

Особенности местообитаний и состояние популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) на южной границе ареала в условиях Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан)

М. Б. ФАРДЕЕВА¹, Н. А. ЧИЖИКОВА², Н. Р. ШАФИГУЛЛИНА³

Казанский (Приволжский) федеральный университет
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18

E-mail: ¹orchis@inbox.ru, ²nelly.chizhikova@stud.kpfu.ru, ³nadiashafigullina@gmail.com

Статья поступила 25.04.2024

После доработки 26.06.2024

Принята к печати 03.07.2024

АННОТАЦИЯ

Флуктуационная динамика (за 9–27 лет) численности, плотности, возрастной и пространственной структуры *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на оз. Долгое Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника отражает механизмы поддержания популяции на южной границе ареала. Материал был внесен в электронную базу данных. Абиотические и биотические условия переходных кустарничково-осоковых сфагновых болот являются наиболее подходящими для развития редкого вида, где сохраняется комплекс бореальных и аркто-бореальных видов, а благоприятными микроместообитаниями являются открытые и влажные участки сплавины с pH субстрата 4,1–4,5. Биоразнообразие сфагновых мхов в местообитаниях *D. maculata* представлено девятью видами, где ковровым видом является *Sphagnum angustifolium*, в открытых и влажных микроместообитаниях появляется *Sph. divinum*, при застарении участков редколесьем – *Sph. centrale*. Выявлена достоверная связь численности *D. maculata* от климатических факторов: положительная – с суммой осадков, отрицательная – со средними температурами вегетационного периода. Однако в условиях влажных микроместообитаний численность генеративных *D. maculata* не связана с осадками. На основе морфометрических параметров вегетативных и генеративных растений достоверно выделяются онтогенетические группы особей: j (ювенильные), im (имматурные), v (взрослые вегетативные), g1 (молодые генеративные), g2 (средневозрастные генеративные). Базовый спектр популяции *D. maculata* на оз. Долгое составляет 11,5 : 17 : 29 : 42,5 (j : im : v : g), доля прегенеративных особей за 9–27 лет варьирует в пределах 57–66 %, что обусловлено высокой долей плодообразования – до 60 %. Пространственная структура популяции – контагиозного типа с агрегациями радиусом 0,5–1,2 м, расположеннымми относительно друг друга случайно. Динамика пространственных мозаик, сопровождаемая дисперсией семян и, соответственно, особей *D. maculata* в благоприятные микроместообитания, является естественным компенсаторным механизмом устойчивости, обеспечивающим динамическое равновесие популяции.

Ключевые слова: редкая тубероидная орхидея, сфагновые болота, абиотические и биотические факторы, динамика популяций, Республика Татарстан.

ВВЕДЕНИЕ

Виды орхидных представляют собой один из наиболее уязвимых компонентов природных экосистем, значительная часть которых

является редкими и вымирающими видами [Efimov, 2010]. Мониторинг редких орхидей предполагает не только оценку современной численности и состояния популяций, но

и статистически обоснованный прогноз их развития в дальнейшем, что можно предвидеть на основе многолетнего анализа и выяснения прямых либо косвенных факторов, влияющих на их местообитания. В условиях изменения климата многолетние исследования редких орхидей актуальны [Barman, Devadas, 2013; Blinova, Chimielewski, 2020].

Регион Среднего Поволжья относится к территории бореального экотона, где проходит изолиния гидротермического коэффициента теплого времени года, равного единице и определяющего деление территории на более влажную лесную зону и гемиаридную – лесостепную [Коломыц и др., 1995]. Вследствие этого многие бореальные орхидеи находятся здесь на границе ареала. По современной классификации экорегионов [Dinerstein et al., 2017] территория является местом контакта трех экорегионов: на севере – Sarmatic mixed forests, на юго-востоке и юго-западе – East European forest steppe, на западе граничит с Central European mixed forests.

Представители рода *Dactylorhiza* (Neck. ex Nevski) отличаются высокой фенотипической изменчивостью, легко гибридизируя друг с другом. По данным ряда авторов [Dressler, 1981; Аверьянов, 1991, 2000; Вахрамеева, 2000, 2006; Бакин, 2002, 2009; Shipunov et al., 2004; Kropf, Renner, 2005; Блинова, 2009; 2016; Кириллова, 2010; Казазаева и др., 2011; Капустина и др., 2015; Kosolapova et al., 2021; Taraška et al., 2021; Кириллова, Кириллов, 2022], род остается слабо изученным.

Все виды рода *Dactylorhiza* на территории Республики Татарстан (РТ) отнесены к редким и охраняемым растениям [Красная книга РТ, 2016]. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó имеет категорию редкости “2” – вид, сокращающий численность, находящийся на южной границе ареала, что и обуславливает его редкость. Типичными для *D. maculata* местообитаниями считаются сфагновые сосняки и ельники, окраины сфагновых болот, которые характеризуются бедными и кислыми почвами [Аверьянов, 2000]. На территории республики наиболее подходящими биотопами для вида являются переходные сфагновые болота, где, по данным О. В. Бакина [2009], преобладают бореальные и аркто-бореальные растения, тесно связанные со сфагнумом и торфом, представляющие область низких значений

pH (трофности) и наиболее высоких значений промерзания субстрата. *D. maculata* отмечается только на севере Татарстана, в Sarmatic mixed forests по сфагновым сплавинам и сфагновым лесам.

В результате многолетних исследований выявлено, что со временем ценопопуляции на изучаемой территории сфагновой сплавины “перемещаются” в пространстве (1990–2017 гг.), причем одни полностью исчезают, а некоторые скопления вида появляются в новых микроместообитаниях. Важным было понять, чем обусловлена эта динамика в пространстве и времени? Какие факторы оказывают влияние на флюктуации численности, а какие на пространственные “перемещения” и закономерности формирования пространственной структуры отдельных ценопопуляций? Какие популяционные параметры остаются более стабильными, а какие динамичны? Формализация собранного материала с помощью популяционной базы данных позволяет проследить динамику различных популяционных параметров, провести анализ пространственной структуры и оценить диффузию семян.

Цель работы: оценить многолетнюю динамику популяций *D. maculata* и состояние местообитаний в условиях Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вопрос о произрастании на территории РТ *D. maculata* (L.) Soó до сих пор остается слабо изученным. Анализ материалов гербария Казанского университета (КАЗ) показал, что из семи гербарных образцов *D. maculata* только два из Раифы (участок ВКГПБЗ) более или менее соответствуют систематическим характеристикам вида. Однако, как отмечает О. В. Бакин [2002], один из образцов, указанных в списке Л. Н. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой [Иванова, 1968], представляет собой *D. fuchsii* × *D. hebridensis*. По результатам исследований 2000–2023 гг. *D. maculata* встречается только в трех местонахождениях – Зеленодольский район РТ Раифский участок ВКГПБЗ, буферная зона заповедника (Краснооктябрьское лесничество) и Агрывзский район РТ. На территории заповедника

и буферной зоны вид фиксируется в течение 50–100 лет, в Агрэзском районе отмечался в 70-х годах XX в., и современных подтверждений нет [Фардеева, 2016]. Комплекс *D. maculata* s. l. на территории РТ представлен видами *D. maculata*, *D. fuchii* и *D. hebridensis*, последний вид по современной классификации рода *Dactylorhiza* не выделяется как самостоятельный таксон [Efimov, 2020].

Раифский участок (Раифа) Волжско-Камского заповедника приурочен к широкому понижению среднечетвертичной 4-й надпойменной террасы р. Волги. Четвертичные аллювиальные отложения Волги подстилаются песчано-глинистыми аллювиально-озерными осадками плиоцена, среди которых местами сохранились известняково-доломитовые породы казанского яруса [Дедков, Тайсин, 2005]. Террасовый рельеф расчленен долинами рек Сумка и ее притоком р. Сер-Булак, где в понижениях образуются заболоченные леса и сфагновые переходные болота. Особенности рельефа приводят к формированию более холодного и влажного микроклимата в Раифе. Среднегодовая температура воздуха в Раифе $+3,8^{\circ}\text{C}$, средняя температура самого холодного месяца (января) $-12,2^{\circ}\text{C}$, самого теплого (июля) $+19,2^{\circ}\text{C}$; абсолютный минимум достигает -42°C , абсолютный максимум $+36^{\circ}\text{C}$. Средняя сумма осадков за год 600 мм; средняя высота снежного покрова 65 см. Коэффициент увлажнения 1,2. Почвы дерново-подзолистые на песках, супесях и суглинках. Небольшие площади занимают торфяно-болотные и аллювиальные почвы. Раифа входит в Волжско-Вятский возвышенно-равнинный регион темнохвойно-широколиственных неморальных лесов с фрагментами южно-таежных елово-пихтовых и сосново-еловых мшистых лесов [Бакин и др., 2000].

В Раифском участке заповедника (рис. 1) исследовались две популяции (П) *D. maculata*: П1 в кв. 119–120 – сфагновая сплавина на оз. Долгое, и П2 в кв. 70 – опушка березняка кустарничково-сфагнового по границе заповедника, которая уже исчезла в результате деградации местообитания.

Болотный массив на оз. Долгое представляется собой замкнутую котловину с постоянным застойным увлажнением и мощным торфоно-коплением [Бакин, 2009], где основными эдификаторами являются сфагновые мхи. Видо-

вой состав сфагновых мхов включает в себя: *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens., *Sph. capillifolium* Hedw., *Sph. centrale* C. Jens., *Sph. fallax* H. Klinggr., *Sph. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., *Sph. girgensohnii* Russ., *Sph. divinum* Flatberg & K. Hassel (*Sph. magellanicum* Brid.), *Sph. riparium* Aongstr., *Sph. warnstorffii* Russ. [Ignatov et al., 2005]. Как отмечают некоторые авторы, состав сфагновых мхов на болотных массивах зависит от различных экологических факторов, таких как тип увлажнения, микрорельеф (кочки, мочажины), трофность субстрата, степень застраивания лесом и, соответственно, освещенность. Например, такие виды, как *Sph. centrale*, *Sph. girgensohnii*, не встречаются на открытых участках сплавин, так как требовательны к затенению и предпочитают облесенные болота или заболоченные леса [Аболинъ 1968; Савич-Любицкая, Смирнова, 1968; Игнатов, Игнатова, 2003, Носкова, 2016]. *Sph. fuscum*, *Sph. capillifolium*, *Sph. warnstorffii* преимущественно произрастают на кочках, *Sph. riparium* можно отнести к топяным видам, а прочие – к ковровым. Биоразнообразие сфагновых мхов использовалось нами для индикации местообитаний и различных микроместообитаний с *D. maculata*.

На оз. Долгое выявлено пять ценопопуляций *D. maculata* (табл. 1). Биотические и абиотические условия местообитаний *D. maculata* изучены в трех ценопопуляциях (СР). Учетные пробные площадки полностью отражают исследуемые ценопопуляции. Многолетние популяционные исследования проведены на двух пробных площадках размером: СР-1 – 150 m^2 , 1990–2017 гг., СР-2 – 280 m^2 , численность и возрастная структура определялись в размерах пробных площадок.

Однако в 2009–2011 гг. в СР-2 большая часть особей ограничивалась участком около 150 m^2 и единично расположеннымими особями площадью до 280 m^2 . К 2015–2017 гг. увеличилась численность *D. maculata* на открытом участке СР-2, что отражено на картах-схемах (см. рис. 7, 8). Геоботанические описания биотопов включены в базу данных “Флора” [Prokhorov et al., 2017].

Внешний вид растений в ценопопуляциях СР-1 и СР-2 представлен на рис. 2. Возрастные состояния *D. maculata* на основе морфометрических параметров, предложенных в методике

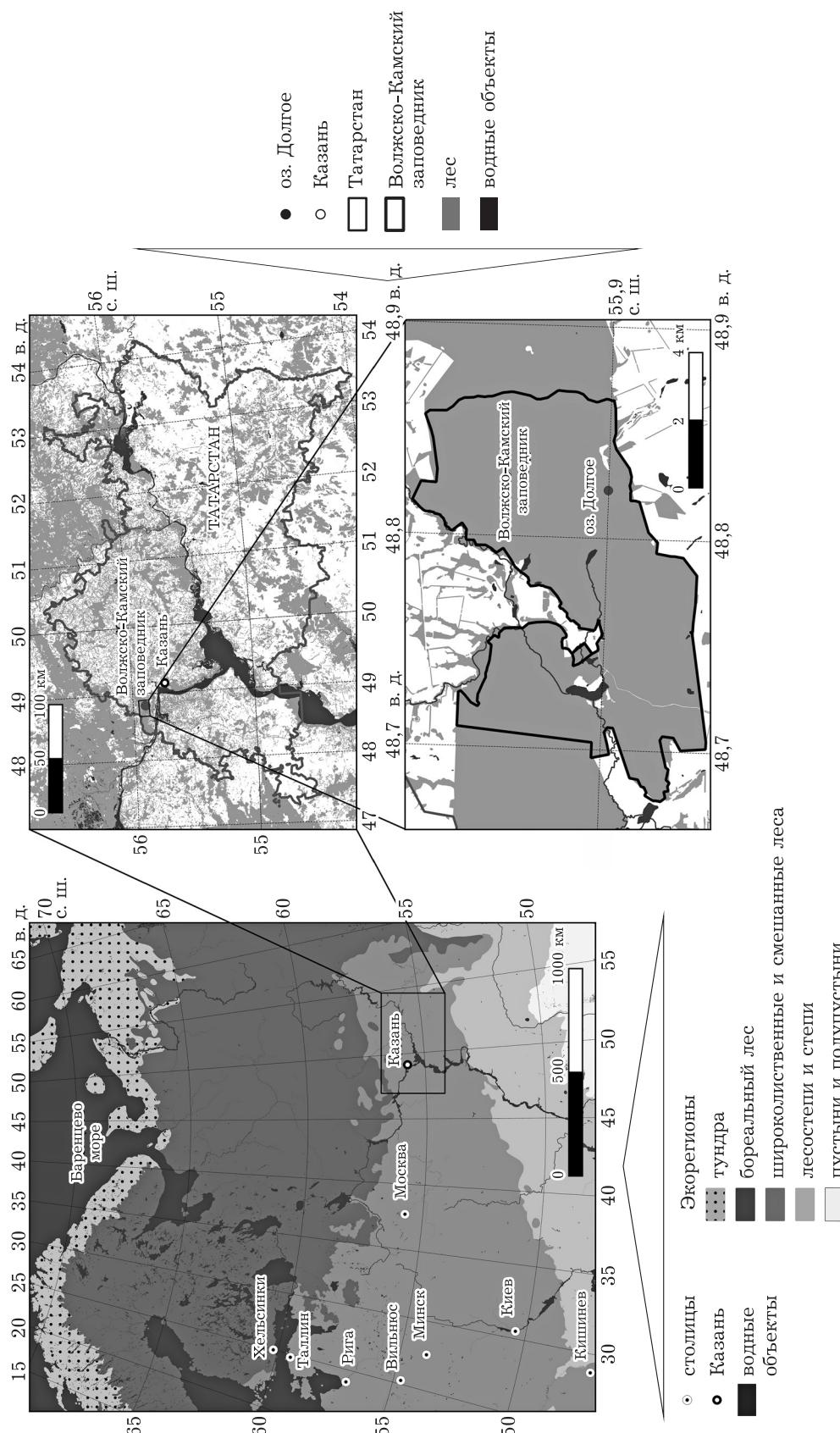


Рис. 1. Расположение Волжско-Камского заповедника и оз. Долгое

Таблица 1

Ценопопуляции *Dactylorhiza maculata* s. l. на оз. Долгое (Республика Татарстан),
их состояние и годы исследований

СР	Состояние в 1990–1996 гг.	Состояние в 2009–2017 гг.	Годы исследования онтогенетической структуры	Год геоботанических описаний	Год картирования особей	Год измерения рН
СР-1	Существует	Существует, сместились	1990–2017	1996, 2009, 2017	2009, 2011, 2015, 2016, 2017	2017
СР-2	Существует	Существует, сместились	2009–2017	1996, 2009, 2017	2009, 2011, 2015, 2017	2017
СР-3	Отсутствует	Существует	2017	2015, 2017	2017	2017
СР-4	Существует	Существует, сместились	–	1996, 2017	–	–
СР-5	Существует	Отсутствует	–	1990, 1996	–	–

[Вахрамеева, Денисова, 1983], определялись первоначально с 1990–1996 гг. и были опубликованы ранее [Фардеева, 1997], статистически достоверно старые генеративные особи не выделяются. Возрастное состояние особи можно определить как ее физиолого-биохимическое состояние, отражающее определенный этап онтогенеза (индивидуального развития), который она проходит в момент наблюдений. Особи, относящиеся к одному и тому же возрастному (онтогенетическому) состоянию, объединяются в одну возрастную группу [Ценопопуляции..., 1976].

Согласно опубликованного онтогенеза для *D. maculata* [Вахрамеева и др., 2000] и

D. fuchii [Вахрамеева, 2006], сенильные особи отсутствуют, как предполагают большинство специалистов по орхидным, виды орхидей отмирают после последнего цветения, не переходя в сенильное состояние [Vakhrameeva et al., 2008]. Для уточнения возрастных состояний особей в 2009–2011 гг. повторно измерялись морфометрические параметры особей (высота побега прегенеративных групп с учетом длины листьев; высота побегов генеративных особей; число листьев и крупных жилок; длина, ширина листьев; длина соцветия; число цветков и плодов) на оз. Долгое (СР-1 и СР-2). Далее измерения 1990–1996 и 2009–2011 гг. объединили для оценки достоверности разли-

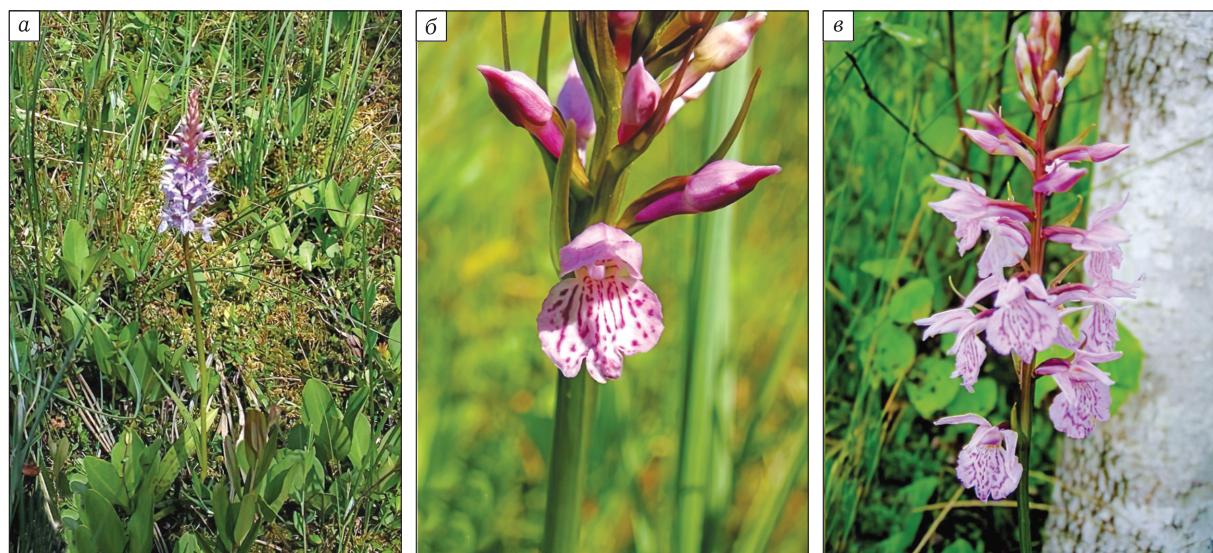


Рис. 2. *Dactylorhiza maculata* s. l., сфагновая сплавина оз. Долгое, Раифская часть Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан). а – ценопопуляция у зеркала воды (СР-1); б – кисть с цветами (СР-1); в – северная опушка, березняк сфагново-кустарничковый (СР-2). Фото М. Б. Фардеевой, О. В. Бакина, В. Е. Прохорова

чий морфометрии разных возрастных групп на основе критерия Стьюдента [Василевич, 1969]. Были определены особи: ювенильные (j), имматурные (im), взрослые вегетативные (v), молодые генеративные (g1), зрелые генеративные (g2). Счетной единицей популяции будет особь, так как вид размножается семенами.

Оценивались численность, плотность особей, возрастной (онтогенетический) спектр и их динамика. Базовый спектр определялся как среднее значение относительной численности особей каждой онтогенетической группы (в %) в динамике за 27 лет (СР-1) и 9 лет (СР-2). Проводился корреляционный анализ по Пирсону связи численности генеративных и прегенеративных особей с климатическими факторами вегетационного периода (май – август): сумма осадков, средние значения влажности и температуры воздуха, количество дней с температурой >25 °C.

Особи *D. maculata* многократно картировались в двух ценопопуляциях (см. табл. 1); координаты онтогенетических групп особей были внесены в популяционную базу данных, структура которой описана в работах [Фардеева, Чижикова, 2019, 2023]. Оценки масштабов пространственной неоднородности получены с помощью парной корреляционной функции – $pcf(r)$ [Stoyan, Stoyan, 1994], использующей местоположения индивидов растений. Парная корреляционная функция $pcf(r)$ является производной функции Рипли $K(r)$ [Ripley, 1977] и пропорциональна среднему числу особей, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной особи. Для каждой популяции вычислялись четыре парные корреляционные функции $pcf(r)$: 1) всех особей популяции, 2) прегенеративных особей, 3) генеративных особей и 4) перекрестная функция для оценки взаимного расположения прегенеративных и генеративных особей. Значения парной корреляционной функции выше единицы и расположение ее над конвертом значений характерны для ситуации случайного пространственного размещения особей, свидетельствуют об увеличении плотности и положительном взаимодействии особей на расстояниях, где наблюдается отклонение функции, это обуславливает наличие их агрегации и позволяет определять размер этих агрегаций. Значения парной корреляционной функции меньше единицы и рас-

положение ее функции под конвертом значений ситуации пространственной случайности свидетельствуют о низкой плотности и об отрицательном взаимодействии особей, их отталкивании и регулярной пространственной структуры. Визуализация мозаик *D. maculata* и вычисление парных корреляционных функций выполнены с помощью пакета spatstat [Baddeley et al., 2005, 2015] в среде статистического анализа R [R Development Core Team, 2022].

Для определения pH водного раствора субстрата в 2017 г. были отобраны образцы сфагновой массы на оз. Долгое. В трехкратной повторности образцы отбирались с трех микроместообитаний в трех ценопопуляциях *D. maculata* (СР-1, СР-2, СР-3) с верхнего слоя субстрата (10–15 см) [Матвеева, Валеева, 2011]. В образцах определяли pH водный вытяжки с помощью pH-метра. Оценка освещенности давалась на основе сомкнутости крон или ее отсутствия в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности микроместообитаний

Расположение ценопопуляций *D. maculata* в период исследований 1990–1999 гг. и современное расположение ценопопуляций в 2009–2017 гг. представлены на карте-схеме болота (рис. 3). Пространственные “перемещения” ценопопуляций с 1990 по 2017 г. обусловлены различными факторами. СР-1 в 1990–1999 гг. частично располагалась перпендикулярно зеркалу воды вдоль тропинки, проложенной животными на водопой (см. рис. 3) и работниками заповедника для мониторинга популяции клюквы. Предположительно, вследствие постоянных нарушений субстрата и в результате рассеивания семян большая часть особей к 2009 г. проросла вдоль зеркала воды. СР-2 в начале исследования концентрировалась на северной опушке болота на границе с лесом, начиная с 2009 г. отмечается ближе к открытой сплавине. В 2015 г. в центре открытой сплавины обнаружена новая ценопопуляция СР-3 *D. maculata* (68 особей). СР-4 на начало исследований находилась на южной окраине, в настоящее время наблюдается зарастание сплавины *Phragmites australis* и *Salix cinerea*, численность вида составляет 40 особей, распределенных в пространстве. СР-5 в 1990–1996 гг.

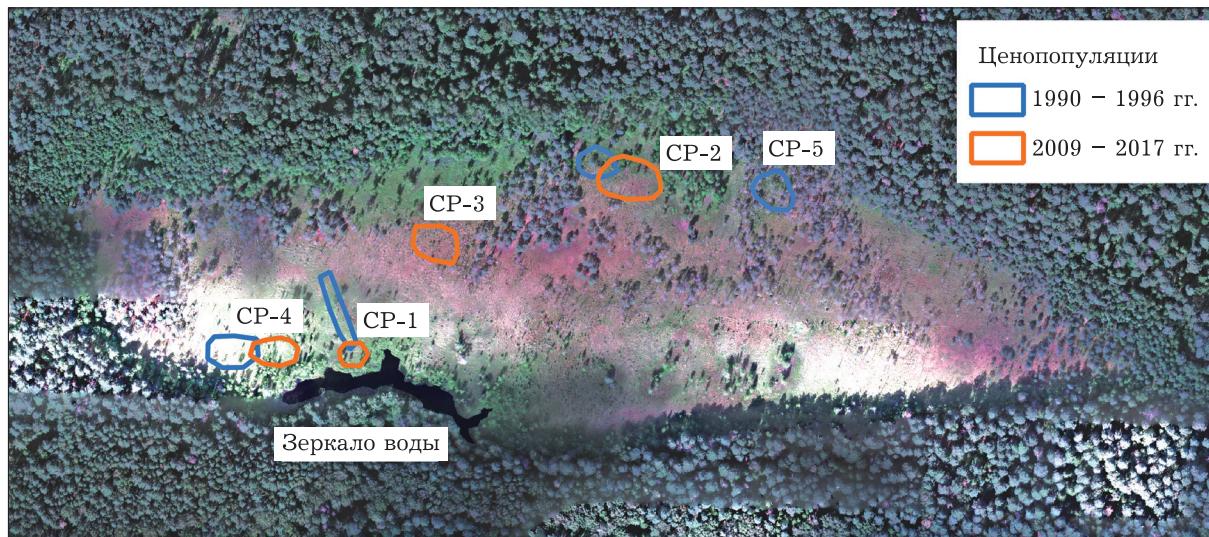


Рис. 3. Пространственная динамика ценопопуляций *D. maculata*, оз. Долгое (Республика Татарстан)

занимала северо-восточную окраину сплавины, где происходили сукцессионные процессы зарастания сплавины лесом, к 2009 г. – исчезла (см. рис. 2).

Для выявления средообразующих условий местообитаний ценопопуляций оценен

видовой состав растений в биотопах (табл. 2). В 2015–2017 гг. в границах постоянных площадок (CP-1, CP-2) и новой ценопопуляции (CP-3) выделялись популяционные локусы, приуроченные к определенным микроместообитаниям (микросайтам), отличным по био-

Т а б л и ц а 2
Характеристики местообитаний ценопопуляций (СР) *D. maculata* s. l., оз. Долгое, участок ВКГПБЗ
(Республика Татарстан)

СР, описание	Виды растений по мере уменьшения обилия в фитоценозе (по данным 1996–2009 гг.)
СР-1 Южная опушка оз. Долгое, около зеркала воды. Кустарничково-осоково-сфагновая сплавина с <i>Betula pubescens</i> Ehrh., подрост <i>Pinus sylvestris</i> L. Освещенность 90 %. Проективное покрытие <i>Sphagnum</i> sp. 100 %	<i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Salix myrtilloides</i> L., <i>Salix lapponum</i> L., <i>Salix phyllicifolia</i> L. cop2: <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., cop1: <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench, sp: <i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh., <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Menyanthes trifoliata</i> L. sol: <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Carex limosa</i> L., <i>Comarum palustre</i> L., <i>Juncus filiformis</i> L., <i>Scheuchzeria palustris</i> L., <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud., <i>Scirpus sylvaticus</i> L.
СР-2 Северная опушка оз. Долгое. Кустарничково-осоково-сфагновая сплавина с <i>Betula pubescens</i> Ehrh. и <i>Pinus sylvestris</i> L., подрост <i>Picea fennica</i> (Regel) Kom. Освещенность 80 %. Проективное покрытие <i>Sphagnum</i> sp. 90 %	<i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Salix myrtilloides</i> L., <i>Salix cinerea</i> L. cop1: <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench sp: <i>Carex rostrata</i> Stokes, <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Equisetum fluviatile</i> L., <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. sol: <i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh., <i>Dactylorhiza maculata</i> s.l., <i>Scheuchzeria palustris</i> L., <i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin., <i>Menyanthes trifoliata</i> L. un: <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Drosera rotundifolia</i> L.
СР-3 Центральная открытая часть сфагновой сплавины, изредка <i>Pinus sylvestris</i> L. Освещенность 80 %. Проективное покрытие <i>Sphagnum</i> sp. 100 %	cop1: <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench sp: <i>Carex rostrata</i> Stokes, <i>Menyanthes trifoliata</i> L., <i>Scheuchzeria palustris</i> L. sol: <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh., <i>Dactylorhiza maculata</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Equisetum fluviatile</i> L. un: <i>Drosera rotundifolia</i> L.

тическим и абиотическим (освещенность, кислотность субстрата) факторам друг от друга (см. рис. 3, табл. 3).

Во всех изученных микроместообитаниях присутствовал *Sphagnum angustifolium*, который образует сплошной покров на сплавине оз. Долгое. На открытых участках или в редколесье появляется *Sphagnum divinum*, что отмечено в центральной части сплавины СР-3 и СР-2, где доминируют *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*. В условиях затенения *Betula pubescens* появляется *Sphagnum centrale*. Микроместообитания с *Sph. centrale* обладают наиболее высокими значениями рН субстрата (см. табл. 3) и характерны для влажных микроместообитаний СР-1 (микроместообитание 1) с *B. pubescens* на сплавине вдоль зеркала воды, где доминируют *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *Scheuchzeria palustris*, и по северной опушке СР-2 (микроместообитание 3), где разрастается *B. pubescens* и доминируют *Phragmites australis*, *M. trifoliata*, *E. fluviatile*.

Выявляется некоторая закономерность динамики рН субстрата: ближе к лесу или в редколесье (*Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*) кислотность сплавины варьирует от 4,8 до 5,0. Напротив, в микроместообитаниях ближе к центру открытой сплавины, где доминиру-

ют исключительно сфагnum и бореальные кустарнички, рН субстрата снижается от 4,5 до 4,1 (см. табл. 3).

В разных микроместообитаниях СР-1 и СР-2 в разные годы отмечается также варьирование численности *D. maculata*. Динамика численности вида и климатических факторов представлены на рис. 4.

Флуктуации численности в микроместообитаниях 2009–2017 гг., как и пространственные “перемещения” ценопопуляций *D. maculata* с 1990–2017 гг. (см. рис. 3, 4) к центральной части сплавины, обусловлены не только климатическими факторами, но и сохранением наиболее подходящих биотических и абиотических условий. После засухи основная часть особей *D. maculata* преимущественно стала развиваться во влажных участках сплавины. Постепенное зарастание болота деревьями приведет к изменению состава растений и кислотности субстрата по окраине сплавины, что, возможно, будет непригодно для развития *D. maculata*.

Динамика численности и возрастной структуры популяции *D. maculata*

По результатам морфометрических измерений вегетативных и репродуктивных орга-

Таблица 3
Кислотность субстрата в микроместообитаниях ценопопуляций СР-1, СР-2, СР-3, оз. Долгое
(Волжско-Камский заповедник, Республика Татарстан, 17.07.2017)

СР	Микроместообитание	рН	Виды сфагновых мхов
СР-1, самое влажное место возле открытой воды	1. Редколесье <i>Betula pubescens</i> , влажный участок у открытой воды; освещенность 90 %	4,8	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Sphagnum centrale</i>
	2. Открытая кустарничковая сплавина; более сухой участок; освещенность 100 %	4,5	<i>Sphagnum angustifolium</i>
СР-2, на границе с лесом	1. Открытое микроместообитание в юго-западной части учетной площадки, единично произрастает <i>Pinus sylvestris</i> ; освещенность 90 %	4,5	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Sphagnum divinum</i>
	2. Открытая кустарничковая сплавина, микроместообитание в восточной и юго-восточной частях учетной площадки; освещенность 100 %	4,2	<i>Sphagnum angustifolium</i>
	3. Редколесье <i>Betula pubescens</i> и <i>Pinus sylvestris</i> , северная часть сплавины около леса, освещенность 80 %, затененный участок	5,0	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Sphagnum centrale</i>
СР-3, центральная часть сплавины, редколесье <i>Pinus sylvestris</i>	1. Кустарничковая сплавина, микроместообитание в юго-западной части учетной площадки; освещенность 100 %	4,2	<i>Sphagnum angustifolium</i>
	2. Открытая сфагновая сплавина, микроместообитание в центре учетной площадки; освещенность 100 %	4,1	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Sphagnum divinum</i>
	3. Редколесье <i>Pinus sylvestris</i> , микроместообитание в северо-восточной части учетной площадки; освещенность 90 %	4,3	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Sphagnum divinum</i>

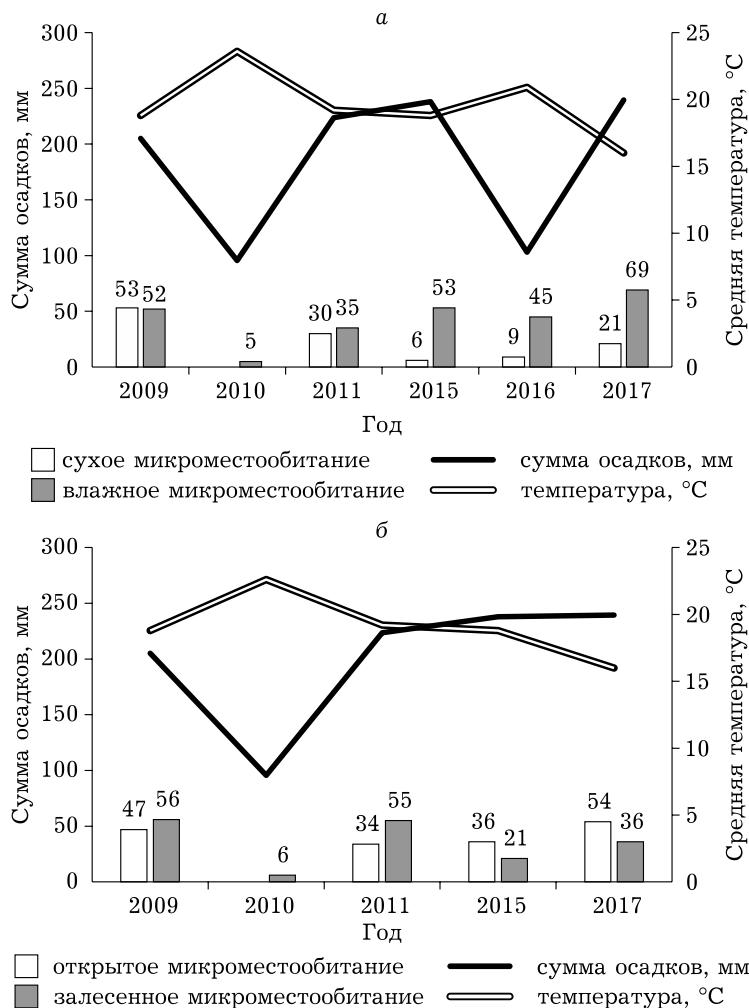


Рис. 4. Варьирование численности *D. maculata* в разных микроместообитаниях ценопопуляции СР-1 (а) и СР-2 (б). Динамика средней температуры и суммы осадков вычислены для периодов с мая по август

нов *D. maculata* определены онтогенетические группы и оценена достоверность различий между ними (табл. 4). В целом выявленные нами морфометрические характеристики соответствуют подобным в исследованиях М. Г. Вахрамеевой [2000, 2006], И. А. Кирилловой с соавт. [2022]. Средний процент плодообразования *D. maculata* в исследованных ценопопуляциях составляет для g1 59 %, для g2 – 66 %.

В результате многолетних исследований популяции *D. maculata* наблюдались флюктуации численности и демографической структуры. Вследствие катастрофической засухи 2010 г., которая характеризуется низким количеством осадков, пониженной влажностью воздуха и резким увеличением дней с температурой >30 °С на сфагновой сплавине оз. Дол-

гое, состояние популяции в СР-1 и СР-2 стало критическим – численность сократилась до 5–6 единичных экземпляров, 95 % особей популяции перешло в состояние вторичного покоя в субстрате. Во время засухи средняя температура и сумма осадков за вегетационный период составляли +23,6 °С и 95,6 мм, также 88 дней средняя температура держалась выше 25 °С, а 51 день средняя температура превышала 30 °С, тогда как в другие годы средняя температура вегетационного сезона составляла +18,4 °С, средняя за сезон сумма осадков – 220 мм, 47 дней в среднем за сезон температура была более 25 °С, и в среднем 12 дней в сезон – более 30 °С (рис. 5, 6).

В 2011 г. отмечено снижение доли генеративных растений в 1,5–2 раза, обусловлен-

Таблица 4

Средние морфометрические параметры онтогенетических групп *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, произрастающих на оз. Долгое (Волжско-Камский заповедник, Республика Татарстан)

Морфометрический параметр	Статистический показатель	Онтогенетическая группа*				
		j (170)	im (240)	v (430)	g1 (350)	g2 (350)
Высота побега, см	(M) ± m	9,5 ± 0,5	14,2 ± 0,4	17,4 ± 0,7	45,6 ± 1,8	56,4 ± 2,3
	min – max	4,8–12,2	8,0–18,0	10,0–26,0	32,0–53,0	35,0–68,0
	T _{st} **	j/im: 4,8	im/v: 2,7	v/g1: 8,5	g1/g2: 2,4	
Длина листа, см	(M) ± m	8,1 ± 0,3	12,5 ± 0,3	11,8 ± 0,8	13,5 ± 0,5	16,2 ± 0,1
	min – max	4,4–11,0	7,0–16,0	4,1–22,0	2,1–16,7	3,0–18,6
	T _{st} **	j/im: 5,3	im/v: 1,1	v/g1: 2,1	g1/g2: 3,4	
Ширина листа, см	(M) ± m	0,4 ± 0,03	1,1 ± 0,04	2,1 ± 0,03	1,6 ± 0,2	2,1 ± 0,3
	min – max	0,2–0,7	0,5–1,6	1,0–2,3	1,3–2,1	1,5–2,6
	T _{st} **	j/im: 9,2	im/v: 2,4	v/g1: 2,3	g1/g2: 2,4	
Число листьев	M ± m	1,0	1,0	2,6 ± 0,1	3,2 ± 0,05	4,3 ± 0,1
Число крупных жилок листа	(M) ± m	1,5 ± 0,2	3,9 ± 0,1	5,3 ± 0,3	5,7 ± 0,2	7,8 ± 0,1
	min – max	1–3	3–5	4–7	5–6	6–8
	T _{st} **	j/im: 2,6	im/v: 2,1	v/g1: 0,8	g1/g2: 3,9	
Длина соцветия, см	(M) ± m	–	–	–	9,6 ± 0,8	11,9 ± 1,6
	min – max	–	–	–	6–13	6,5–17
	T _{st} **	–	–	–	g1/g2: 2,2	
Число цветков	(M) ± m	–	–	–	16,5 ± 0,1	25,4 ± 0,2
	min – max	–	–	–	9–23	16–31
	T _{st} **	–	–	–	g1/g2: 4,2	
Число плодов	(M) ± m	–	–	–	9,8 ± 0,3	16,7 ± 0,5
	min – max	–	–	–	6–17	8–20
	T _{st} **	–	–	–	g1/g2: 5,1	

* j – ювенильные, im – имматурные, v – взрослые вегетативные, g1 – молодые и g2 – средневозрастные генеративные группы. В скобках дан размер выборки.

** Полужирным шрифтом отмечены статистически значимые различия для уровня значимости $p < 0,05$.

ное переходом их в состояние нецветения, по сравнению с 2009 г. Вегетативные периоды 2015–2017 гг. отличались значительным выпадением осадков: средняя сумма осадков составила 238 мм, средняя температура +18,0 °C (2015 г.) и +16,1 °C (2017 г.). Вследствие благоприятных погодных условий периода 2011–2017 гг. по оценке динамики численности и возрастной структуры *D. maculata* в двух ценопопуляциях наблюдается процесс восстановления.

Связь численности *D. maculata* с динамикой суммы осадков и влажности воздуха статистически значимая – положительная (табл. 5). Напротив, зависимость численности с температурными факторами – значи-

мая отрицательная. Но в условиях СР-1, находящейся у зеркала воды, достоверной связи численности генеративных особей с суммой осадков за вегетационный период нет.

В целом возрастные и базовые спектры *D. maculata* в ценопопуляциях имеют левосторонний тип с постоянным преобладанием прегенеративных особей. Базовый спектр (%) *D. maculata* в СР-1 составляет 11:18:28:20:23 (j:im:v:g1:g2), в СР-2 – 12:14:34:21:19 и в целом соответствует возрастному спектру тубероидных орхидей. Популяция остается полнокленной и возрастная структура является стабильным параметром популяции, что обеспечивает ее устойчивость в пространстве и времени.

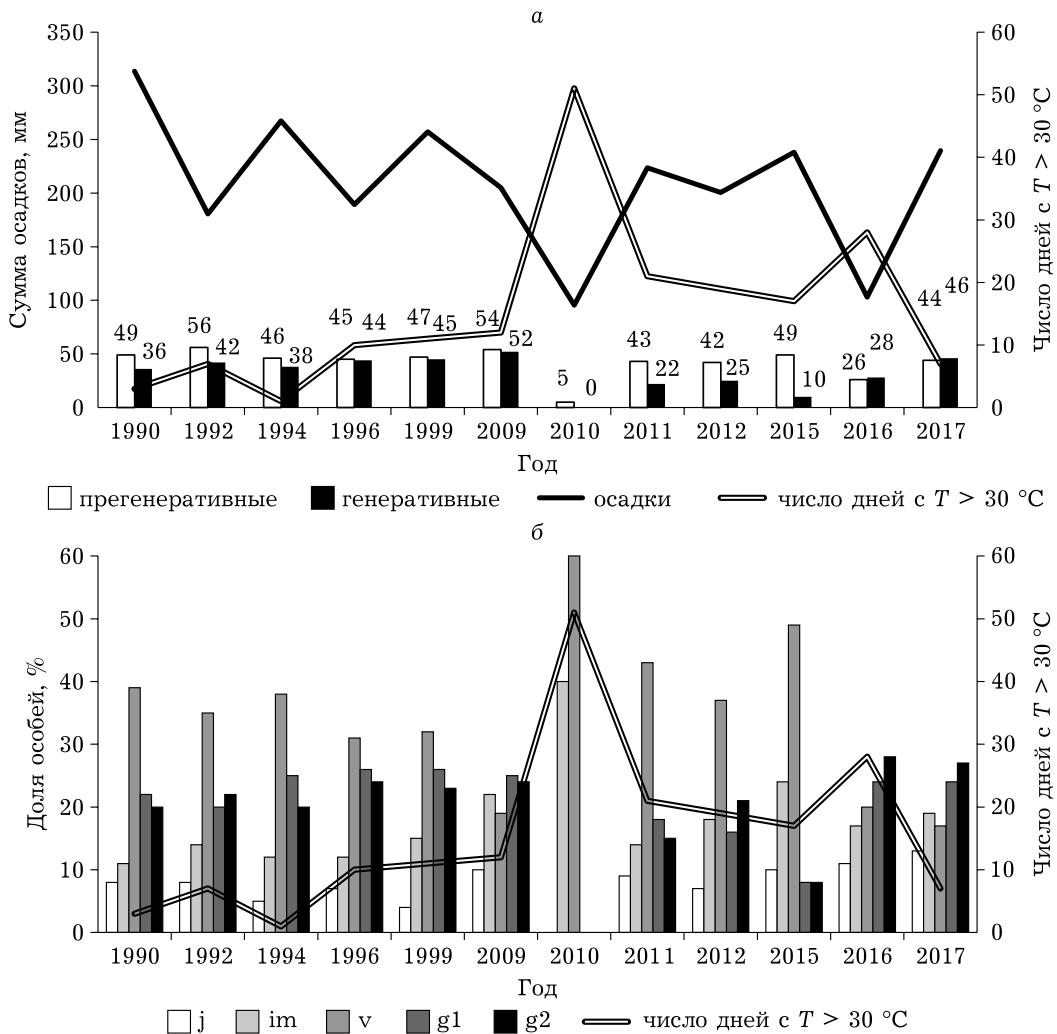


Рис. 5. Динамика численности прегенеративных и генеративных особей (а) и динамика популяционной структуры (б) *D. maculata* в ценопопуляции СР-1

Закономерности пространственной структуры ценопопуляций

Закономерности пространственно-онтогенетической структуры в СР-1 и СР-2 представлены на рис. 7, 8. По результатам пространственного анализа выявлено, что для пространственной структуры *D. maculata* характерно образование выраженных скоплений – агрегаций I порядка радиусом 0,4–1,2 м.

Размещение генеративных особей обусловлено динамикой их численности в разные годы, чем их больше, тем выше плотность скоплений, тем лучше выражен контагиозный тип их размещения с образованием агрегаций радиусом 0,6–1,1 м, плотностью 6,8–10,1 особи/ м^2 (рис. 7, г, е; рис. 8, г–е). Агрегации расположены относительно друг друга случай-

но. Реже размещение генеративных растений имеет случайный тип (рис. 7, д), что обусловлено снижением их численности и плотности в неблагоприятные влажные и особенно холодные вегетационные периоды. Размещение прегенеративных растений в благоприятных влажных условиях (СР-1) – контагиозное, особи образуют агрегации радиусом 0,4–0,9 м с плотностью 3,4–5,1 особи/ м^2 (рис. 7, ж, и). В условиях зарастания лесом и затенения (СР-2) плотность прегенеративных особей снижается до 2,3 особи/ м^2 , их размещение в пространстве становится случайным (рис. 8, ж, з, и).

В обоих ценопопуляциях образуются участки взаимного произрастания прегенеративных и генеративных растений – крупные агрегации радиусом 0,7–1,0 м, в кото-

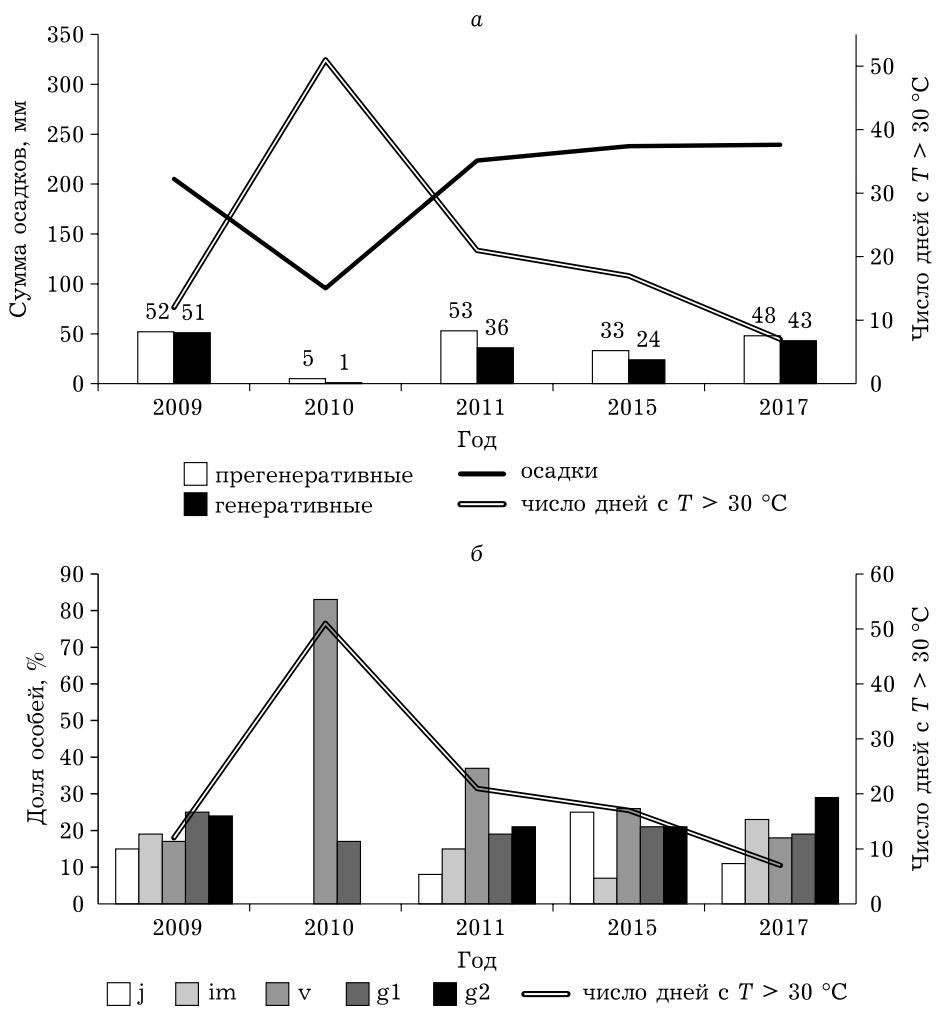


Рис. 6. Динамика численности preregenerative и генеративных особей (а) и динамика популяционной структуры (б) *D. maculata* в ценопопуляции СР-2

рых средняя численность варьирует от 9,4 до 20,5 особи/ м^2 (рис. 7, к; рис. 8, к–м). Редко образуются две повторяющиеся агрегации в радиусе 1,5–2,5 м (рис. 7, м; рис. 8, л), ко-

торые удалены друг от друга на расстояние 0,5–0,7 м.

Пространственно-онтогенетическая структура ценопопуляций (СР-1 и СР-2) имеет кон-

Таблица 5

Коэффициенты корреляции климатических факторов и численности особей в ценопопуляциях *D. maculata* СР-1, СР-2 (Райфа, Волжско-Камский заповедник, Республика Татарстан)

Осадки вегетационного сезона, мм		Число дней с температурой $T > 25^{\circ}\text{C}$		Влажность воздуха, %		Температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	
j + im + v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2
СР-1, южная опушка оз. Долгое							
0,74	0,41	-0,62	-0,47	0,65	0,56	-0,81	-0,72
СР-2, северная опушка оз. Долгое							
0,86	0,77	-0,77	-0,75	0,73	0,67	-0,83	-0,84

П р и м е ч а н и е. Статистически значимые коэффициенты выделены полужирным шрифтом ($p < 0,05$).

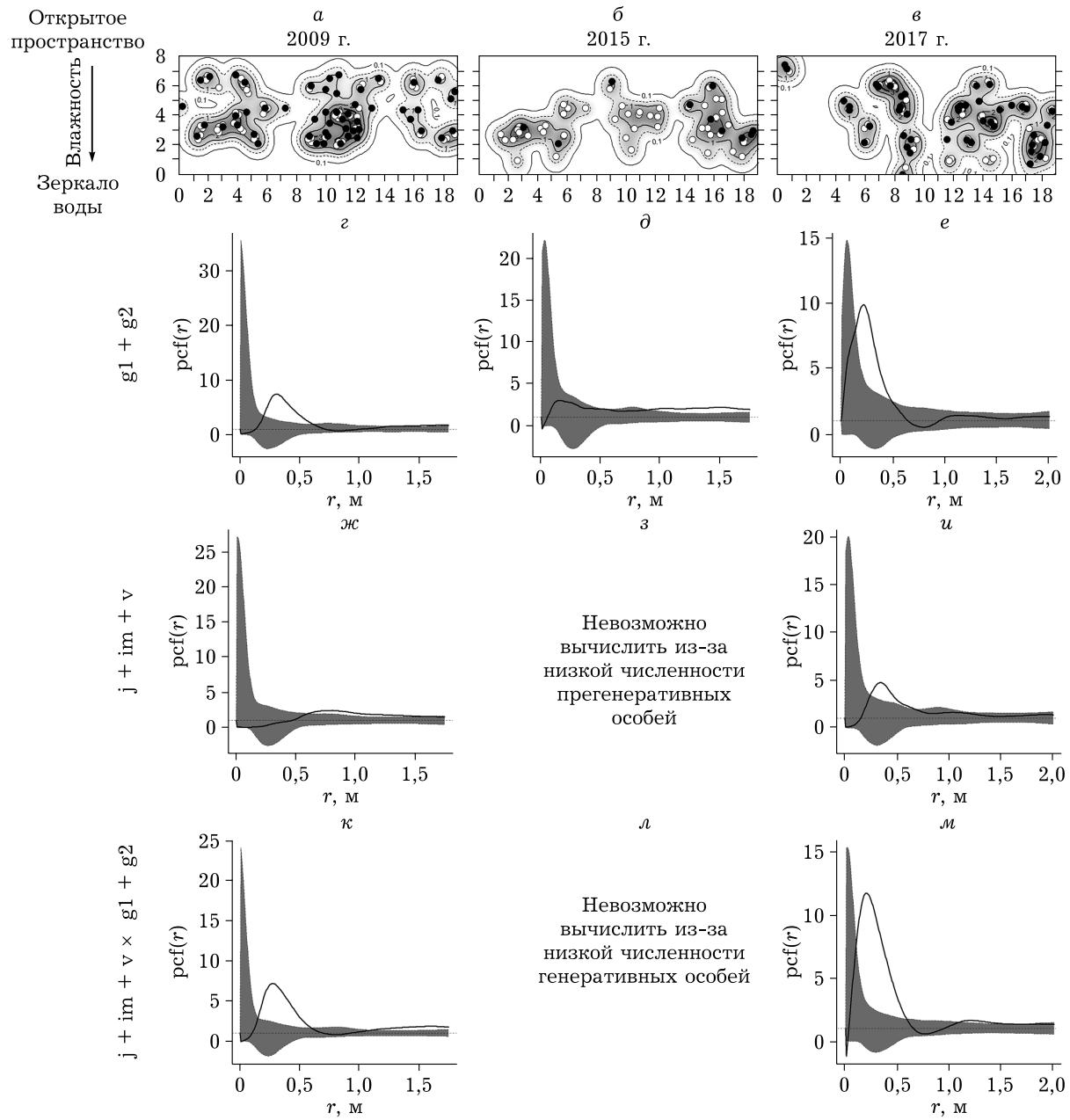


Рис. 7. Карты-схемы *D. maculata* в СР-1 (южная опушка леса у озера) в 2009 г. (а), 2015 г. (б), 2017 г. (в). Обозначения на картах: черные точки генеративные (g1, g2), белые точки – прегенеративные (j, im, v); изолинии постоянной пространственной плотности особей показывают число особей на квадратный метр: 0,1; 0,5 (пунктир), 1, 2, 3 и т. д. Поведение парной корреляционной функции $pcf(r)$: γ , δ , ϵ – для генеративных особей (g1, g2); χ , ζ , η – для прегенеративных особей (j, im, v); κ , λ , μ – перекрестная корреляционная функция, взаимное размещение прегенеративных (j, im, v) и генеративных групп (g1, g2)

тагиозный тип распределения особей, что способствует лучшему прорастанию семян, развитию протокормов и всех прегенеративных особей вокруг генеративных растений. В динамике за 9 лет наблюдается разрастание популяции и расширение СР-1 и СР-2 в подходящих микроместообитаниях – откры-

той сплавине (СР-1) и в светлом редколесье на сплавине (СР-2).

ОБСУЖДЕНИЕ

На севере европейской части России *D. maculata* чаще отмечается в комплексе

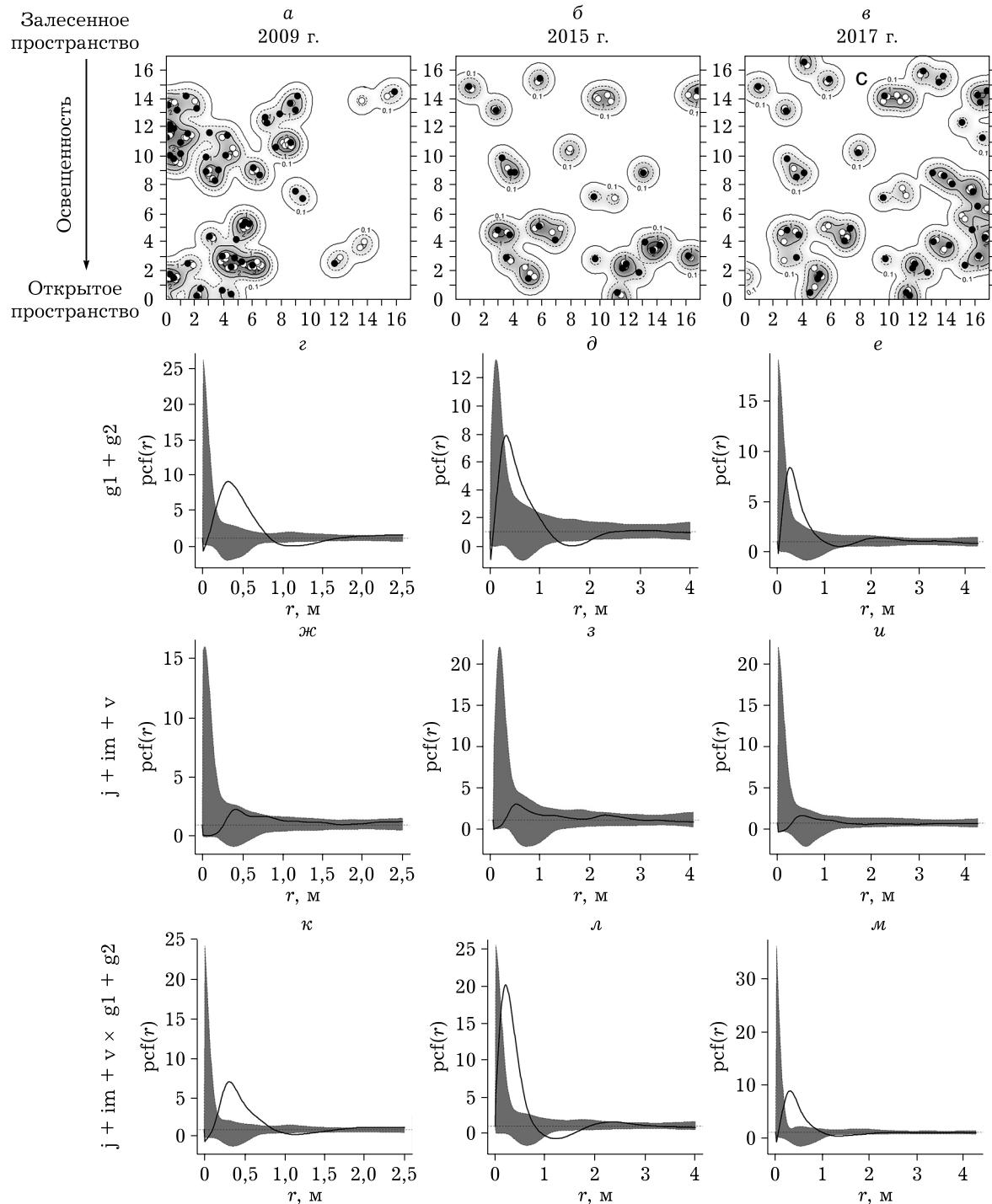


Рис. 8. Карты-схемы *D. maculata* в СР-2 (северная опушка озера у леса) в 2009 г. (а), 2015 г. (б), 2017 г. (в). Обозначения на картах: черные точки – генеративные (g1, g2), белые точки – прегенеративные особи (j, im, v); изолинии постоянной пространственной плотности особей показывают число особей на квадратный метр: 0,1, 0,5 (пунктир), 1, 2, 3 и т. д. Поведение парной корреляционной функции $pcf(r)$: z , δ , e – для генеративных особей (g1, g2); ζ , z , u – для прегенеративных особей (j, im, v); κ , λ , m – перекрестная корреляционная функция, взаиморазмещения прегенеративных (j, im, v) и генеративных групп (g1, g2)

сфагновых болот или заболоченных светлых сфагновых березняков, ельников и сосняков

[Аверьянов, 2000; Вахрамеева, 2000; Shipunov et al., 2004; Блинова, 2016; Ишмурато-

ва и др., 2019; Blinova et al, 2020; Kipillova, Kirillov, 2022]. Специфическая приуроченность *D. maculata* к бореальному комплексу сфагновых болот способствует развитию его популяций на сфагновой сплавине оз. Долгое в Раифском участке заповедника и представляет собой наиболее благоприятное местообитание для развития вида на южной границе ареала.

Тубероидные орхидеи являются *r*-стратегами, преимущественно размножающимися семенами. Высокая семенная продуктивность способствует высокой доле ювенильных и имматурных групп в популяции [Набиуллин и др., 2007; Казазаева и др., 2011; Фардеева, Чижикова, 2019]. В исследованных нами ценопопуляциях доля ювенильных, имматурных и виргинильных групп в среднем составляет 60 %. Орхидеи лабильны и способны уходить в состояние нецветения или вторичного покоя под землей для переживания неблагоприятных периодов [Willems et al., 2003; Light, McConaill, 2006; Vakhrameeva et al., 2008]. На основе картографирования мы определили, что многие особи *D. maculata* в условиях засухи 2010 г. полностью исчезали на площа-ди, переходя во вторичный покой под землей, а в холодный и влажный летний сезон 2015 г. некоторые генеративные растения перешли в состояние “нецветения”.

Переход особей в состояние вторичного покоя под землей в пессимальных условиях обусловлен высокой концентрацией симбиотрофных грибов в клубнях *D. maculata* в течение всей жизни [Татаренко, 2007]. Это обеспечивает и лучшее прорастание семян вокруг генеративных растений. Результаты моделирования диффузии семян *D. maculata* с учетом средней высоты генеративных растений, длины, диаметра, объема и плотности семян показали, что в безветренную погоду радиус рассеивания семян вокруг материнского растения составляет 4 м, а максимальная концентрация семян – в радиусе 2 м, скорость осаждения на почву 6 с [Мандзага и др., 2017].

Биологические особенности *D. maculata* способствуют формированию в благоприятных условиях контагиозного типа пространственной структуры и образованию агрегаций как прегенеративных, так и генеративных особей, что отмечают многие авторы в исследованиях тубероидных орхидей [Chung, Nason, 2007; Jacquemyn et al., 2009; Law et al.,

2009; Dodd, 2011; Фардеева, Чижикова, 2019]. В ходе многолетних исследований популяции *D. maculata* выявили образование выраженных агрегаций, а также сорегации прегенеративных и генеративных особей, радиус скоплений варьирует от 0,5 до 1,2 м. Индикатором критического состояния популяции *D. maculata* является снижение плотности генеративных или прегенеративных особей и случайное их размещение, часто приводящие к невозможности статистической оценки пространственного процесса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При минимизации антропогенных факторов в заповеднике на динамику возрастной и пространственной структуры *D. maculata* воздействует динамика погодных условий, вызывая мелкомасштабные флюктуации, а также фитогенные и абиотические факторы. Пространственная макроструктура популяции *D. maculata* в границах всего болота имеет клинально-контагиозный тип с увеличением плотности особей по градиенту того или иного экологического фактора (влажности, освещенности, pH субстрата и др.). Динамика абиотических факторов, косвенно зависимых от климатических, обуславливает пространственные “перемещения” ценопопуляций в благоприятные микроместообитания сфагновой сплавинки. Сфагновые мхи могут использоваться как индикаторные виды сукцессионных процессов на сфагновой сплавине, где разные виды встречаются в определенных условиях увлажнения, освещения и трофности субстратов.

Процессы сукцессии – зарастание сплавинки лесом, увеличение опада листвьев, разрастание лесных растений и исчезновение болотных видов – снижают распространение *D. maculata*. На территории бореального экотона сфагновые переходные болота становятся наиболее подходящими местообитаниями для северных видов на южной границе их ареала, что принимает особую важность в современных условиях потепления климата.

Флюктуации численности и плотности особей *D. maculata*, часто обусловленные как переходом части особей в состояние временного покоя или нецветения, так и полным их отмиранием, достоверно связаны зависимостью численности от климатических факторов ве-

гетационного периода. Стабильные признаки популяции – это онтогенетический спектр и характер пространственно-онтогенетической структуры популяции *D. maculata* с образованием агрегаций радиусом 0,5–1,2 м, которые за многолетний период исследований принципиально не изменились. В онтогенетическом спектре преобладают прегенеративные особи, доля которых в динамике за 27 или 9 лет варьирует от 57 до 66 %. Динамика пространственных мозаик, сопровождаемая дисперсией семян и, соответственно, особей *D. maculata* в благоприятные микроместообитания, является естественными компенсаторным механизмом устойчивости, обеспечивающим динамическое равновесие популяции.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института экологии и природопользования Казанского федерального университета Б. М. Усманову и А. М. Гафурову за предоставление снимка оз. Долгое.

Вклад авторов

Фардеева М. Б. – идея, картографирование и мониторинг популяций, морфометрические измерения и анализ, геоботанические описания, работа над текстом; Чижикова Н. А. – пространственный анализ, работа над текстом, создание карт и рисунков; Шафигуллина Н. Р. – анализ мхов, работа над текстом.

Финансирование

Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров (Приоритет 2030).

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных. Мониторинг сообществ растений проведен с разрешения Волжско-Камского биосферного природного заповедника.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

Аболинь А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1968. 329 с.
Аверьянов, Л. В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (Or-

chidaceae) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 10. С. 1345–1359.

Аверьянов Л. В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia. 2000. № 3 (1). С. 30–53.

Бакин О. В. Заметки по систематике и экологии пальчатокоренников (Dactylorhiza: Orchidaceae) Раифы и Татарстан // Тр. Волжско-Камского гос. природ. заповедника. 2002. Вып. 5. С. 103–116.

Бакин О. В. Фиторазнообразие и охрана болотных экосистем на юге лесной зоны востока европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2009. 24 с.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.

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

Блинова И. В. О сопряженности пространственного размещения популяций редких видов орхидных и осоковых с кислотностью и электропроводностью почв на минеротрофном и насыщенном основаниями болоте в Мурманской области (Россия) // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2016. № 4 (27). С. 108–120.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 232 с.

Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М.: Гриф и К, 2000. Вып. 14. С. 55–86.

Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683–1695.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* Soó) и пальчатокоренник Фукса (*D. fuchsii* Soó) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / под ред. Г. И. Серебрякова. М.: Изд-во МГПИ, 1983. Ч. II. С. 12–15.

Дедков А. П., Тайсин А. С. Плиоценовые долины и четвертичные террасы Раифы // Тр. Волжско-Камского гос. природ. заповедника. 2005. Вып. 6. С. 115–127.

Иванова Р. Г. К изучению флоры Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. природ. заповедника. 1968. Вып. 1. С. 69–91.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 608 с.

Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р., Барлыбаева М. Ш., Набиуллин М. И., Кривошеев М. М. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценотические и популяционные характеристики, антропотолерантность, антэкология // Вестн. Пермского ун-та. Сер. Биология. 2019. Вып. 3. С. 240–257. doi: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257

Казазаева М. Т., Бурдуковская Г. В., Ловцова Н. М. Состояние ценопопуляций видов *Dactylorhiza* в Западном Забайкалье // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Сер. Биология, география. 2011. № 4. С. 117–124.

Капустина Н. В., Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó на территории ГПЗ “Былина” // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2015. № 6 (181). С. 17–24.

Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.

- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Репродуктивный успех краевых популяций *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó // Экология. 2022. № 3. С. 171–177. [Kirillova I. A., Kirillov D. V. Reproductive success of marginal populations of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) // Russian Journal of Ecology. 2022. Vol. 53, N 3. P. 152–157. doi: 10.31857/S0367059722030052]
- Коломыц Э. Г., Розенберг Г. С., Колкутин В. И., Юнина В. П., Сидоренко М. В., Орлова М. В., Сурова Н. А. Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (Прогнозный атлас-монография) // Нижний Новгород: Интер-Волга, 1995. 163 с.
- Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы / Министерство лесного хозяйства РТ; гл. ред. А. А. Назиров. Казань: Идель-Пресс, 2016. 760 с.
- Мандзага Б. М., Фардеева М. Б., Мухарамова С. С., Зарипов Ш. Х. Математическая модель определения области распространения семян и анализ пространственного расположения орхидных // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: экологические вызовы XXI века. Казань, 2017. С. 539–541.
- Матвеева Н. М., Валеева А. А. Учебно-методическое пособие к лабораторно-практическим занятиям по физико-химическому анализу почв. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2011. 75 с.
- Набиуллина М. И., Ишкнина Р. М., Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Изменчивость структуры побега как показатель репродуктивной стратегии у орхидных различных жизненных форм // Вестн. Тверского ун-та. Сер. Биология и экология. 2007. № 4. С. 32–34.
- Носкова М. Г. Полевой атлас-определитель сфагновых мхов таежной зоны Европейской России. Тула: Аквариус, 2016. 112 с.
- Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 112 с.
- Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Фардеева М. Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1997. 27 с.
- Фардеева М. Б. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó // Красная книга Республики Татарстан. Казань: Изд-во "Идел-Пресс", 2016. С. 443–444.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А. Особенности пространственно-временной динамики популяций клубнеобразующих орхидей // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26, № 1. С. 86–99. [Fardeeva M. B., Chizhikova N. A. Features of Spatial and Temporal Dynamics of Tuberous Orchid Populations // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 1. P. 71–82. doi: 10.1134/S1995425519010062]
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А. Динамика пространственно-возрастной структуры популяций *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) на востоке Европейской России (Среднее Поволжье) // Заповед. наука. 2023. Т. 8 (2). С. 52–71. <https://dx.doi.org/10.24189/nscr.2023.015>
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов. М.: Наука, 1976. 215 с.
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. London: Chapman and Hall/CRC Press, 2015. Available from: <https://www.routledge.com/Spatial-Point-Patterns-Methodology-and-Applications-with-R/Baddeley-Rubak-Turner/9781482210200/>
- Baddeley A., Turner R. spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns // J. Stat. Software. 2005. Vol. 12 (6). P. 1–42. Available from: <https://www.jstatsoft.org/v12/i06>. doi: 10.18637/jss.v012.i06.
- Barman D., Devadas R. Climate change on orchid population and conservation strategies: a review // J. Crop. and Weed. 2013. Vol. 9. P. 1–12.
- Blinova I. V., Chmielewski F. M. Climatic Changes and Evidence from Plants and Animals Responses: The Data which could be Associated with Climatic Changes in the Extreme North of Europe // Annals of Geograph. Stud. 2020. Vol. 3 (2). P. 34–38.
- Chung M. Y., Nason J. Spatial demographic and genetic consequences of harvesting within populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii* // Biol. Conservat. 2007. Vol. 137. P. 125–137.
- Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N. D., Wikramanayake E., Hahn N., Palminteri S., Hedao P., Noss R., Hansen M., Locke H., Ellis E. C., Jones B., Barbe C. V., Hayes R., Kormos C., Martin V., Crist E., Sechrest W., Price L., Baillie J. E. M., Weeden D., Suckling K., Davis C., Sizer N., Moore R., Thau D., Birch T., Potapov P., Turubanova S., Tyukavina A., de Souza N., Pintea L., Brito J. C., Llewellyn O. A., Miller A. G., Patzelt A., Ghazanfar S. A., Timberlake J., Klöser H., Shennan-Farpón Y., Kindt R., Lillesø J. B., van Breugel P., Graudal L., Voge M., Al-Shammari K. F., Saleem M. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm // Bioscience. 2017. Vol. 67 (6). P. 534–545. doi: 10.1093/biosci/bix014
- Dodd M. *Anacamptis Morio* population variability in time and space // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 26–30 сентября 2011 г.) М.: КМК, 2011. С. 148–153.
- Dressler R. L. Orchids – natural history and classification. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, 1981. 332 p.
- Efimov P. G. The dynamics of Orchids of NW European Russia // J. Europäischer Orchideen. 2010. Bd. 42, H. 3. S. 501–518.
- Efimov P. G. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5, Suppl. 1. P. 1–18.
- Ignatov M. S., Ignatova E. A., Konstantinova N. A. Bryophyte Flora of Volzhsko-Kamskiy Nature Reserve (Tatarstan, European Russia) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 49–66.
- Jacquemyn H., T. Wiegand K., Vandepitte R., Brys I. Roldan-Ruiz and O. Honnay. Multi-generational analysis of spatial structure in the deceptive orchid *Orchis mascula* // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 206–216.
- Kosolapova N. V., Gudovskikh Y. V., Egoschina T. L., Kislitina A. V., Luginina E. A. To the characteristic of celioporulations *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó of the Midle and Southern Taiga // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2. "2nd All-Russia Conference with international Participation "Economic and Phytosaitary Rationale for the Introduction of Feed plants". 2021. Vol. 901 (1). P. 012025.
- Kropf M., Renner S. S. Pollination success in monochromatic yellow populations of the rewardless orchid *Dactylorhiza sambuzina* // Plant Systemat. Evolut. 2005. Vol. 254 (3). P. 185–197.

- Law R., Illian J., Burslem D., Gratzer G., Gunatilleke C., Gunatilleke I. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97 (4). P. 616–628.
- Light M., MacConaill M. Appearance and Disappearance of a weedy orchid, *Epipactis Helleborine* // *Folia Geobotanica*. 2006. Vol. 41 (1). P. 77–93.
- Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. Vegetation Database of Tatarstan // *Phytocoenologia*. 2017. Vol. 47 (3). P. 309–313. doi: 10.1127/phyto/2017/0172
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Available from: <http://www.R-project.org>.
- Ripley B. D. Modelling spatial patterns // *J. Royal Stat. Soc. Ser. B*. 1977. Vol. 39. P. 172–212. doi: 10.1111/J.2517-6161.1977.TB01615.X
- Shipunov A. B., Fay M. F., Pillon Y., Chase M. W., Bateman R. M. *Dactylorhiza* (Orchidaceae) in European Russia: combined molecular and morphological analysis // *Am. J. Bot.* 2004. Vol. 91 (9). P. 1419–1426.
- Stoyan D., Stoyan H. *Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics*. John Wiley and Sons, 1994. 408 p.
- Taraška V., Duchoslav M., Trávníček B., Batoušek P., Temsch E. M., Weiss-Schneeweiss H. Morphological variability, cytotype diversity, and cytogeography of populations traditionally called *Dactylorhiza fuchsii* in Central Europe // *Plant Systemat. Evolut.* 2021. Vol. 307 (51). <https://doi.org/10.1007/s00606-021-01770-3>
- Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torsosyan G. K., Zagulskii M. N. *Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of former USSR)*. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K. G., 2008. 690 p.
- Willems J. H., Blinova I. K. Tromp. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic areas in Europe: Murmansk Region and The Netherlands. II. Population fitness // *Vorlage für Journal Europäischer Orchideen*. 2003. Bd. 35 (2). S 327–342.

Habitat features and population status of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) on the southern border of the range in the Volga-Kama Reserve (Republic of Tatarstan)

M. B. FARDEEVA¹, N. A. CHIZHIKOVA², N. R. SHAFIGULLINA³

Kazan Federal University

18, Kremlevskaya st., Kazan, 420008, Russia

E-mail: ¹orchis@inbox.ru, ²nelly.chizhikova@stud.kpfu.ru, ³nadiashafiqullina@gmail.com

Fluctuation dynamics (studied for 9–27 years) of the abundance, density, age and spatial structure of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó population on Lake Dolgoe of the Volga-Kama Reserve reflects the mechanisms of maintaining the population at the southern border of the range. The data were stored into the database. Abiotic and biotic factors of transitional shrub-sedge sphagnum bogs are the most suitable for the conservation of a rare species, where boreal and arcto-boreal species are preserved, and favourable microsites are open and moist areas of the mire, with pH 4.1–4.5. The biodiversity of sphagnum mosses in the habitats of *Dactylorhiza maculata* is represented by 9 species, where the carpet species is *Sphagnum angustifolium*, and *Sphagnum divinum* appears in open and wet micro-areas, *Sphagnum centrale* appears in areas overgrown with open forest. A significant relationship of the species abundance with climatic factors revealed: positive relationship with precipitation, negative relationship with average temperatures of the growing season. The number of reproductive *D. maculata* does not depend on precipitation in moist microsites. Ontogenetic stages were reliably identified using the morphometric parameters of vegetative and reproductive plants: juvenile (j); immature (im); virginal (v); young reproductive (g1); mature reproductive (g2). The ontogenetic spectrum is 11.5: 17: 29: 42.5 (j: im: v: g), proportion of pre-reproductive individuals fluctuated between 57–66 % in the period of 9–27 years of study, due to a high percentage of fruit formation (up to 60 %). Spatial distribution of individuals predominantly is clustered, consisting of aggregations with a radius of 0.5–1.2 m, distributed randomly. The dynamics of spatial mosaics, accompanied by the migration of seeds and individuals of *D. maculata* to favourable microsites, is a natural compensatory resistance mechanism that ensures the dynamic balance of the population.

Key words: rare tuberoid orchid, sphagnum bogs, abiotic and biotic factors, population dynamics, Republic of Tatarstan.