ЭКОЛОГИЯ, 2014, № 1, с. 30–39

УДК 582.594(234.83)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) В КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НА ИЗВЕСТНЯКАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2014 г. О. Е. Валуйских, Л. В. Тетерюк

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

e-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru; teteryuk@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 23.07.2012 г.

Представлены результаты изучения индивидуальной, внутри- и межпопуляционной, экологической и географической изменчивости *G. conopsea* на известняках Тимана. Реакция растений на ухудшение условий произрастания проявляется в уменьшении величин морфометрических признаков особей и взаимосвязи между ними. На территории Европейского Северо-Востока России модельный вид представлен двумя формами – *G. conopsea* (L.) R.Br. s. str. и *G. conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck (?); последняя рассматривается как крайняя форма экологической изменчивости.

Ключевые слова: *Gymnadenia conopsea*, Orchidaceae, изменчивость, морфометрические признаки, известняки, граница ареала.

DOI: 10.7868/S0367059714010132

Среди различных подходов к изучению внутривидовой изменчивости травянистых растений особый интерес представляет анализ варьирования морфометрических признаков, так как именно они являются основным адаптационным механизмом растительных организмов (Завадский, 1968; Грант, 1984). При изучении фенотипической изменчивости растений в пределах ареала многие исследователи (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Гречушкина-Сухорукова, 1987; Папонова, 1989; Тетерюк, 1998; Ростова, 1991, 2002; Таршис, Таршис, 2008; Blinova, 2002; и др.) отмечают, что краевые популяции (особенно северные в ареале и на верхней границе распространения в горах) обычно значительно отличаются от центральных: в них часто наблюдаются повышенный полиморфизм, уменьшение значений размерных и количественных признаков, изменение силы связей между ними и размаха изменчивости органов вегетативной и генеративной сфер.

Объект наших исследований – *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (кокушник комарниковый) – замещающий малолетник вегетативного происхождения (термин Валуйских, Савиных, 2008). При ежегодной смене материнского побегово-корневого комплекса дочерним генета имеет возможность приспосабливаться к условиям среды за счет изменений в структурной организации дочернего организма. На Европейском Северо-Востоке России *G. conopsea* тяготеет к обнажениям известняков в поймах рек, где произрастает в широком диапазоне экологических условий и представлен многочисленными популяциями.

Для рода *Gymnadenia* характерны широтная изменчивость и обособление внутривидовых таксонов специфических экологических ниш на всем протяжении ареала (Аверьянов, 1981). По сравнению с другими видами этого рода *G. conopsea* имеет достаточно широкий размах варьирования признаков (Ростова, 2002). Вблизи северной границы ареала в Мурманской области (Заугольнова и др., 1993; Блинова, 1998, 2009) и на верхнем пределе распространения в горах Кавказа (Перебора, 2002) этому виду свойственно уменьшение размера и числа структурных элементов побега.

Цель настоящей работы – выявить проявление различных форм внутривидовой изменчивости *G. conopsea* и установить закономерности варьирования морфометрических признаков на известняках Европейского Северо-Востока России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2002–2007 гг. на выходах известняков Южного (бассейн р. Сойвы) и Среднего (бассейн рек Белая Кедва и Печорская Пижма) Тимана, в подзонах средней и северной тайги (рис. 1). Годы наблюдений отличались по тепло-

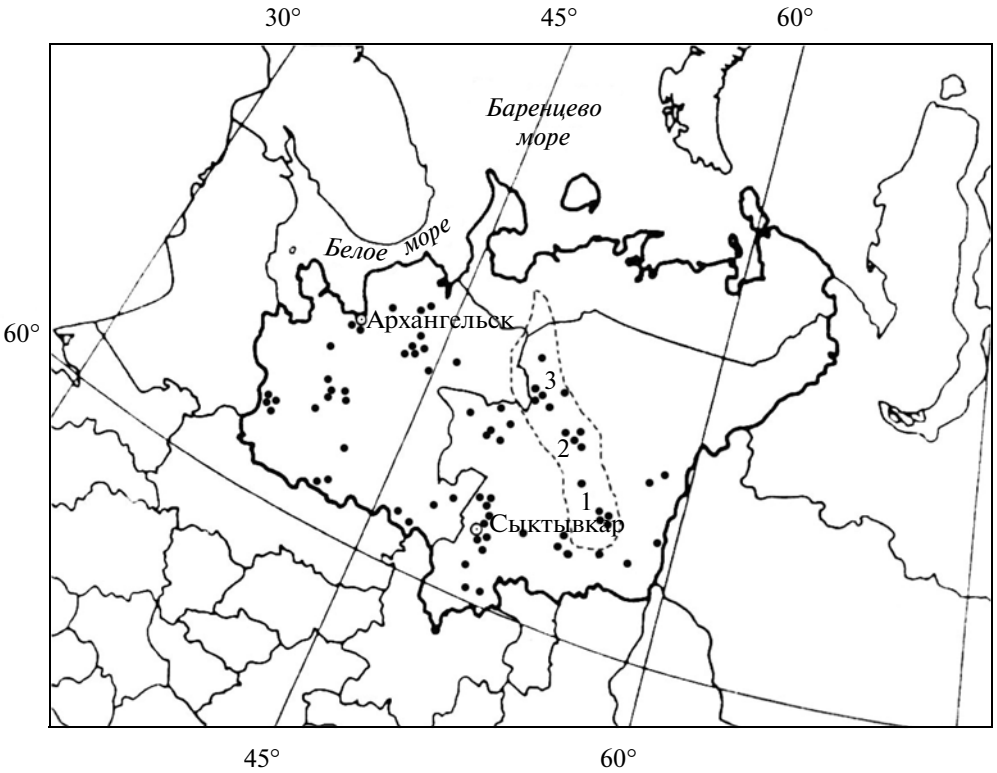

Рис. 1. Распространение *G. conopsea* на Европейском Северо-Востоке России (по данным В.А. Мартыненко, 1976 с добавлениями).

1 – Южный Тиман (р. Сойва); *2*, *3* – Средний Тиман (реки Белая Кедва и Печорская Пижма соответственно). Штриховая линия – район выхода известняков.

обеспеченности вегетационного периода: сумма эффективных температур в 2002 г. была на 50–120°С ниже нормы, а в 2003–2007 гг. – выше нормы на 300–350°С, 140–220°С, 320–410°С, 100–225°С, 120–260°С соответственно (Агрометеорологический бюллетень Коми ЦГМС, 2002–2007 гг.).

Исследовано 36 ценопопуляций *G. conopsea* в трех типах экотопов: редколесных или травяно-кустарничковых сообществах на конусах осыпных склонов северо-восточной, северной, северо-западной экспозиции (далее – “северные склоны”) и юго-восточной, южной и юго-западной экспозиции (“южные склоны”), а также на пойменных участках травяно-мелкозлаковых лугов в долинах рек (“луга”). В каждой ценопопуляции у 30 генеративных особей измеряли высоту побега (А, см), длину соцветия (Б, см), определяли число листьев срединной формации (В) и цветков в соцветии (Г), длину и ширину листовой пластинки второго листа срединной формации (Д и Ж соответственно, см), рассчитывали плотность соцветия (З, шт/см) и соотношение длины листа к его ширине (И). В шести ценопопуляциях (в долинах Белой Кедвы и Сойвы) у растений были исследованы размерные признаки цветков: длина и ширина брактеи, завязи, шпорца, верхнего и бокового лепестков, а также размеры губы.

Для изучения разных форм изменчивости использован ландшафтно-территориальный подход (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994) с выделением ценопопуляций, экотопических популяций (совокупность ценопопуляций, расположенных в сходных эколого-ценотических условиях, выделяется в границах экотопа), популяций речных бассейнов (реки Сойва, Белая Кедва и Печорская Пижма) и региональной популяции (район выходов известняков Тимана). Принимая за основу классификацию форм изменчивости С.А. Мамаева (1972), мы выделяли пять форм внутривидовой изменчивости (индивидуальная, внутри- и межпопуляционная, экологическая и географическая) и определяли уровень варьирования признаков (*CV*, %). Для оценки уровня связи использовали коэффициент корреляции (*r*), для сравнения выборок – *t*-критерий Стьюдента и однофакторный дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Индивидуальная изменчивость *G. conopsea* рассмотрена в рамках региональной популяции. В районе исследований высота побега особей в среднем составляет 26.2 (7.5–54) см, длина соцветия – 7.8 (1.5–21) см, число цветков – 25 (3–64). Растения имеют 4.8 (2–7) листьев срединной формации длиной 10.3 (2.5–21) см, шириной – 0.8 (0.2–2.2) см. В целом проявление признаков *G. conopsea* не выходит за пределы нормы реакции вида, однако по сравнению с данными из разных частей ареала (Кокушник..., 1993; Заугольнова и др., 1993; Татаренко, 1996; Блинова, 1998; Ишмуратова и др., 2003; Альохін и др., 2003; и др.) полученные значения существенно сдвинуты к нижнему (минимальному) пределу его изменчивости. При анализе корреляции между признаками у *G. conopsea* в районе исследований установлено, что наибольшая связь существует между высотой побега и длиной соцветия ($r = 0.76$), длиной соцветия и числом цветков ($r = 0.71$), высотой побега и числом цветков ($r = 0.62$), числом цветков и шириной листа ($r = 0.63$). Наименее связаны высота побега и плотность соцветия ($r = -0.11$), плотность соцветия с числом листьев ($r = 0.01$) и шириной листа ($r = 0.11$).

Большинство признаков вегетативной сферы характеризуются повышенным и высоким уровнями изменчивости, что в целом характерно для видов, имеющих обширный эколого-географический ареал. Наибольший коэффициент вариабельности имеют такие признаки, как число цветков ($CV = 37.5\%$), ширина листа ($CV = 35.3\%$), длина соцветия ($CV = 34.9\%$), а также соотношение длины листа к ширине листа ($CV = 33.2\%$). По-видимому, эти признаки – индикаторы адаптивной изменчивости, которые отражают реакцию организма на изменения условий среды. Плотность соцветия ($CV = 29.3\%$), высота побега ($CV = 28.7\%$), длина листа ($CV = 27.2\%$), число листьев ($CV = 21.3\%$) изменяются меньше, что соответствует повышенному уровню изменчивости. Полученные данные сопоставимы со значениями размаха варьирования признаков *G. conopsea* в Ленинградской области, где, согласно Н.С. Ростовой (2002), коэффициент вариации признаков побега в среднем равен 32%. Однако здесь изменчивость таких признаков, как высота побега и число листьев, несколько меньше (17.9 и 19.1% соответственно). Повышение коэффициента вариации для этих характеристик в районе исследований, вероятно, связано с широким спектром эколого-фитоценотических условий существования вида на известняках Тимана и обусловлено нормой реакции каждого признака.

Признаки генеративной сферы *G. conopsea* более стабильны, что в целом характерно для травянистых растений (Грант, 1984; Годин, 2009). По литературным данным коэффициент вариации параметров цветка кокушника варьирует от 12 до 18% (Ростова, 2002) или не превышает 11.7% (Bateman, Rudall, 2006). Установлено, что размеры брактеи, завязи, шпорца и верхнего лепестка *G. conopsea*, а также ширина губы и бокового лепестка на известняках варьируют на среднем уровне ($CV = 13.3–19.7\%$), а уровень изменчивости длины губы и бокового лепестка низкий ($CV = 11.2–12.1\%$). Кроме изменчивости морфометрических признаков, у *G. conopsea* в районе исследований выявлен полиморфизм по окраске цветков. Окраска околоцветника в пределах некоторых ценопопуляций варьировала от лилово-розового до светло-пурпурного цвета, что в целом характерно для вида (Кокушник.., 1993). В нескольких популяциях в бассейне р. Белая Кедва обнаружены растения с белыми цветками.

Внутрипопуляционная изменчивость (изменчивость морфометрических признаков особей в пределах отдельных ценопопуляций). У *G. conopsea* наибольший размах варьирования имеют такие признаки, как число цветков ($CV = 15–38.4\%$), ширина листа (11–38.5%), длина соцветия (15.8–29.3%) и его плотность (13.4–35.9%), а также соотношение длины листа к ширине листа (11.8–38.8%). Длина листа (10.1–29.3%), высота побега (11.3–24.6%) и число листьев (9.1–19.3%) изменяются в одной ценопопуляции немного слабее, что соответствует повышенному уровню изменчивости. При сравнении амплитуды изменчивости по годам выявлено, что коэффициент вариации признака в ценопопуляции сохраняется и не выходит за пределы определенного уровня.

Сравнение средних значений признаков *G. conopsea* в разные годы не выявило зависимости большинства характеристик от теплообеспеченности вегетационного периода. При этом размах изменчивости высоты побега ($r = 0.84$), длины соцветия ($r = 0.78$) и его плотности ($r = 0.69$) коррелирует со средней температурой за вегетационный период (май–август). Это обусловлено особенностями жизненной формы *G. conopsea*: все части будущего побега заложены в почке возобновления к осени прошлого года, поэтому особи имеют возможность реагировать на изменения погодных условий текущего лета только посредством варьирования длины междоузлий побега. Изменчивость остальных признаков побега не коррелирует с температурами вегетационного периода. В “холодный” 2002 г. по сравнению с более “теплыми” годами выявлено снижение размаха изменчивости перечисленных признаков и соответственно неоднородности особей в ценопопуляциях.

Межпопуляционную изменчивость оценивали внутри экотопических популяций каждого бассейна. Особи *G. conopsea,* развиваясь в подобных экологических условиях, имеют сходные морфометрические характеристики. Между ценопопуляциями не выявлены достоверные различия по средним значениям высоты побега и длины соцветия (для всех типов экотопов), длины листа (для "лугов"), числа цветков и ширины листа (для "южных склонов"), плотности соцветия и размеров листа (для "северных склонов") (табл. 1). По-видимому, перечисленные признаки отражают согласованную изменчивость особей в аналогичных типах местообитаний. Уровень изменчивости в экотопических популяциях оказался выше средней амплитуды варьирования признаков внутри отдельных ценопопуляций.

Широкий диапазон экологических условий в районе выходов известняков (Тетерюк и др., 2012) позволяет на небольшой территории проследить **экологическую** (или экотопическую) **изменчивость**. У *G. conopsea* в районе исследований наблюдается уменьшение средних значений признаков в ряду "луга" – "южные склоны" – "северные склоны" (табл. 2). Их сравнение показало, что отличие растений из разных экотопических популяций достоверно ($p < 0.05$) по большинству признаков независимо от года наблюдения. По результатам дискриминантного анализа с использованием всех признаков экотопические популяции разбиваются на три группы (рис. 2). Ординация выборок из разных речных бассейнов (и в разные годы) подобна. Хорошо обособились друг от друга растения с "северных склонов" и "лугов". Эти две группы максимально разнесены вдоль оси первой канонической переменной, наиболее существенные различия здесь связаны с такими признаками, как высота побега (0.66), длина соцветия (0.57), число цветков (0.39) и ширина листа (0.27). Растения с "южных склонов" на плоскости занимают промежуточное положение. Расхождение экотопических популяций вдоль второй канонической оси не выражено. Таким образом, в качестве основных фоновых признаков (Магомедмирзаев, 1990), отзывчивых на изменение экологических условий, у *G. conopsea* можно рассматривать высоту побега, длину соцветия, число цветков и ширину листа.

Известно, что изменение средних значений признаков под воздействием какого-либо фактора может происходить параллельно с изменением корреляций между ними (Ростова, 2002). Для *G. conopsea* в градиенте ухудшения условий произрастания (в ряду "луга"–"южные склоны"–"северные склоны") на Южном Тимане выявлено последовательное уменьшение силы связи между числом цветков и шириной листа (0.62–0.57–0.36), числом цветков и длиной листа (0.50–0.33–0.11), высотой побега и длиной соцветия (0.70–0.67–0.58), длиной соцветия и длиной листа (0.47–0.35–0.23). Аналогичная закономерность присуща и другим видам травянистых растений (Ишмуратова и др., 2003; Grant, Antonovics, 1978). Изменение структуры корреляционных матриц отражает возможность переключения регуляторных механизмов, направляющих процессы морфогенеза и роста, что считается немаловажным способом адаптации вида к условиям среды.

В разных условиях произрастания у *G. conopsea* изменяется не только сила связей между признаками, но и размах их варьирования. Многолетние наблюдения в бассейне р. Сойвы показали, что амплитуда изменчивости признаков минимальна у растений с "северных склонов", что обусловлено плохой прогреваемостью этих экотопов даже в теплые годы. Наибольший размах варьирования признаков отмечен на "южных склонах", где ярче выражены изменения температурного режима и влажности (рис. 3). Подобная закономерность наблюдается также в бассейне р. Печорская Пижма. Иная картина выявлена для экотопических популяций по р. Белая Кедва. Коэффициент вариации признаков растений на "северных склонах" здесь резко увеличивается до 38%. Это связано с тем, что в данном районе выявлена особая форма (экотип) *G. conopsea*, которая занимает наиболее холодные местообитания – нижние части осыпных известняковых склонов. От типичной разновидности *G. conopsea* растения отличаются меньшими размерами и числом структурных единиц (табл. 3) и соответствуют диагностическим признакам *G. conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck (?). Эта разновидность описана с гор Центральной Европы (Dworschak, 2002; Arbeitskreise..., 2005), указывается для Восточной Европы (Черепанов, 1995), Восточной Сибири (Смольянинова, 1976) и рассматривается разными исследователями в ранге разновидности, подвида и вида (Аверьянов, 1981; Черепанов, 1981, 1995; Arbeitskreise..., 2005; Orchids..., 2008). Несколько ценопопуляций *G. conopsea* var. *alpina* (?) на известняках Тимана мы рассматриваем как крайнюю форму экологической изменчивости вида при адаптации к специфическим условиям произрастания.

Известно, что род *Gymnadenia* находится в состоянии активного видообразования (Soliva, Widmer, 1999), процесс возникновения новых видов этого рода носит симпатрический политопный характер и осуществляется за счет обособления сосуществующих форм в специфических экологических нишах (Аверьянов, 1981). Наши исследования показали основной путь адаптации вида к недостатку тепла – уменьшение показателей фоновых признаков (высота побега, длина соцветия,

Таблица 1. Средние значения признаков в ценопопуляциях *G. conopsea* на известняках Тимана в бассейне р. Сойва (2007 г.)

№ ЦП	Признак							
	А	Б	В	Г	Д	Ж	З	И
Ценопопуляции лугов								
1	38.5 ± 1.35	10.2 ± 0.33	6.8 ± 0.18	38.6 ± 1.62	13.1 ± 0.55	1.22 ± 0.04	3.7 ± 0.12	11.1 ± 0.51
2	39.0 ± 1.03	10.6 ± 0.33	6.7 ± 0.14	38.5 ± 1.49	12.5 ± 0.41	1.23 ± 0.03	1.0 ± 0.04	10.4 ± 0.40
3	36.4 ± 1.17	9.3 ± 0.55	5.7 ± 0.17	26.3 ± 1.69	13.7 ± 0.53	0.96 ± 0.05	2.9 ± 0.12	14.9 ± 0.71
Достоверность различий ($p < 0.05$)								
1-2	–	–	–	–	–	–	0.0001	–
1-3	–	–	0.0001	0.0001	–	0.0001	0.0001	0.0001
2-3	–	–	0.0001	0.0001	–	0.0001	0.0001	0.0001
F	2.732	2.406	12.503	19.368	1.234	10.228	186.87	19.391
p	0.070	0.096	0.0007	0.0001	0.296	0.0001	0.0000	0.000
Ценопопуляции южных склонов								
1	27.6 ± 0.72	7.8 ± 0.28	5.6 ± 0.19	23.6 ± 0.92	10.9 ± 0.36	0.84 ± 0.03	3.4 ± 0.09	13.4 ± 0.56
2	29.8 ± 0.96	7.5 ± 0.41	6.3 ± 0.16	23.5 ± 1.5	12.3 ± 0.36	0.85 ± 0.03	3.2 ± 0.13	15.1 ± 0.68
3	29.2 ± 0.97	8.3 ± 0.35	5.9 ± 0.14	22.6 ± 0.93	13.3 ± 0.44	0.88 ± 0.04	2.7 ± 0.08	16.1 ± 0.94
Достоверность различий ($p < 0.05$)								
1-2	–	–	0.025	–	0.024	–	–	–
1-3	–	–	–	–	0.0001	–	0.000	0.030
2-3	–	–	–	–	–	–	0.027	–
F	1.737	1.115	3.540	3.151	9.325	0.108	8.972	3.434
p	0.182	0.332	0.033	0.047	0.0002	0.897	0.0002	0.036
Ценопопуляции северных склонов								
1	24.3 ± 0.71	5.4 ± 0.36	4.3 ± 0.18	15.1 ± 0.87	8.8 ± 0.40	0.58 ± 0.02	2.8 ± 0.90	15.6 ± 0.89
2	24.2 ± 0.78	5.3 ± 0.29	5.1 ± 0.12	14.9 ± 0.94	10.2 ± 0.30	0.68 ± 0.03	2.8 ± 0.14	15.5 ± 0.67
3	24.5 ± 0.65	6.1 ± 0.28	4.8 ± 0.19	19.1 ± 1.18	10.7 ± 0.28	0.74 ± 0.02	3.1 ± 0.12	14.9 ± 0.68
Достоверность различий ($p < 0.05$)								
1-2	–	–	0.003	–	0.008	0.028	–	–
1-3	–	–	–	0.013	0.000	0.001	–	–
2-3	–	–	–	0.009	–	–	–	–
F	0.047	1.934	5.826	5.697	8.136	7.324	1.672	0.256
p	0.953	0.150	0.004	0.004	0.001	0.001	0.193	0.774

Примечание. Приведены среднее значение ± стандартная ошибка; *F* – критерий Фишера о равенстве дисперсий; *p* – уровень значимости; прочерк означает отсутствие отличий между выборками.

Таблица 2. Средние значения признаков *G. conopsea* в разных экотопических популяциях

Признак	С	Ю	Л	Достоверность различий		
				С и Ю	Ю и Л	С и Л
Бассейн р. Сойвы (2005 г.)						
А	23.1 ± 0.40	28.6 ± 0.69	34.5 ± 1.19	***	***	***
Б	6.1 ± 0.15	8.9 ± 0.27	8.1 ± 0.50	***	***	***
В	4.2 ± 0.05	5.1 ± 0.09	6.1 ± 0.19	***	***	***
Г	17.7 ± 0.52	29.2 ± 0.91	34.5 ± 1.76	***	***	***
Д	10.8 ± 0.17	11.9 ± 0.24	12.0 ± 0.34	–	–	**
Ж	0.63 ± 0.02	0.91 ± 0.03	1.10 ± 0.05	***	***	***
З	2.9 ± 0.08	3.3 ± 0.10	3.6 ± 0.19	**	–	**
И	17.6 ± 0.48	13.8 ± 0.41	11.2 ± 0.46	**	***	***
Бассейн р. Сойвы (2006 г.)						
А	24.7 ± 0.54	28.3 ± 1.80	38.2 ± 0.77	***	***	***
Б	6.7 ± 0.27	8.6 ± 1.16	10.4 ± 0.32	***	***	***
В	3.8 ± 0.07	4.55 ± 0.16	5.5 ± 0.08	***	***	***
Г	19.5 ± 0.82	25.0 ± 2.24	39.5 ± 1.11	***	***	***
Д	11.0 ± 0.29	12.8 ± 0.61	13.7 ± 0.32	**	**	***
Ж	0.66 ± 0.02	1.25 ± 0.10	1.35 ± 0.04	***	**	***
З	2.95 ± 0.10	3.52 ± 0.24	3.91 ± 0.12	**	**	***
И	17.2 ± 0.63	10.7 ± 0.64	10.54 ± 0.38	***	–	***
Бассейн р. Белая Кедва (2005 г.)						
А	18.1 ± 0.3	23.1 ± 0.34	19.7 ± 0.67	***	**	***
Б	4.7 ± 0.13	7.9 ± 0.15	5.5 ± 0.13	***	***	**
В	3.8 ± 0.05	4.4 ± 0.05	5.4 ± 0.13	***	***	***
Г	21.6 ± 0.45	28.6 ± 0.57	27.4 ± 1.14	***	–	***
Д	7.7 ± 0.12	9.66 ± 0.14	11.7 ± 0.27	***	***	***
Ж	0.58 ± 0.01	0.78 ± 0.01	1.05 ± 0.03	***	***	***
З	3.7 ± 0.07	3.6 ± 0.07	5.2 ± 0.24	–	***	***
И	14.7 ± 0.35	12.9 ± 0.27	11.5 ± 0.45	–	–	**
Бассейн р. Печорская Пижма (2006 г.)						
А	22.8 ± 0.53	28.2 ± 0.69	31.5 ± 1.12	***	*	***
Б	6.8 ± 0.27	9.4 ± 0.29	11.1 ± 0.39	***	**	***
В	3.7 ± 0.08	4.7 ± 0.08	4.4 ± 0.09	***	**	***
Г	24.7 ± 1.38	31.4 ± 0.90	29.2 ± 1.21	***	–	*
Д	8.7 ± 0.27	11.4 ± 0.27	10.5 ± 0.56	***	–	**
Ж	0.69 ± 0.04	1.0 ± 0.12	0.89 ± 0.04	*	–	***
З	3.6 ± 0.12	3.5 ± 0.08	2.6 ± 0.06	–	**	***
И	13.8 ± 0.53	13.8 ± 0.66	12.3 ± 0.72	–	–	–

Примечание. *** – различия значимы на 99.9%-ном уровне значимости, ** – на 99%-ном уровне, * – на 95%-м уровне, “–” – различия незначимы (*t*-критерий Стьюдента); буквами обозначены экотопические популяции северных (С) и южных (Ю) склонов, лугов (Л). Приведено среднее значение ± стандартная ошибка.

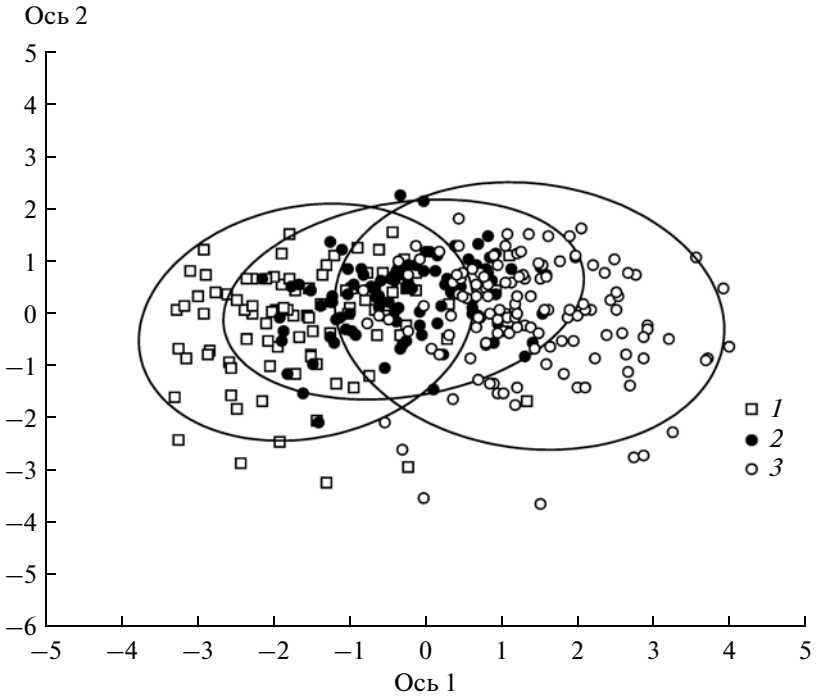

Рис. 2. Ординация ценопопуляций *G. conopsea* в бассейне р. Сойвы (2005 г.) на основе дискриминантного анализа. *1* – северные склоны, *2* – южные склоны, *3* – луга.

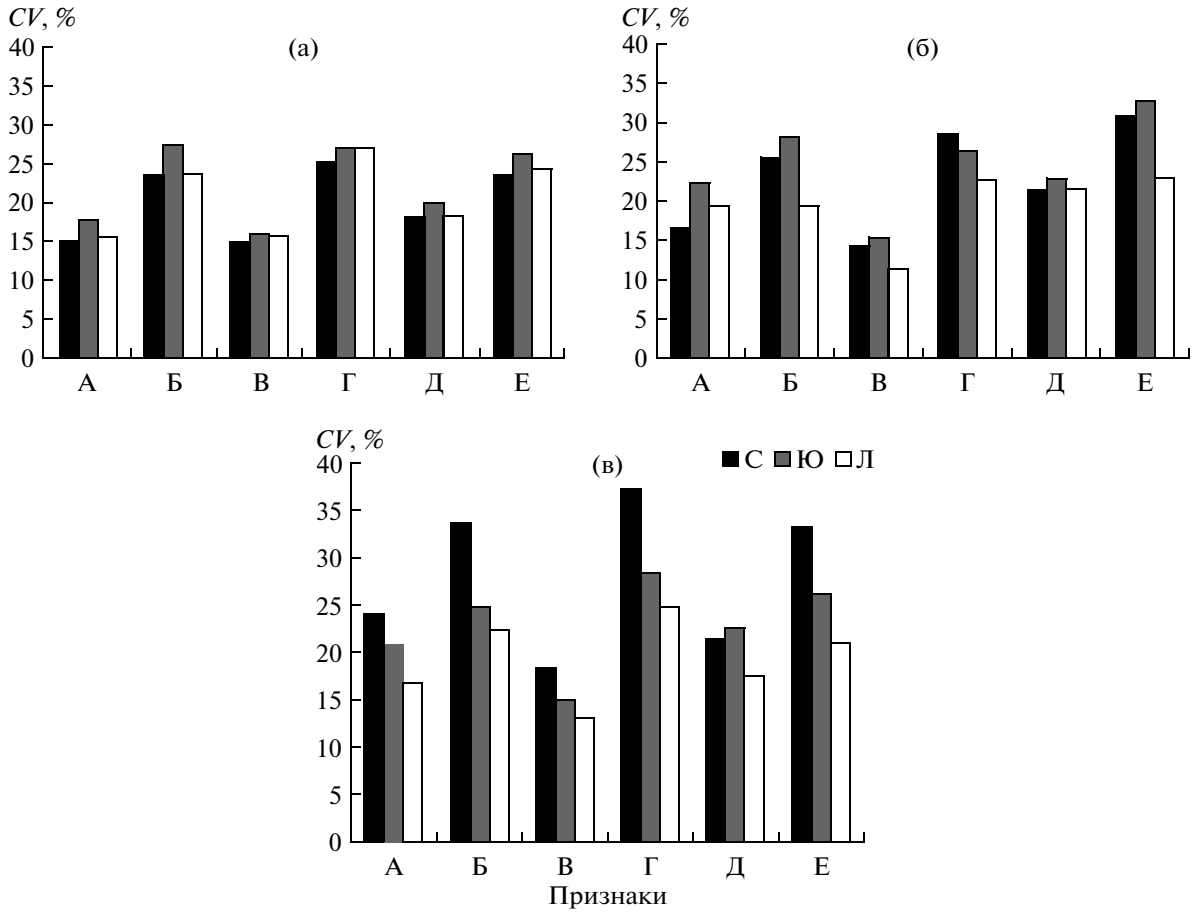

Рис. 3. Изменение коэффициента вариации признаков *G. conopsea* в разных экотопических популяциях в бассейне рек Сойвы (а), Печорской Пижмы (б) и Белой Кедвы (в). С – северные склоны, Ю – южные склоны, Л – луга.

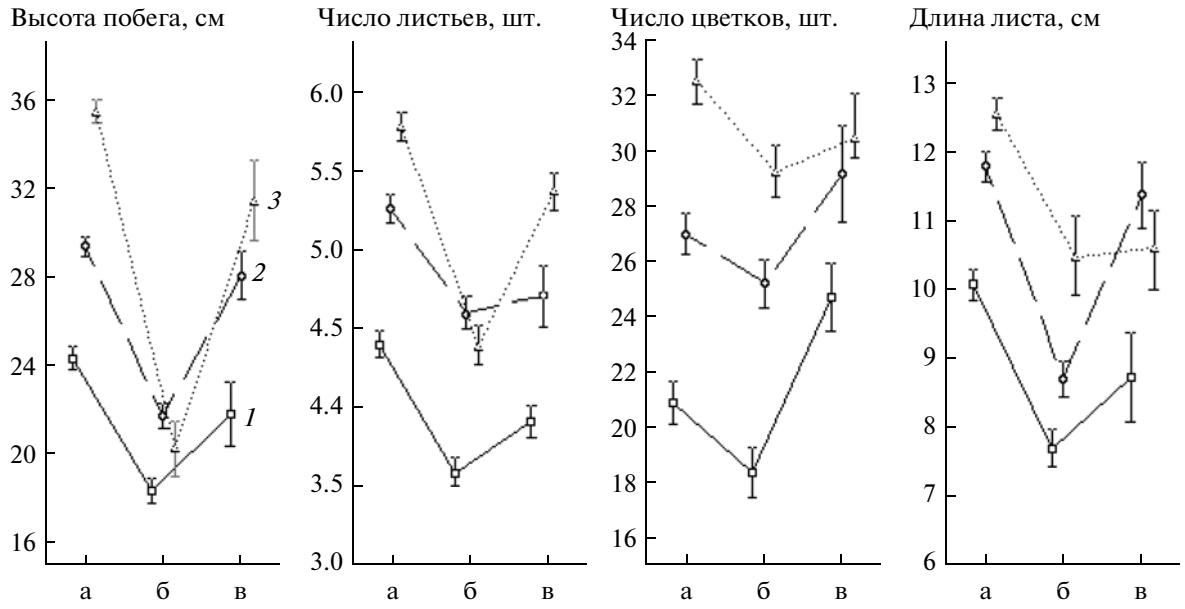

Рис. 4. Изменение средних значений признаков особей *G. conopsea* из экотопических популяций трех речных бассейнов по результатам дисперсионного анализа (Wilks' lambda = 0.68, $p = 0.00001$).
а – бассейн р. Сойвы, б – р. Белой Кедвы, в – р. Печорской Пижмы; *1* – экотопические популяции северных склонов, *2* – южных склонов, *3* – лугов.

число цветков и ширина листа). Устойчивое закрепление у особей *G. conopsea* var. *alpina* (?) низких значений этих признаков в сочетании с сокращением онтогенеза (редукция онтогенетической группы v_2, характерной для типичной формы) (Валуйских, Тетерюк, 2013) позволяют обозначить возможный тренд микроэволюционных процессов. Несомненно, для более детального обсуждения этих вопросов необходимы исследования с применением методов молекулярной биологии.

Теоретически изменчивость фенотипических признаков вдоль географической трансекты (**географическая изменчивость**) предполагает непрерывное (клинальное) изменение их величин (Грант, 1984). Изменение признаков в ряду однотипных экотопических популяций из трех речных бассейнов (вдоль Тиманского кряжа) не показало клинальной географической изменчивости при продвижении с юга на север. Минимальными размерами отличаются растения в бассейне р. Белая Кедва (рис. 4). Здесь действие широтного фактора перекрывают более суровые микроклиматические условия, что обусловлено геоморфологическими особенностями этого района, ак-

Таблица 3. Средние значения морфометрических признаков разных форм *G. conopsea* на склонах северной экспозиции в бассейне р. Белая Кедва (2003 и 2005 гг.)

Признак	*G. conopsea* ssp. *conopsea*			*G. conopsea* var. *alpina* (?)		
	среднее	min–max	*CV*, %	среднее	min–max	*CV*, %
Высота побега, см	20.2	19.0–23.1	19.6	15.7	13.5–17.2	17.7
Длина соцветия, см	5.95	4.90–6.98	27.5	4.23	3.96–4.59	22.5
Число листьев, шт	4.30	3.7–4.7	13.7	3.83	2.8–4.3	13.0
Число цветков, шт	20.3	14–26	31.6	14.1	9–18	26.6
Длина листа, см	8.16	7.51–8.59	24.6	7.03	6.42–7.47	21.3
Ширина листа, см	0.62	0.49–0.83	22.8	0.44	0.39–0.51	23.3
Плотность соцветия	3.20	2.8–3.6	28.5	2.60	2.5–2.6	33.1
Соотношение длины листа к ширине листа	12.9	6.6–18	24.7	14.7	8.8–26.6	21.8

тивным развитием карстовых процессов и др. При сравнении амплитуды географической изменчивости признаков и сопоставлении ее с другими формами изменчивости установлено, что значения коэффициента вариации всех признаков не превышают уровня экологической, но больше уровней внутри- и межпопуляционной изменчивости.

Таким образом, изучение фенотипической изменчивости *G. conopsea* показало, что на известняках Тимана величины всех исследованных признаков существенно сдвинуты к нижней границе их изменчивости в пределах нормы реакции вида. Установлено, что в неблагоприятные вегетационные периоды у *G. conopsea* снижается размах изменчивости признаков и повышается выравненность особей в популяциях. Направление (основной тренд) процесса изменения признаков *G. conopsea* при ухудшении условий произрастания выражается в уменьшении величин и взаимосвязи между ними. Основными фоновыми признаками вида, чувствительными к изменению экологических факторов (тепло и влажность), являются высота побега, длина соцветия, число цветков и ширина листа.

В широтном градиенте для *G. conopsea* нарушен ряд клинальной изменчивости признаков в ряду однотипных экотопов. Микроклиматические особенности местообитаний по р. Белая Кедва перекрывают влияние широтного фактора и предопределяют появление в самых суровых условиях на северных склонах *G. conopsea* var. *alpina* (?). Эта разновидность демонстрирует крайний вариант экологической изменчивости вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л.В. Видообразование и изменчивость видов рода *Gymnadenia* R.Br. в северной части ареала // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX междунар. симпозиума. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 10.

Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 85–94.

Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 44 с.

Валуйских О.Е., Савиных Н.П. Побегообразование и модульная организация *Gymnadenia conopsea* на северной границе ареала // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2008. С. 139–144.

Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. Структура и динамика популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) Br. в краевых популяциях на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2013. № 6. С. 420–427.

Годин В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2009. 44 с.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Гречушкина-Сухорукова Л.А. Экологическая изменчивость костра берегового и клевера красного в Ставропольском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 22 с.

Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.

Заугольнова Л.Б. Способы членения исследуемых биосистем // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 50–60.

Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 100–108.

Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщ. 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Растительные ресурсы, 2003. Т. 39. Вып. 2. С. 1–17.

Кокушник комарниковый / М.Г. Вахрамеева, Т.Н. Виноградова, И.В. Татаренко и др. // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 51–64.

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 232 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесной растительности. М.: Наука, 1972. 290 с.

Папонова И.Т. Динамика численности и изменчивость краевых популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Предуралье: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 34 с.

Ростова Н.С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 69–86.

Ростова Н.С. Корелляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Пб. ун-та, 2002. 308 с.

Смольянинова Л.А. Сем. Orchidaceae Juss. Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976. С. 10–59.

Таршис Л.Г., Таршис Г.И. Миниатюризация структур у растений как адаптивная стратегия видов в экстремальных условиях среды // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат-лы Всерос. науч. конф. Петрозаводск, 2008. С. 232–234.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Тетерюк Л.В. Популяционная биология *Ajuga reptans* L. и *Asarum europaeum* L. на северной границе ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1998. 22 с.

Тетерюк Л.В., Елсаков В.В., Лаптева Е.М. Роль рельефа в формировании терморежима и биоразнообразия реликтовых экосистем на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2012. № 6. С. 410-416.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Альохін О.О., Гапоненко М.Б., Собко В.Г. Орхідеі Далекого Сходу. Кіев: Фітосіоцоцентр, 2003. 204 с.

Bateman R.M., Rudall P.J. Evolutionary and Morphometric Implications of Morphological Variation Among Flowers Within an Inflorescence: A Case-Study Using European Orchids // Annals of Botany. 2006. V. 98. P. 975–993.

Blinova I. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) have only one green leaf in the Extreme North? // J. Eur. Orch. 2002. № 34 (1). P. 19–34.

Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.): Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel, 2005. 800 S.

Dworschak W. Gliederung der verschiedenen Erscheinungsformen der Mucken-Handelwurz in Sudbayern. Hildesheim, 2002. P. 159.

Grant M.C., Antonovics J. Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum*. I. Phenetic and dynamics // Evolution. 1978. V. 32. № 4. P. 822–838.

Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) / M.G. Vakhrameeva, I.V. Tatarenko, T.I. Varlygina и др. Germany, 2008. 690 p.

Soliva M., Widmer A. Genetic and floral divergence among sympatric populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae) with different flowering phenology // Int. J. Plant Sci. 1999. V. 160. № 5. P. 897–905.