Международного совещания. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 238–247.
10. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибрик, Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 268 с.
11. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова и др. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. 368 с.
12. Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M. A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis // Ecol. Letters. 2006. № 9. P. 968–980. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x.
13. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
14. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherland: Schrijen-Lippertz, 2011. 440 p.
15. Einfeld K., Hensen I., Wesche K., Jakob S. S., Tischew S., Blatter F. R. Molecular data indicate multiple independent colonizations of former lignite mining areas in Eastern Germany by *Epipactis palustris* (Orchidaceae) // Biodivers. Conserv. 2008. № 17. P. 2441–2453. DOI: 10.1007/s10531-008-9391-7.
16. Jakubská A., Malická M., Malicki M. New data on the apophytic occurrence of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz and *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch in *Populus × canadensis* plantation in Lower Silesia (south-western Poland) // Biodiv. Res. Conserv. 2006. Vol. 1. № 2. P. 95–97.
17. Jermakowicz Edyta, Ostrowiecka Beata, Tałaj Izabela, Pliszko Artur & Kostro-Ambroziak Agata. Male and female reproductive success in natural and anthropogenic populations of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae) // Biodiv. Res. Conserv. 2015. Vol. 39. № 1. P. 37–44. DOI: https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0024.
18. Lundholm J. T., Richardson P. J. Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments // Journal of Applied Ecology. 2010. Vol. 47. № 5. P. 966–975.
19. Nowak A., Nowak S. Anthropogenic habitats can shelter threatened plants // Nature Conservation: Concept and Practice. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2006. P. 107–115.
20. Pellegrino G., Bellusci F. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae) // Bot. J. Lin. Soc. 2014. Vol. 176. № 3. P. 408–420. DOI: https://doi.org/10.1111/boj.12204.
21. Schefferson R. P., Kull T., Tali K. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailing hills // Am. J. Bot. 2008. Vol. 95. № 2. P. 156–164. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156.
22. Scheffknecht S., Winkler M., Hülber K., Rosas M. M., Hietz P. Seedling establishment of epiphytic orchids in forests and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico // Journal of Tropical Ecology. 2010. Vol. 26. P. 93–102. DOI: 10.1017/S0266467409990332
23. Vakhrameeva M. G., Tatarsenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulski M. N. Orchids of Russia and Adjacent Countries: (within the borders of the former USSR). Ruggell: Gartner Verlag, 2008. 690 p.

Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Rakov E. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

MALAXIS MONOPHYLLOS (L.) SW. IN INDUSTRIAL DUMPS AND NATURAL HABITATS IN THE MIDDLE URALS*

Colonization of anthropogenic habitats (including industrially disturbed lands) by orchids in the recent years has been noted in foreign and domestic literature by many authors. One such species is *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., introduced into the Red Books of 35 regions of Russia and protected in many European countries. Studying rare species populations in anthropogenic habitats is of

great importance, especially in the context of the continuing decline in their numbers in natural conditions. The purpose of this work is to study the spatial and age structure of the cenopopulations, as well as the morphological parameters of individuals of *M. monophyllos* (Orchidaceae Juss.), growing on the damaged lands of the Middle Urals (ash dump of Nizhneturinskaya state district power plant, ash dump of Verkhnetagilskaya state district power plant and sludge pond dam of Shuralino-Yagodnoye placer gold deposit), as well as in a natural forest community (Southwest Forest Park, Ekaterinburg). The conducted studies showed that in all studied habitats the space distribution of *M. monophyllos* individuals is a group process, with cenopopulations being normal and complete. *M. monophyllos* cenopopulations at the ash dumps of Nizhneturinskaya and Verkhnetagilskaya power plants are generative-oriented, young and maturing, while *M. monophyllos* cenopopulations of the studied sludge pond dam and the Southwest Forest Park (Ekaterinburg) are vegetative-oriented and young. It was revealed that individuals of *M. monophyllos* from the industrial dumps corresponded to the sizes of individuals from natural habitats by most biometric indicators and did not have reliable differences with controls. In anthropogenic habitats, *M. monophyllos* individuals are characterized by reduced fruit formation as compared with controls.

Key words: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., industrial dumps, cenopopulation, phytocenosis, rare species, Orchidaceae

* The work was carried out with the financial support from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation as part of Ural Federal University's state assignment No 6.7696.2017/BCH.

REFERENCES

1. Arkhipova N. P., Bogoyavlenskiy L. S., Smirnov S. N. Yekaterinburg forest parks. *Ekaterinburg: Entsiklopediya*. Ekaterinburg, 2002. P. 320–322. (In Russ.)
2. Varlygina T. I., Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow, 2014. 437 p. (In Russ.)
3. Zhivotovsky L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001. Vol. 32. No 1. P. 3–7. (In Russ.)
4. Zhukova L. A., Polyanskaya T. A. Some approaches to the prediction of development prospects of coenopopulations of plants. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013. Issue 32. No 31. P. 160–171. (In Russ.)
5. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Chibrik T. S. The structural organization of forest phytocenosis on the industrial dumps in Urals. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2015. Vol. 17. No 6. P. 220–224. (In Russ.)
6. Mamaev S. A., Knyazev M. S., Kulikov P. V., Filippov E. G. Orchids of Urals: taxonomy, biology, conservation. Ekaterinburg, 2004. 124 p. (In Russ.)
7. Strel'nikova T. O., Manakov Yu. A. Features of coal mines dumps flora of Kemerovo Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2010. No 2 (10). P. 44–57. (In Russ.)
8. Uranov A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki*. 1975. No 2. P. 7–34. (In Russ.)
9. Filimonova E. I., Umanova N. E., Ryabukhin E. A. Initial stages of vegetation formation at the hydroscalls of the Shuralino-Berry deposit of alluvial gold. *Materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya "Biologicheskaya rekul'tivatsiya narushennykh zemel'"*. Ekaterinburg, 1997. P. 238–247. (In Russ.)
10. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. Ecological bases and experience of biological reclamation of industrially disturbed lands. Ekaterinburg, 2011. 268 p. (In Russ.)
11. Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants: monograph. L. A. Zhukova, Yu. A. Dorogova, N. V. Turmuhametova, M. N. Gavrilova, T. A. Polyanskaya. Yoshkar-Ola, 2010. 368 p. (In Russ.)
12. Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M. A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Letters*. 2006. № 9. P. 968–980. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x.
13. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
14. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherland, Schrijen-Lippertz, 2011. 440 p.
15. Esfeld K., Hensen I., Wesche K., Jakob S. S., Tischew S., Blatter F. R. Molecular data indicate multiple independent colonization of former lignite mining areas in Eastern Germany by *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Biodivers. Conserv.* 2008. No 17. P. 2441–2453.
16. Jakubská A., Malicka M., Malicki M. New data on the apophytic occurrence of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz and *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch in *Populus × canadensis* plantation in Lower Silesia (south-western Poland). *Biodiv. Res. Conserv.* 2006. Vol. 1. No 2. P. 95–97.
17. Jermakowicz E., Ostrowiecka B., Tałałaj I., Pliszko A., Kostro-Ambroziak A. Male and female reproductive success in natural and anthropogenic populations of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae). *Biodiv. Res. Conserv.* 2015. Vol. 39. No 1. P. 37–44. DOI: <https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0024>.
18. Lundholm J. T., Richardson P. J. Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. *Journal of Applied Ecology*. 2010. Vol. 47. № 5. P. 966–975.
19. Nowak A., Nowak S. Anthropogenic habitats can shelter threatened plants. *Nature Conservation: Concept and Practice*. (D. Gafta & J. Akeroyd, Eds.). Berlin; Heidelberg; New York, Springer, 2006. P. 107–115.
20. Pellegrino G., Bellusci F. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae). *Bot. J. Lin. Soc.* 2014. Vol. 176. No 3. P. 408–420. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12204>.
21. Schefferson R. P., Kull T., Tali K. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailing hills. *Am. J. Bot.* 2008. Vol. 95. No 2. P. 156–164. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156>.
22. Scheffknecht S., Winkler M., Hülber K., Rosas M. M., Hietz P. Seedling establishment of epiphytic orchids in forests and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 2010. Vol. 26. P. 93–102. DOI: 10.1017/S0266467409990332
23. Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulski M. N. Orchids of Russia and Adjacent Countries: (within the borders of the former USSR). Ruggell, Gartner Verlag, 2008. 690 p.

Поступила в редакцию 09.08.2018