

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *CEPHALANTHERA RUBRA* (ORCHIDACEAE) НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (СРЕДНЕЕ ПОВОЛЖЬЕ)

М. Б. Фардеева , Н. А. Чижикова 

Казанский федеральный университет, Россия
e-mail: orchis@inbox.ru, nelly.chizhikova@kpfu.ru

Поступила: 24.08.2022. Исправлена: 23.01.2023. Принята к опубликованию: 15.02.2023.

Оценка структурно-функциональных особенностей популяций редких видов без определения онтогенетических групп, которые редко выделяют в зарубежной научной практике, не дает полной картины современного состояния и перспектив развития популяций в разных условиях природопользования. В настоящей статье для выяснения состояния редкого вида орхидных *Cephalanthera rubra* на восточной границе ареала, использовался комплекс различных популяционных параметров. На основе морфометрических признаков репродуктивных и вегетативных органов *C. rubra* достоверно были определены разные онтогенетические группы. Доля плодобразования невысокая, в целом отражает перспективы семенного размножения вида на восточной границе ареала и составляет 24% для особей g1 и 39% для особей g2. В Республике Татарстан (Европейская Россия) базовый возрастной спектр *C. rubra* центрированного типа 1:10:51:38 (j:im:v:g) и в целом характерен для корневищных орхидей. Многолетняя динамика популяций *C. rubra* имеет флуктуационный тип и связана с климатическими факторами вегетационного периода: положительная – от влажности воздуха (от $r = 0.6$ до $r = 0.7$) и количества осадков (от $r = 0.5$ до $r = 0.6$), отрицательная – с температурой (от $r = -0.5$ до $r = -0.6$). Пространственно-онтогенетическая структура популяций и особенно ее динамика отражают внутривидовые отношения разных онтогенетических групп для сохранения стабильности популяции *C. rubra* в пространстве и времени. В оптимальных условиях для снижения внутривидовой конкуренции корневищных орхидей пространственное размещение всей совокупности особей и генеративных групп характеризуется случайным распределением, тогда как прегенеративные группы, напротив, формируют агрегации радиусом 0.5–0.9 м в благоприятных для прорастания семян микросайтах. Генеративные и прегенеративные особи формируют агрегации радиусом 0.7–1.0 м с зоной случайного размещения на расстоянии 0.2–0.4 м для снижения внутривидовой конкуренции. В условиях оползания, эрозии почв и затенения снижаются процессы плодобразования, численность и плотность вида; агрегации прегенеративных особей и их согрегации с генеративными особями не образуются. В целом пространственная структура популяции зависит от типа биоморфы вида, механизма пространственного разрастания подземных органов и является диагностическим признаком состояния популяций.

Ключевые слова: динамика численности, морфометрия, онтогенетические группы, орхидные, пространственно-онтогенетическая структура, Республика Татарстан

Введение

Мониторинг редких растений является актуальным для включения редких и исчезающих российских видов в международный Красный список МСОП (IUCN, 2022) и ведения региональных и российской Красных книг с оценкой числа местонахождений, численности, состояния и площади их популяций (Варлыгина, 2011; Приказ Минприроды Российской Федерации, 2016). Для сохранения редких видов, определения стратегий их выживания и механизмов адаптаций оправдано использование различных методов оценки состояния популяций (Фардеева и др., 2010а,б; Parzych & Sobisz, 2013; Блинова, 2014; Barlybayeva et al., 2021). В популяциях корневищных орхидей активно изучаются численность и возрастной состав (Барлыбаева, Ишмуратова, 2017; Егорова, Егошина, 2018; Ильина, 2018; Ишмуратова и др., 2019; Османова, 2021), морфометрия органов и виталитет (Ишбирдин и др., 2005; Brzosko & Wróblewska, 2013; Урбана-

вичуте, 2016; Gilian et al., 2019). Структура популяций орхидных в зарубежных работах рассматривается на основе генетического анализа с выделением особей семенного и вегетативного происхождения (Brzosko & Wróblewska, 2003) либо на основе морфометрии надземных побегов с определением репродуктивных и вегетативных особей (Gilian et al., 2019). Исключением является определение онтогенетических групп для *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Parzych & Sobisz, 2013). Пространственные особенности изучаются на уровне метапопуляций разных видов *Cephalanthera* и касаются распространения популяций орхидей в связи с изменением землепользования, фрагментацией лесов, потеплением климата (Brzosko & Wróblewska, 2003; Barman & Devadas, 2013), их миграцией в более высокие широты или горы (Lenoir et al., 2008; Chen et al., 2011; Brzosko & Wróblewska, 2013; Jakubska-Busse et al., 2014; Gilian et al., 2019). В целом, закономерности пространственного размещения

растений редко используются для оценки структурно-функциональных особенностей популяций в разных условиях.

Пространственная структура основана на выявлении рисунка размещения особей и их группировок в пространстве (Greig-Smith, 1961; Василевич, 1969; Harper, 1977; Григорьева и др., 1977; Galiano, 1982; Czarnaeska, 2008; Марков, 2012). Для иллюстрации характера размещения особей в горизонтальном пространстве приводятся планы или карты с обозначением каждой особи в пределах пробной площади (Григорьева и др., 1977; Заугольнова, 1994; Марков, 2012; Фардеева, Рогова, 2012). Для оценки размещения многолетних трав применяется фотосъемка (Dodd, 2011), при которой мелкие ювенильные и имматурные особи не видны. Картографирование на кальке (Зенкина, Ильина, 2017) или миллиметровой бумаге (Казазаева, 2009; Fardeeva et al., 2009; Фардеева и др., 2010б; Зенкина, 2016; Зенкина, Ильина, 2019; 2021а,б; Мартынова, 2021) более точное. Пространственное размещение наземных орхидей рассматривают в привязке к сомкнутости крон (Foremnik et al., 2021). Для эпифитных орхидей анализируется размещение деревьев, на которых они произрастают (Raventós et al., 2011). Из-за трудоемкости картографирования мало опубликованных работ, посвященных пространственной структуре популяций орхидей (Jacquemyn et al., 2007, 2009; Dodd, 2011; Raventós et al., 2011; Fardeeva & Chizhikova, 2019; Fardeeva, 2022). Заугольнова (1994) рассматривает пространственную структуру популяций как результат взаимодействия эндогенных (особенности роста, размножения, возрастное развитие особей) и экзогенных факторов (микроусловия, средообразующие влияние других видов, зоогенных и антропогенных воздействий). Под пространственно-онтогенетической структурой популяции растений нами понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп (Фардеева, Рогова, 2012). Практическая значимость этого вопроса популяционной экологии остается актуальной как для определения границ элементарных популяций (Смирнова, 2010) разных жизненных форм, так и в природоохранном аспекте – для определения размеров минимальных площадей жизнеспособности популяций для сохранения редких видов (Soule, 1986).

Данная работа является продолжением изучения пространственно-онтогенетической структуры популяций разных жизненных форм

орхидей и посвящена исследованию *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. Вид включен в Красный список МСОП сосудистых растений Европы (Bilz et al., 2011) с категорией LC (Least Concern), т.е. «вызывающий наименьшие опасения» и внесен в Приложение II конвенции СИТЕС. Внесен в Красную книгу Российской Федерации (Жирнова, Вахрамеева, 2008) как редкий вид с дизъюнктивным ареалом, который в Среднем Поволжье и Предуралье находится на восточной границе распространения. В широтном направлении по территории Среднего Поволжья проходит изолиния гидротермического коэффициента теплого времени года, равного единице и определяющего деление территории на более влажную лесную зону и лесостепную, отличающуюся недостатком увлажнения (Коломыц и др., 1995). Эта территория является местом контакта трех экорегионов (Dinerstein et al., 2017). На севере находится экорегион хвойно-широколиственных лесов (Sarmatic mixed forests), на юго-востоке и юго-западе – экорегион широколиственных лесов и лесостепи (East European forest steppe) и на западе граничит с зоной центрально-европейских смешанных лесов (Central European mixed forests).

Согласно Красной книге Республики Татарстан (2016), *C. rubra* имеет категорию редкости «2» – вид, сокращающий численность. На севере Республики Татарстан, в подзоне хвойно-широколиственных лесов, известно шесть местонахождений вида, два из которых исчезли в XX в. Три из них отмечаются на борových террасах р. Кама в национальном парке «Нижняя Кама» и р. Волга в Волжско-Камском заповеднике (Саралинский участок), где вид растет разреженно по сосново-лиственным бореально-неморальным лесам на супесчаных почвах, и одно на карбонатном склоне в Семиозерском лесу. Около 14 местонахождений располагаются на территории экорегиона широколиственных лесов и лесостепи, на правом берегу реки Волга, где *C. rubra* растет по облесенным карбонатным склонам рек, в светлых сосново-лиственных лесах, опушках, склоновых дубравах и липняках (Фардеева, 2016). Экспедиционная 25-летняя деятельность на территории Республики Татарстан позволила выявить новые местонахождения *C. rubra*, но популяций, насчитывающих 70–100 особей, практически нет, и в последние десять лет отмечается снижение численности вида. Целью работы было выявить интегральные показатели онтогенетических групп особей и особенности простран-

ственно-онтогенетической структуры популяций *C. rubra* в разных условиях произрастания и природопользования Республики Татарстан.

Материал и методы

Cephalanthera rubra – короткокорневищная орхидея моноцентрической биоморфы, преимущественно размножается семенами (Татаренко, 1996). Прорастание семян и развитие проростка, протокорма, подземное и осуществляется при наличии симбиотрофных грибов (Татаренко, 1996). Первый надземный побег, ювенильное растение, появляется через 3–4 года (Summerhayes, 1951). В условиях затенения размножается вегетативно из почек, образующихся на ветвящихся корнях; затем формируются побеги, которые отделяются от материнского растения (Lang, 1980). По типологии Блиновой (2009), пространственное разрастание побегов корневищных орхидей имеет «суммирующий» механизм роста и приводит к нарастанию побегов и их постепенному развитию на новом участке. *Cephalanthera rubra* встречается на нейтральных и слабощелочных почвах, бедных по минеральному составу, переносит сухость почв, достаточное освещение или затенение (Vakhrameeva et al., 2008). На севере ареала проявляет себя как экотопический пациент (Блинова, 2014), а в центре и на востоке – как фитоценотический (Ишбирдин и др., 2005), где его низкая конкурентоспособность не дает возможности

приспособиться к быстрому изменению эколого-фитоценологических условий, обусловленных как интенсивной деятельностью человека, так и климатическими факторами.

Многолетний мониторинг популяций *C. rubra* в Республике Татарстан проводился на территории трех особо охраняемых природных территориях (ООПТ) регионального значения (см. табл. 1). Три участка исследований *C. rubra* труднодоступны и подразделены на оптимальные, пессимальные и критические местообитания. Регулярные исследования проводились 27 лет в популяции 1 (далее – ЦП1) и десять лет в популяции 2 (далее – ЦП2). В условиях пессимальных биотопов регулярно популяции не изучались (популяции 3 и 4, далее – ЦП3 и ЦП4). Годы исследований указаны в табл. 1. Геоботанические описания занесены в базу данных «Флора» (Prokhorov et al., 2017) и представлены в табл. 1.

Онтогенетические группы *C. rubra* определялись согласно Вахрамеевой и др. (1996), предложенному для *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch. Морфометрические параметры особей (высота побега, число листьев и жилок, длина и ширина каждого листа, длина соцветия, число цветков и плодов, доля плодообразования), измеренные в 1990, 1992, 1994, 1996, 2000 и 2007 гг. использовались для определения онтогенетических групп и оценки достоверности различий между ними по критерию Стьюдента (Василевич, 1969).



Рис. 1. *Cephalanthera rubra* в исследованных местах обитания в Республике Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: а – памятник природы «Семиозерский лес» (ЦП1) в 2021 г., виргинильная (v) особь; б – окрестности с. Веденская слобода (ЦП2) в 2008 г.; в – окрестности с. Веденская слобода (ЦП2) в 2022 г., молодая генеративная (g1) особь.
Fig. 1. *Cephalanthera rubra* in the studied habitats in the Republic of Tatarstan, European Russia. Designations: а – Semiozersky Les Natural Monument (population 1) in 2021, young virginil (v) individual; б – surroundings of the village of Vedenskaya Sloboda (population 2) in 2008; в – surroundings of the village of Vedenskaya Sloboda (population 2) in 2022, young reproductive (g1) individual.

Таблица 1. Характеристики местообитаний популяций *Cephalanthera rubra* в Среднем Поволжье (Республика Татарстан, Россия)

Table 1. Habitat characteristics of populations of *Cephalanthera rubra* in the Middle Volga Region (Republic of Tatarstan, Russia)

ЦП; годы; площадь популяции (м ²); координаты местонахождения	Физико-географическая характеристика (Dinerstein et al., 2017; Бакин и др., 2000).	Растительное сообщество, сомкнутость крон, проективное покрытие. Доминирующие виды растений по мере уменьшения обилия в сообществе	Местообитание, воздействия
ЦП1; 1990–2017 гг.; 115–90 м ² ; памятник природы «Семиозерский лес»; 55.964622° N, 49.102558° E.	Экорегион хвойно-широколиственных лесов (Sarmatic mixed forests). Волжско-Вятский возвышенно-равнинный регион хвойно-широколиственных лесов. Климат района умеренно-континентальный, средняя температура января: -13.9°C, июля - +19.0°C; в среднем в год выпадает до 600 мм осадков; гидротермический коэффициент: 1.3–1.4.	Сосняк с березой и липой (<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth, <i>Tilia cordata</i> Mill.); сомкнутость древостоя: 0.4–0.5; проективное покрытие: 50–60%. <i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindblom, <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn, <i>Orthilia secunda</i> (L.) House, <i>Campanula sibirica</i> L., <i>Galium mollugo</i> L., <i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Besser, <i>Silene nutans</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Viola collina</i> Besser.	Верхняя часть склона северо-западной экспозиции; надоползневой откос; крутизна склона: 70°; дерново-подзолистые почвы, суглинки, местами щебенчатые, разрушенные. В 1990–2003 гг. условия местообитания были оптимальными; в 2007–2021 гг. оползнево-осыпные и эрозионные процессы стали проявляться сильнее, т.е. условия становятся критическими.
ЦП2; 2007–2017 гг.; 105 м ² ; буферная зона ООПТ «Зоостанция-Массив Дачный»; с. Веденская слобода; 55.762988° N, 48.695625° E.	Экорегион широколиственных лесов и лесостепи (East European forest steppe). Приволжский возвышенно-равнинный регион широколиственных лесов. Климат района умеренно-континентальный, средняя температура января: -13.4°C, июля - +19.0°C; в среднем в год выпадает 450 мм осадков; гидротермический коэффициент: 1.0.	Дубрава с кленом (<i>Quercus robur</i> L., <i>Acer platanoides</i> L.); сомкнутость древостоя: 0.5–0.6; проективное покрытие: 40%. <i>Carex montana</i> L., <i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh., <i>Viola hirta</i> L., <i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh., <i>Melica nutans</i> L., <i>Vicia pisiformis</i> L., <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Inula salicina</i> L.	Центральная часть склона юго-западной экспозиции; крутизна склона 50°; серые лесные почвы, суглинки, увлажненная ложбина эрозионного вреза по склону. Оптимальные условия; рекреационные воздействия отсутствуют.
ЦП3; 2008, 2010, 2022 гг.; 154 м ² ; буферная зона ООПТ «Зоостанция-Массив Дачный»; с. Веденская слобода; 55.761970° N, 48.698661° E.	Экорегион широколиственных лесов и лесостепи (East European forest steppe). Приволжский возвышенно-равнинный регион широколиственных лесов. Климат района умеренно-континентальный; средняя температура января: -13.4°C, июля - +19.0°C; в среднем в год выпадает 450 мм осадков; гидротермический коэффициент: 1.0.	Дубрава с липой (<i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i>); сомкнутость древостоя: 0.7–0.8; проективное покрытие: 60%. <i>Laser trilobum</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Viola mirabilis</i> L., <i>Asarum europaeum</i> L., <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz., <i>Melica nutans</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> L., <i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	Нижняя часть склона западной экспозиции; пологая ступень, крутизна склона: 30–35°; серые лесные почвы. Пессимальные условия: затенение кронами деревьев, вытаптывание <i>Sus scrofa</i> Linnaeus, 1758 (далее – кабан), кабаньи тропы.
ЦП4; 1996, 2000, 2011, 2015, 2021 гг.; 100 м ² ; государственный заказник «Лябышкинские горы»; 55.46827° N, 49.02297° E.	Экорегион широколиственных лесов и лесостепи (East European forest steppe). Приволжский возвышенно-равнинный регион широколиственных лесов. Климат района умеренно-континентальный; средняя температура января: -13.4°C, июля - +19.0°C; в среднем в год выпадает 450 мм осадков; гидротермический коэффициент: 1.0.	Дубрава с липой (<i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i>), кленом и сосной (<i>Acer platanoides</i> , <i>Pinus sylvestris</i>); сомкнутость древостоя: 0.7; проективное покрытие: 50%. <i>Carex rhizina</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Melica nutans</i> , <i>Laser trilobum</i> , <i>Viola hirta</i> , <i>Campanula rapunculoides</i> , <i>Epipactis helleborine</i> .	Склон юго-восточной экспозиции; крутизна склона: 40–45°; вторая пологая ступень склона; серые лесные почвы. Пессимальные условия: затенение, тропы и выбоины кабанов, вытаптывание кабанями, рекреация.

Единицей популяционных исследований является надземных побег, рассматривающийся как аналог особи. Определялась динамика численности популяций; строились возрастные спектры; определялся базовый спектр, как средний за многолетний период исследований. Проводился корреляционный анализ по Пирсону связи численности генеративных и прегенеративных особей ЦП1 и ЦП2 со средними месячными характеристиками вегетационного периода с мая по август, включая количество осадков, влажность воздуха, температура, количество дней с температурой > 25°C.

Картографирование популяций *C. rubra* проводилось на учетных площадках, размером от 80 м² до 150 м² в 1992, 2003, 2007, 2009, 2010, 2011, 2014 и 2015 гг. Оценки масштабов пространственной неоднородности получены с помощью парной корреляционной функции (Wiegand et al., 2007), использующей местоположения индивидов растений и их групп. Парная корреляционная функция является про-

изводной функции Рипли $K(r)$ (Ripley, 1977) и пропорциональна среднему числу особей, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной особи. Значения парной корреляционной функции выше единицы, и нахождение ее над конвертом значений, характерных для ситуации случайного пространственного размещения особей, свидетельствует о положительном взаимодействии особей на расстояниях, где наблюдается отклонение функции. Это указывает на наличие их агрегации и позволяет судить о размерах этих агрегаций. Агрегации особей подразумевают их более высокую плотность по сравнению со случайным распределением. Значения парной корреляционной меньше единицы, и расположение ее функции под конвертом значений ситуации пространственной случайности, свидетельствуют об отрицательном взаимодействии особей, их отталкивании и наличии регулярной пространственной структуры, определяемой расстояниями, где наблюдается выход функции из конверта.

Для каждой популяции вычислялись четыре парные корреляционные функции $pcf(r)$: для всех особей популяции, для прегенеративных особей, для генеративных особей, а также для участков, где отмечалось взаимное расположение прегенеративных и генеративных особей. Это было сделано в связи с тем, что процессы распространения, прорастания семян и выживания молодых растений (ювенильных (j), **имматурных (im)**, **виргинильных (v)**) отражают взаимное размещение прегенеративных особей в пространстве, а пространственное взаимное размещение генеративных особей (молодых (g1) и средневозрастных (g2)) является результатом разрежения структур, образованных прегенеративными особями, в ходе естественного отмирания и давления конкуренции. Характерные расстояния между прегенеративными и генеративными особями отражают процессы рассеивания семян относительно родительских особей и экологическую силу давления более крупных генеративных особей на более мелкие прегенеративные особи. Мозаика популяции является итогом действия всех процессов среди прегенеративного и генеративного населения популяции. Визуализация мозаик *C. rubra* и вычисление парных корреляционных функций выполнены с помощью пакета «spatstat» (Baddeley & Turner, 2005; Baddeley et al., 2015) в среде статистического анализа R (R Core Team, 2022).

Результаты

Морфологические параметры *Cephalanthera rubra*

В онтогенезе *Cephalanthera longifolia* (по Вахрамеевой и др., 1996) выделяются только ювенильные, имматурные, виргинильные и генеративные особи. Но мы предполагаем, что должны существовать и временно нецветущие генеративные особи, которые называют взрослые вегетативные. На основе некоторых морфометрических параметров надземных побегов *Cephalanthera rubra* достоверно выделяются разные группы виргинильных особей, в том числе молодые виргинильные (vm) и **взрослые вегетативные особи (vv)**; в **группе генеративных особей – молодые (g1) и средневозрастные (g2) генеративные группы** (табл. 2).

В среднем доля плодообразования *C. rubra* молодых генеративных (g1) особей составляет 24%, средневозрастных генеративных (g2) особей – 39%. В условиях хвойно-широколиственных лесов (ЦП1) плодообразование *C. rubra* в 2007 г. составило 21% для g1 и 25% для g2, в ус-

ловиях широколиственных лесов (ЦП2) 2007 г. – 36% для g1 и 48% для g2.

Особенности динамики численности

Многолетняя динамика численности в двух популяциях (ЦП1 и ЦП2) представлена мелко-масштабными флуктуациями, часто обусловленными погодными условиями. Тренды изменения климатических условий, которые отмечаются с начала XXI в., и динамика численности ЦП1 и ЦП2 отражены на рис. 2. В динамике за 27 лет в ЦП1 (рис. 2а,с) **снижается численность генеративных и ювенильных особей**. В ЦП2 за десять лет отмечается снижение численности в основном генеративных растений (рис. 2b,d).

В экорегионе широколиственных лесов и лесостепи (табл. 1, рис. 2b) **возрастной спектр популяции (ЦП2) *C. rubra* – полночленный**. В 2007 г. численность составляла 71 особь. В целом по всем параметрам отмечается нормальная флуктуационная динамика, и популяция остается устойчивой в течение десяти лет. В экорегионе хвойно-широколиственных лесов (табл. 1) в 1990 г. численность ЦП1 была 75 особей, и по 2007 г. возрастной спектр популяции был полночленным; отмечалась нормальная флуктуационная динамика, состояние характеризовалось как устойчивое. С 2007 по 2021 гг. в верхней части склона отмечается интенсификация оползнево-осыпных и эрозионных процессов. Это приводит к нарушениям не только почвы, состава и структуры растительных сообществ, но и полночленности состава популяции (рис. 1а).

В условиях умеренно-континентального климата Среднего Поволжья, периодически возникающие засушливые летние периоды характеризуются снижением среднемесячных осадков, а именно: до 22–25 мм в 2010 г. против 50–60 мм средних за 20 лет и повышением среднемесячной температуры до +23.0–25.0°C, **против усредненных +19.0°C** (см. табл. 1, рис. 2а,b), что ухудшает условия в склоновых лесах с сомкнутостью крон 30–50%. В засушливых условиях сезонов 2010–2011 гг. в широколиственных лесах (ЦП2) численность *C. rubra* резко снизилась до 36 особей в 2010 г. (рис. 2b); спектр остался полночленным. С 2011 г. в нарушенном местообитании ЦП1 возрастной спектр неполночленный; представлен виргинильными и имматурными растениями. В целом возрастные спектры популяций *C. rubra* имеют центрированный тип с преобладанием виргинильных и генеративных особей; однако снижение доли генеративных особей отмечается в обеих популяциях (см. рис. 2а,с).

Таблица 2. Средние морфометрические параметры онтогенетических групп *Cephalanthera rubra* по данным 1990–2007 гг., собранных в популяциях 1, 2, 4 в Республике Татарстан (Европейская Россия)

Table 2. Average morphometric parameters of ontogenetic groups of *Cephalanthera rubra* based on measurements of 1990–2007 in populations 1, 2, and 4 in the Republic of Tatarstan, European Russia

Параметры	Статистические показатели	Онтогенетические группы**					
		j	im	vm	vv	g1	g2
Высота побега, см	M ± m	7.0 ± 0.4	11.1 ± 0.8	14.2 ± 0.6	17.8 ± 1.06	28.6 ± 2.8	33.6 ± 2.2
	min–max	2.8–8.2	7–14	10.5–19.5	13–25	16–51	16.5–60
	T _{st} *	j/im: 2.8*	im/vm: 4.1*	vm/vv: 3.2*	vv/g1: 4.6*	g1/g2: 1.8	
Ширина листа, см	M ± m	0.7 ± 0.3	0.8 ± 0.1	1.1 ± 0.4	1.6 ± 1.1	1.4 ± 0.3	2.0 ± 0.1
	min–max	0.4–1.0	0.5–1.2	0.3–1.5	0.4–2.1	0.4–2.2	0.5–2.6
	T _{st} *	j/im: 1.3	im/vm: 2.2*	vm/vv: 2.3*	vv/g1: 1.2	g1/g2: 2.5*	
Длина листа, см	M ± m	2.8 ± 0.6	4.2 ± 0.7	4.7 ± 0.1	7.1 ± 0.03	6.2 ± 0.2	7.8 ± 0.3
	min–max	1.6–4.0	3.5–7.2	2.1–7.7	2.1–10	1.8–9.5	2.5–10.5
	T _{st} *	j/im: 2.2*	im/vm: 2.4*	vm/vv: 5.6*	vv/g1: 3.3*	g1/g2: 3.7*	
Число листьев	M ± m	2	3	4	5.6 ± 0.02	4.9	6.5 ± 0.5
Число всех жилок листа	M ± m	2.5 ± 0.5	6.9 ± 0.3	8.1 ± 0.4	10.5 ± 0.3	10.2 ± 0.2	12.5 ± 0.2
	min–max	2–5	3–8	4–9	7–12	6–11	8–13
	T _{st} *	j/im: 2.6*	im/vm: 1.8	vm/vv: 2.7*	vv/g1: 0.3	g1/g2: 2.7*	
Длина соцветия, см	M ± m	–	–	–	–	6.6 ± 0.8	9.2 ± 1.6
	min–max	–	–	–	–	2.5–10	3.8–15
	T _{st} *	–	–	–	–	g1/g2: 2.2*	
Число цветов	M ± m	–	–	–	–	4.5 ± 0.1	7.4 ± 0.2
	min–max	–	–	–	–	2–6	3–13
	T _{st} *	–	–	–	–	g1/g2: 2.4*	
Число плодов	M ± m	–	–	–	–	1.1 ± 0.3	2.9 ± 0.6
	min–max	–	–	–	–	1–4	2–6
	T _{st} *	–	–	–	–	g1/g2: 2.2*	

Примечание: * – p < 0.05 в соответствии с критерием Стьюдента (T_{st}); ** – j – ювенильные особи, im – иматурные особи, vm – молодые виргинильные особи, vv – взрослые вегетативные особи; g1 – молодые генеративные особи, g2 – средневозрастные генеративные особи; M – среднее арифметическое значение, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение, max – максимальное значение.

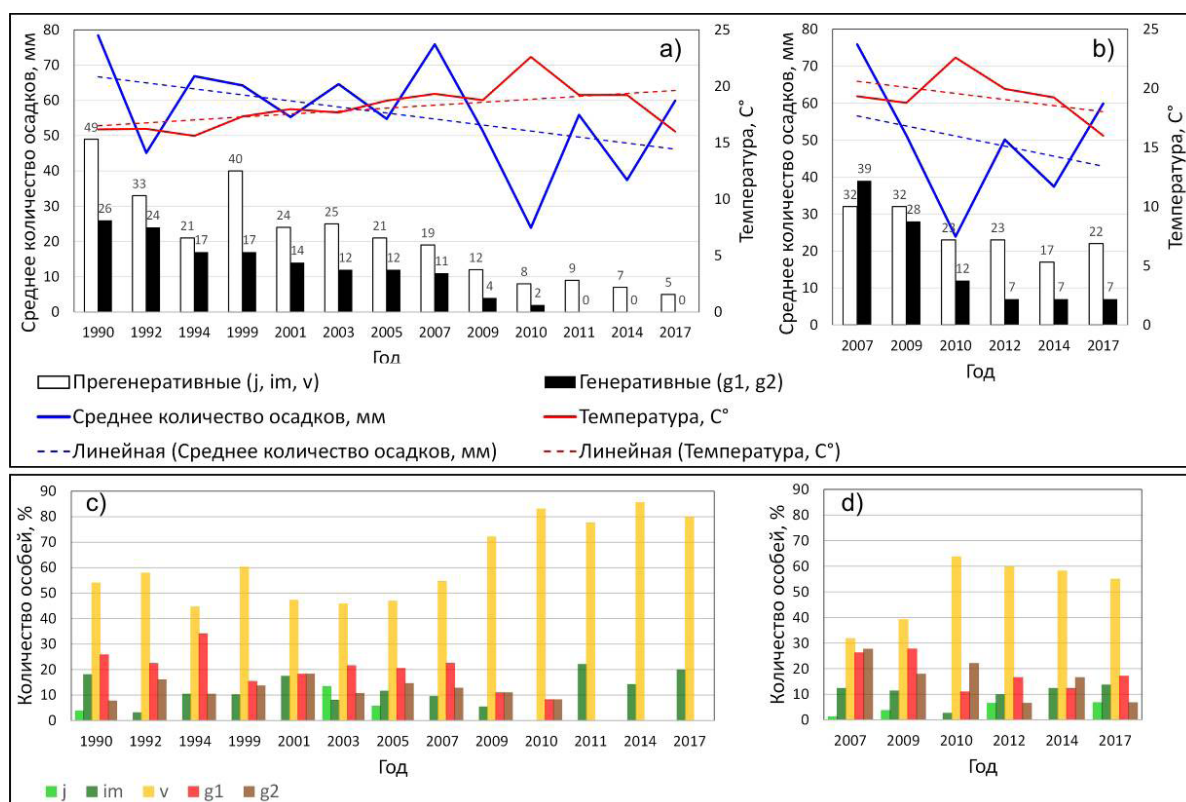


Рис. 2. Динамика численности *Cephalanthera rubra* в местообитаниях Республики Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: а) ЦП1; б) ЦП2; в) возрастной спектр ЦП1; д) возрастной спектр ЦП2.

Fig. 2. Population dynamics of *Cephalanthera rubra* in the Republic of Tatarstan, European Russia. Designations: a) population 1; b) population 2; c) ontogenetic spectrum of population 1; d) ontogenetic spectrum of population 2.

По результатам корреляционного анализа выявлена статистически значимая положительная связь численности *C. rubra* с количеством осадков и влажностью воздуха и отрицательная с температурными факторами. Это особенно проявляется в условиях верхней и открытой части склона, нарушенной оползневыми процессами в местообитании ЦП1 (табл. 3). В оптимальном для *C. rubra* биотопе широколиственного леса (ЦП2) происходит некоторое нивелирование климатических факторов, поэтому численность особей в этой популяции достоверно зависит только от количества осадков вегетационного периода.

Динамика численности в условиях песчаных биотопов (ЦП3, ЦП4) не имеет выраженных флуктуаций. В условиях неморальных дубрав (ЦП4) отмечено снижение численности *C. rubra* с 36 особей в 1996 г. до девяти особей в 2021 г. В условиях лесостепных дубрав (ЦП3) численность *C. rubra* снижается с 50 особей в 2008 г. до 28 особей в 2022 г. (рис. 3). Возрастной спектр популяций *C. rubra* в условиях затенения также центрированный, но преобладают виргинильные особи, доля которых варьирует от 52% до 75%.

Таблица 3. Коэффициент корреляции (по Пирсону) между значениями климатических факторов и численностью особей в популяциях ЦП1 и ЦП2 *Cephalanthera rubra* в Республике Татарстан (Европейская Россия)

Table 3. Correlation Pearson’s coefficients between climatic factor values and individual’s abundance of various ontogenetic groups in population 1 and population 2 of *Cephalanthera rubra* in the Republic of Tatarstan, European Russia

Осадки, мм		Количество дней с t > 25°C		Влажность, %		t°, C	
j+im+v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2	j + im + v	g1 + g2
Склон северо-западной экспозиции (ЦП1)							
0.54	0.49	-0.52	-0.59	0.65	0.70	-0.51	-0.58
Склон юго-западной экспозиции (ЦП2)							
0.58	0.60	-0.01	-0.04	-0.17	-0.13	-0.01	-0.04

Примечание: полужирным шрифтом отмечены значимые коэффициенты, при p < 0.05.

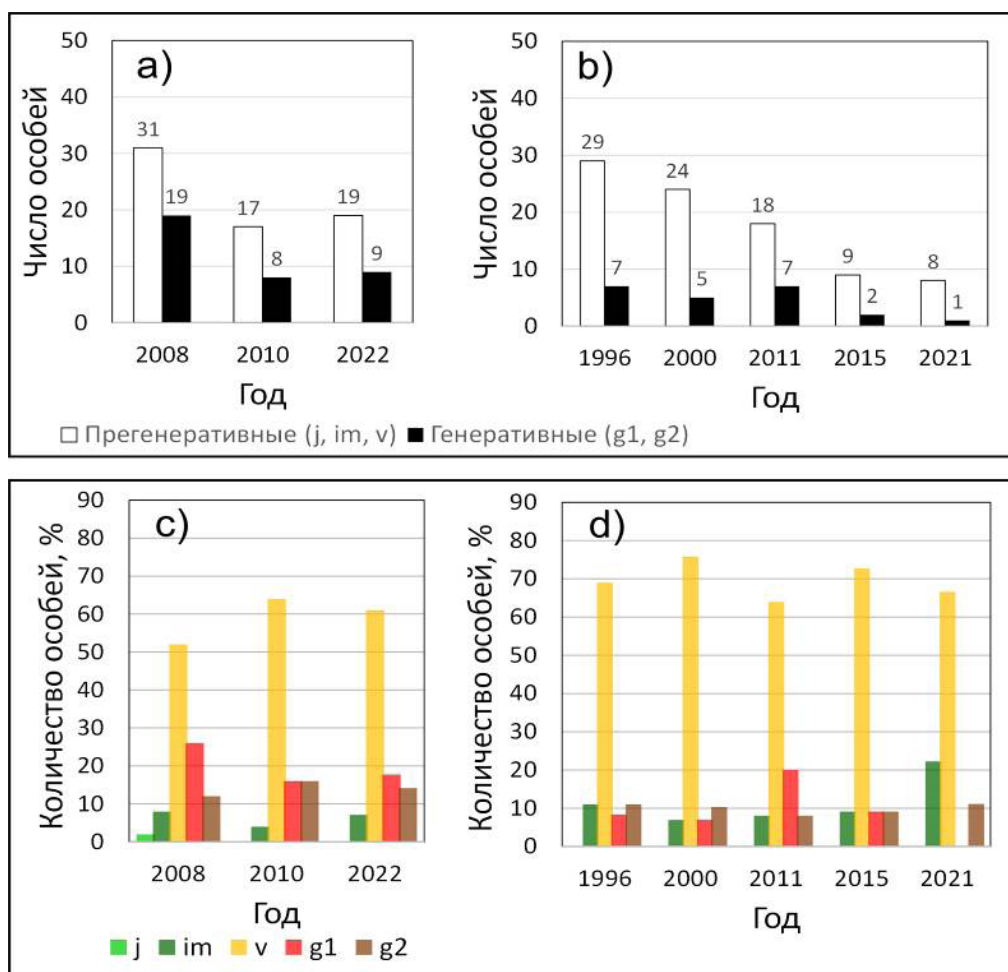


Рис. 3. Динамика численности *Cephalanthera rubra* в местообитаниях в Республике Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: а) ЦП3; б) ЦП4; в) возрастной спектр ЦП3; д) возрастной спектр ЦП4.

Fig. 3. Population dynamics of *Cephalanthera rubra* in the Republic of Tatarstan, European Russia. Designations: a) population 3; б) population 4; в) ontogenetic spectrum of population 3; д) ontogenetic spectrum of population 4.

Базовый спектр популяции *C. rubra* на территории Республики Татарстан составляет 1:10:51:38 (j:im:v:g) и в целом соответствует спектрам корневищных орхидей. Уменьшение доли генеративных и ювенильных особей в динамике численности обусловлено общим трендом снижения количества осадков вегетационного периода (рис. 2a,b), что влияет на успешность семенного размножения и прораствание семян.

Особенности пространственной структуры в оптимальных условиях

В оптимальных условиях пространственно-онтогенетическая структура ЦП1 (1992–2007 гг.) и ЦП2 (2007–2009 гг.) всех особей популяции *C. rubra* (рис. 4d,e,f; рис. 5d,e,f) и генеративных групп (рис. 4g,h; рис. 5g,h,i) имеет случайный тип размещения при средней плотности 2.5–5.1 особей/м². Случайное размещение особей способствует эффективному распределению природных ресурсов и устойчивому состоянию популяции. Прегенеративные группы формируют агрегации высокой плотности радиуса 0.6–0.9 м на участках, благоприятных для прораствания семян и развития ювенильных, иматурных и виргинильных растений. Агрегации прегенеративных групп размещаются в пространстве случайным образом (рис. 4i,j; рис. 5j). Иногда отмечается формирование агрегаций прегенеративных и генеративных особей радиусом 0.7–1.0 м (рис. 4k; рис. 5m). На расстоянии 0.2–0.4 м между особями внутри скопления отмечается зона случайного их взаимного размещения, а вероятность встретить особь другой возрастной группы возрастает к периферии агрегации, характеризуя континуально-контагиозный тип распределения особей.

На основе пространственного анализа были выявлены особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций *C. rubra* в оптимальных условиях. 1. Для пространственного размещения генеративных особей корневищной орхидеи характерно случайное распределение. 2. Небольшие отрицательные отклонения $pcf(r)$ для особей генеративных групп, укладываемые в доверительный конверт, свидетельствуют о тенденции к разреживанию их на малых расстояниях до 0.3–0.5 м (рис. 4g,h; рис. 5h,i). Это обусловлено физическим пространственным

исключением крупных генеративных особей, а также внутривидовой конкуренцией между ними. 3. У корневищной орхидеи отмечаются крупные агрегации прегенеративных и генеративных особей радиусом до 1.0 м. В радиусе до 0.4 м от генеративной особи наблюдается зона, где число прегенеративных особей соответствует ситуации полной пространственной случайности. Вероятность прораствания семян и выживаемость проростков в агрегациях увеличивается с расстоянием от генеративной особи. Характер взаимного размещения прегенеративных и генеративных особей смешанный – континуально-контагиозный. 4. Характер взаимного размещения особей прегенеративных групп связан с количеством виргинильных особей. Большое число виргинильных особей, более крупных по сравнению с ювенильными и иматурными особями, приводит к континуально-контагиозному размещению особей прегенеративной группы (рис. 4i). Преобладание в прегенеративной группе ювенильных и иматурных особей приводит к выраженному контагиозному размещению (рис. 5j), так как расстояния между ними становятся меньше.

В 2003–2007 гг. пространственно-онтогенетическая структура ЦП1 соответствует нормальной: прегенеративные группы формируют мелкие агрегации радиусом 0.5 м (рис. 4j), генеративные группы и вся совокупность особей размещаются случайно. Частичное разрушение биотопа из-за активизации оползневых и эрозионных процессов и трансформация растительного сообщества привели к нарушениям пространственной структуры популяции в 2009–2011 г. Из-за низкой плотности прегенеративных и генеративных особей анализ пространственного размещения провести не удастся (рис. 4). К августу 2010 г. растительность в верхней части склона практически высохла, исчезли *Campanula sibirica* L., *Epipactis atrorubens* по данным базы данных «Флора» (Prokhorov et al., 2017). Для *C. rubra* близость расположения с видами рода *Campanula* обеспечивает его опыление, так как из-за отсутствия нектара в цветках растение плохо посещается насекомыми (Nilsson, 1983; Vakhrameeva et al., 2008; Gilian et al., 2019). По-видимому, эти причины привели к уменьшению плодородия в 2007 г. Соответственно сни-

зились семенное размножение, численность ювенильных и генеративных растений, часть из которых перешла в состояние покоя под землей и/или нецветения, что отражено в динамике численности (рис. 2а).

Пространственно-онтогенетическая структура *C. rubra* (ЦП2) нарушается в 2010 г. Это обусловлено резким снижением численности как генеративных, так и прегенеративных особей; агрегации прегенеративных особей не образуются (рис. 5к,л).

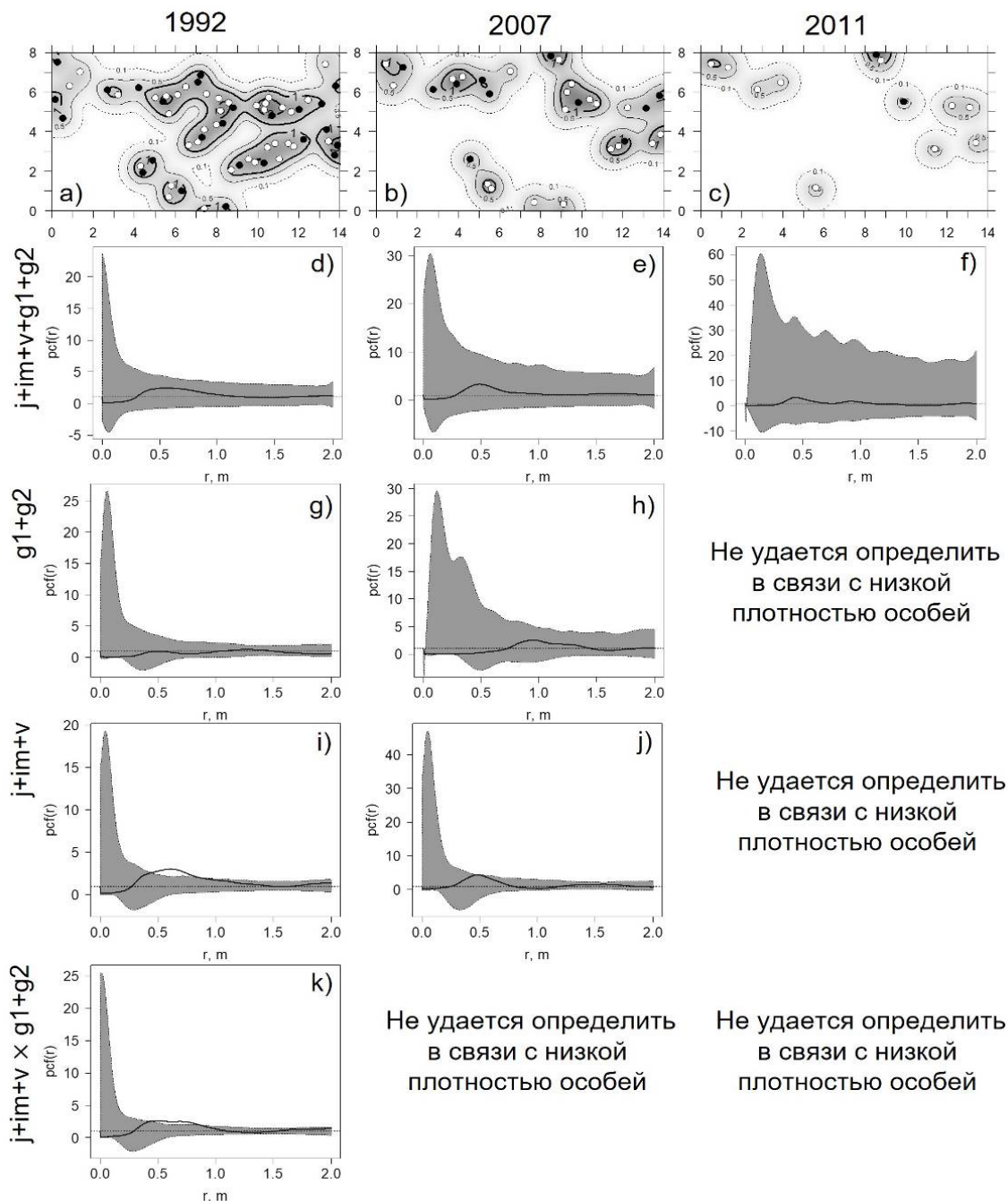


Рис. 4. Карта-схема пространственно-онтогенетической структуры ЦП1 *Cephalanthera rubra* а) в 1992 г., б) 2007 г., в) 2011 г. в Республике Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: черные точки на картах – генеративные особи (g1, g2), белые точки – прегенеративные особи (j, im, v); изолинии показывают уровни одинаковой плотности особей на 1 м²: 0.1 м (пунктирная), 0.5 м, 1.0 м, 2.0 м, 3.0 м. Поведение функции $pcf(r)$: рис. 4d,e,f – для всей совокупности особей без учета онтогенетических групп (j, im, v, g1, g2); рис. 4g,h – для генеративных особей (g1, g2); рис. 4i,j – для прегенеративных особей (j, im, v); рис. 4k – взаимное распределение генеративных (g1, g2) и прегенеративных групп (j, im, v).

Fig. 4. Schematic map of the spatial-ontogenetic structure of population 1 of *Cephalanthera rubra* a) in 1992, b) 2007, and c) in 2011 in the Republic of Tatarstan, European Russia. Designations: black dots on maps – reproductive individuals (g1, g2), white dots – pre-reproductive individuals (j, im, v); contour lines show the constant spatial density of individuals (individuals per 1 m²), namely 0.1 m (dotted line), 0.5 m, 1.0 m, 2.0 m, 3.0 m. Behaviour of the pair correlation function $pcf(r)$: Fig. 4d,e,f – for all individuals (j, im, v, g1, g2); Fig. 4g,h – for reproductive individuals (g1, g2); Fig. 4i,j – for pre-reproductive individuals (j, im, v); Fig. 4k – cross pair correlation function of reproductive (j, im, v) and pre-reproductive (g1, g2) groups of individuals.

Особенности пространственной структуры в пессимальных условиях

Местообитания популяций *C. rubra* в дубово-липовых лесах с сомкнутостью крон 70–80% и довольно плотным травостоем от-

несены к пессимальным местообитаниям ЦПЗ и ЦП4. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций *C. rubra* в пессимальных условиях затенения представлены на рис. 6.

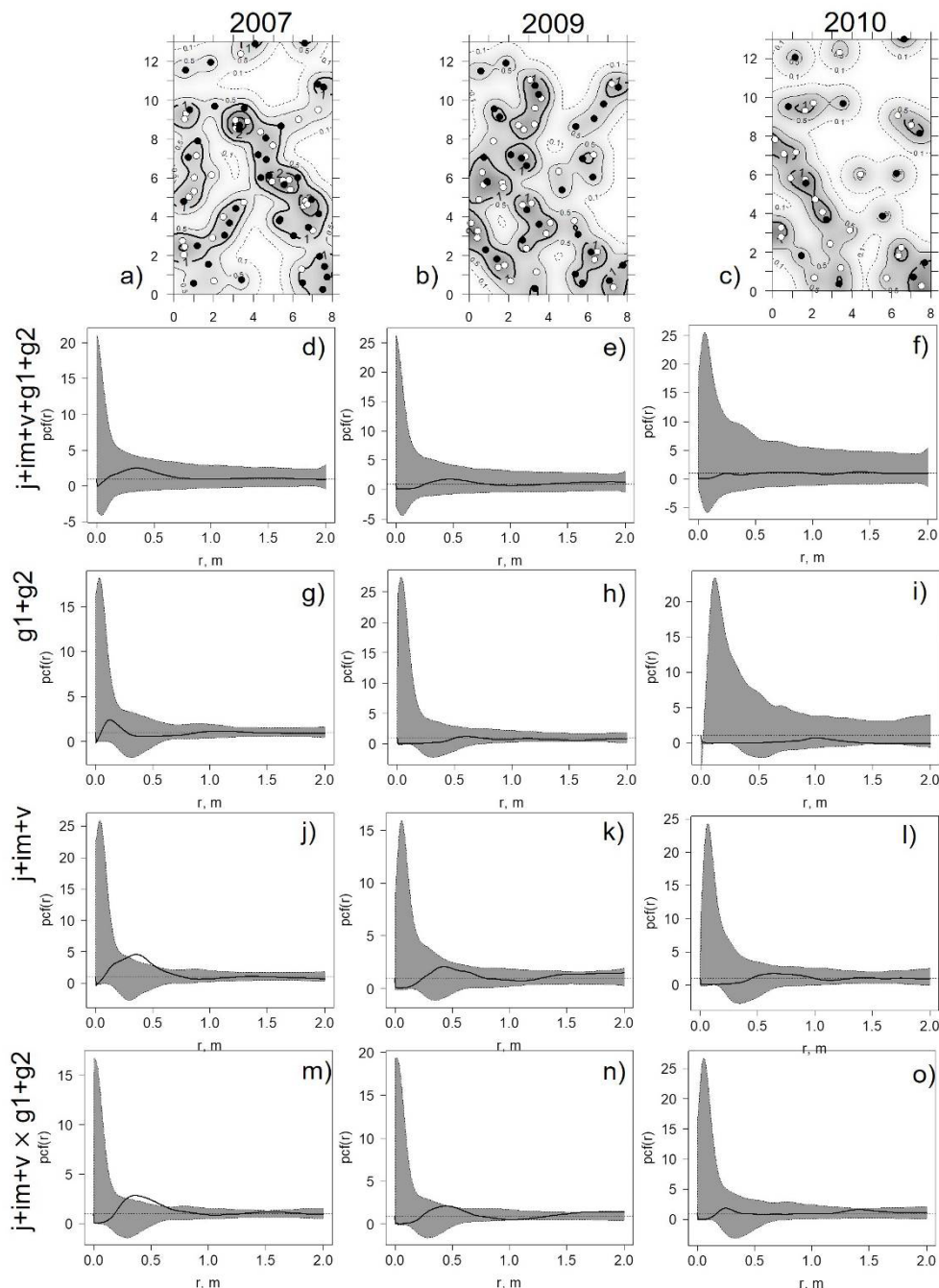


Рис. 5. Карта-схема пространственно-онтогенетической структуры ЦП2 *Cephalanthera rubra* а) в 2007 г., б) 2009 г., в) 2010 г. в Республике Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: черные точки на карте – генеративные особи (g1, g2), белые – прегенеративные особи (j, im, v); изолиниями показаны уровни одинаковой плотности особей на 1 м²: 0.1 м (пунктирная), 0.5 м, 1.0 м, 2.0 м, 3.0 м. Поведение функции $pcf(r)$: рис. 5d,e,f – для всей совокупности особей без учета онтогенетических групп (j, im, v, g1, g2); рис. 5g,h – для генеративных особей (g1, g2); рис. 5i,j – для прегенеративных особей (j, im, v); рис. 5k – взаимное распределение генеративных (g1, g2) и прегенеративных групп (j, im, v).

Fig. 5. Schematic map of the spatial-ontogenetic structure of population 2 of *Cephalanthera rubra* а) in 2007, б) 2009, and в) 2010 in the Republic of Tatarstan, European Russia. Designations: black dots on maps – reproductive individuals (g1, g2), white dots – pre-reproductive individuals (j, im, v); contour lines show the constant spatial density of individuals (individuals per 1 m²): 0.1 m (dotted line), 0.5 m, 1.0 m, 2.0 m, 3.0 m. Behaviour of the pair correlation function $pcf(r)$: Fig. 5d,e,f – for all individuals (j, im, v, g1, g2); Fig. 5g,h – for reproductive individuals (g1, g2); Fig. 5i,j – for pre-reproductive individuals (j, im, v); Fig. 5k – cross pair correlation function of reproductive (j, im, v) and pre-reproductive (g1, g2) groups of individuals.

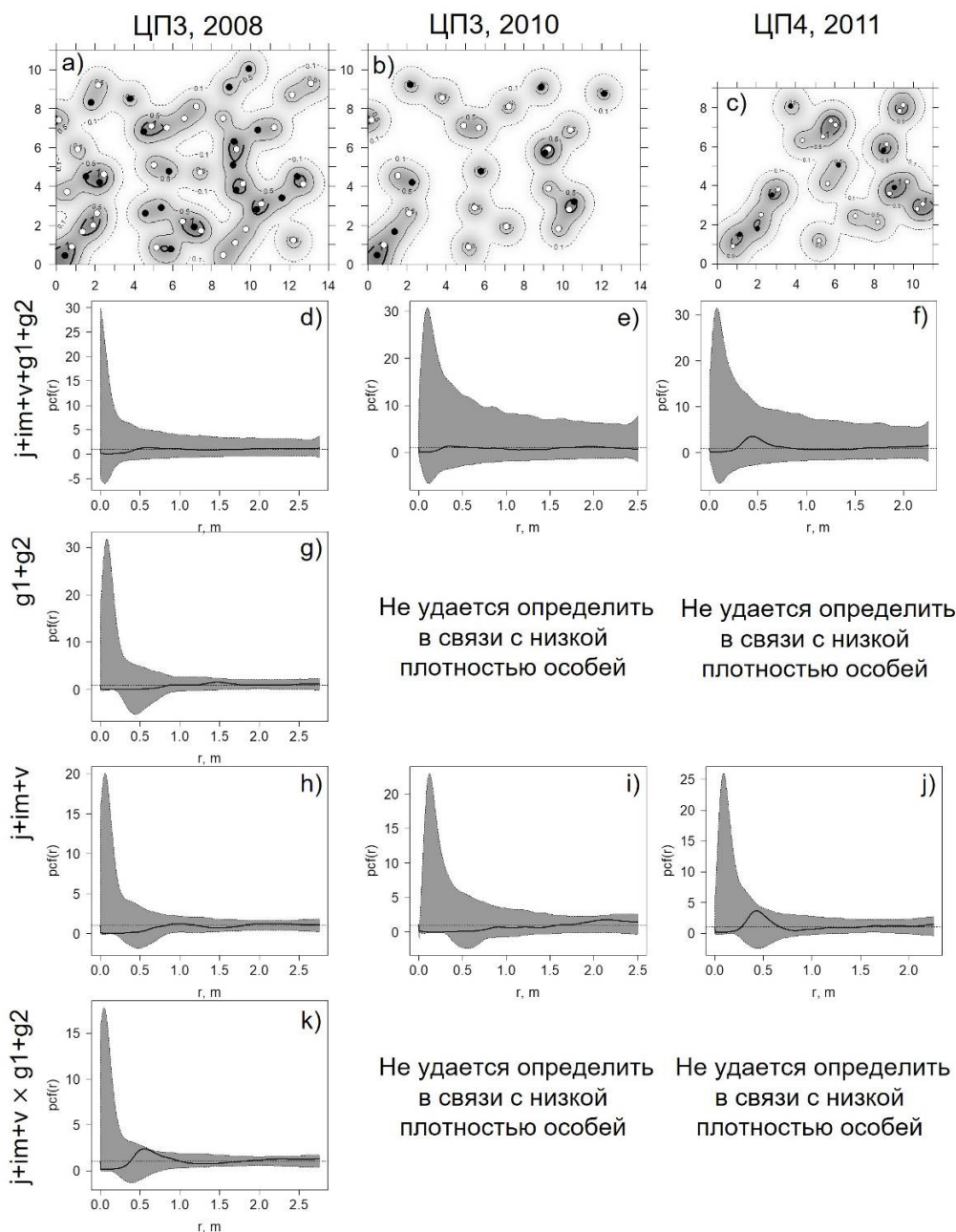


Рис. 6. Карта-схема пространственно-онтогенетической структуры *Cephalanthera rubra* в pessимальных условиях постоянного затенения, а) ЦПЗ в 2008 г., б) ЦПЗ 2010 г., в) ЦП4 в 2011 г. в Республике Татарстан (Европейская Россия). Обозначения: черные точки на картах – генеративные особи (g1, g2), белые – прегенеративные особи (j, im, v); изолиниями показаны уровни одинаковой плотности особей на 1 м²: 0.1 м (пунктирная), 0.5 м, 1.0 м, 2.0 м, 3.0 м. Поведение функции $pcf(r)$: рис. 6d,e,f – для всей совокупности особей без учета онтогенетических групп (j, im, v, g1, g2); рис. 6g,h – для генеративных особей (g1, g2); рис. 6i,j – для прегенеративных особей (j, im, v); рис. 6k – взаимное распределение генеративных (g1, g2) и прегенеративных групп (j, im, v).

Fig. 6. Schematic map of the spatial-ontogenetic structure of *Cephalanthera rubra* individuals growing under pessimal conditions of permanent shading at a) population 3 in 2008, b) population 3 in 2010, and c) population 4 in 2011. Designations: black dots on maps – reproductive individuals (g1, g2), white dots – pre-reproductive individuals (j, im, v); contour lines show the constant spatial density of individuals (individuals per 1 m²): 0.1 m (dotted line), 0.5 m, 1.0 m, 2.0 m, 3.0 m. Behaviour of the pair correlation function $pcf(r)$: Fig. 6d,e,f – for all Individuals (j, im, v, g1, g2); Fig. 6g,h – for reproductive individuals (g1, g2); Fig. 6i,j – for pre-reproductive individuals (j, im, v); Fig. 6k – cross pair correlation function of reproductive (j, im, v) and pre-reproductive (g1, g2) groups of individuals.

В pessимальных местообитаниях отмечается снижение плотности *C. rubra* до 0.5–1.2 особей/м². Критериями угнетенного состояния популяции вида в критических и pessимальных условиях является нарушение пространственно-онтогенетической структуры.

1. Отмечается случайное размещение прегенеративных особей; агрегации прегенеративных групп не образуются (рис. 5k,l; рис. 6h,i,j). 2. Разреженное распределение генеративных особей, которое возникает при общем снижении численности и особенно низкой плотности генеративных

групп. 3. Особи настолько редки, что статистически определить тип их пространственной структуры не удастся как для отдельных онтогенетических групп, так и при их взаимном расположении. 4. В тех случаях, когда число особей позволяет рассчитать статистику пространственного размещения, отмечается отсутствие взаимодействия между особями, а также отсутствие как агрегаций, так и разрежения (рис. 6d,e,f). В пессимальных условиях при лесовосстановлении, снижении освещенности либо при разрушении почвы в результате деятельности животных или интенсификации оползания и эрозии, ухудшаются процессы плодообразования, прорастания семян, развитие прегенеративных особей и частые переходы всех особей в состояние вторичного покоя.

Оценка численности онтогенетических групп *C. rubra* в разных радиусах площади позволяет определить размер элементарной популяции. Элементарная популяция состоит из множества разновозрастных особей вида, число которых необходимо для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможном пространстве, возрастной спектр подобной выборки является полночленным (Смирнова, 2010). Численность генеративных и прегенеративных особей в разных радиусах площади исследования на территории оптимальных, пессимальных и критических биотопов имеет достоверные отличия между числом прегенеративных или числом генеративных групп в разных условиях (табл. 4).

Размер площади, на которой отмечено все разнообразие онтогенетических групп *C. rubra* определяется при максимальной численности вида (табл. 4) в оптимальных местообитаниях, и варьирует от 7 м² до 14 м². В пессимальных и критических местообитаниях, как правило, нарушается

полночленная возрастная структура популяций (рис. 2с; рис. 3с,d) и определить размер площади элементарной популяции *C. rubra* не удается.

Обсуждение

Морфометрические параметры *C. rubra*, выбранные для анализа, являются интегральными показателями онтогенетических групп вида и совпадают с подобными характеристиками побегов в Республиках Башкортостан, Мордовия и Нижегородской области (Ишбирдин и др., 2005; Урбанавичуте, 2016; Сенчугова и др., 2017). Также соответствуют характеристикам репродуктивных побегов *C. rubra* в Венгрии (Gilian et al., 2019) и Польше (Brzosko & Wróblewska, 2003). В Европе, в связи с некоторым потеплением климата, отмечается смещение распространения популяций *C. rubra* в северные широты или горы, где достоверно снижается высота побегов, число цветков, плодов, а также численность репродуктивных особей и, как следствие, снижается семенное размножение (Brzosko & Wróblewska, 2013; Jakubska-Busse et al., 2014; Gilian et al., 2019). Показатели плодообразования *C. rubra* на территории Республики Татарстан невысокие и соответствуют таковым в условиях затенения леса. По данным Vakhrameeva et al. (2008), плодообразование снижается в тени до 10–30% и увеличивается в благоприятных условиях освещенности до 50–75%. В светлых горных лесах Крыма плодообразование вида составляет 80–90% (Назаров, 2016). На территории Венгрии доля плодообразования *C. rubra* снижается до 40% в горах, но увеличивается до 80–85% в предгорье (Gilian et al., 2019). В Бебжанском национальном парке (Польша) доля образования плодов вида низкая, составляя 6.1% (Brzosko & Wróblewska, 2003).

Таблица 4. Численность особей онтогенетических групп ($M \pm SD$) в разных радиусах пробной площади популяций *Cephalanthera rubra* в Республике Татарстан (Европейская Россия)

Table 4. Abundance of individuals of ontogenetic groups ($M \pm SD$) in various radii of the sample plot in *Cephalanthera rubra* populations in the Republic of Tatarstan, European Russia

Возрастное состояние	Максимальная численность в оптимальных условиях				Средняя численность в оптимальных условиях			
	Радиус, м				Радиус, м			
	0.50	0.75	1.00	1.50	0.50	0.75	1.00	1.50
j + im + v	3.0 ± 1.0	3.4 ± 0.8	4.5 ± 1.1	6.3 ± 0.8	0.9 ± 0.1	1.4 ± 0.3	1.9 ± 0.4	2.9 ± 0.5
g1 + g2	1.3 ± 0.4	2.3 ± 0.8	3.0 ± 0.7	4.8 ± 1.8	0.7 ± 0.2	0.9 ± 0.3	1.2 ± 0.5	2.1 ± 0.8
	Максимальная численность в пессимальных и критических условиях				Средняя численность в пессимальных и критических условиях			
	Радиус, м				Радиус, м			
	0.50	0.75	1.00	1.50	0.50	0.75	1.00	1.50
j + im + v	1.2 ± 0.4	1.8 ± 0.8	2.8 ± 1.3	3.2 ± 1.3	0.8 ± 0.3	0.9 ± 0.4	1.1 ± 0.4	1.6 ± 0.7
g1 + g2	1.0 ± 0.3	1.0 ± 0.2	1.6 ± 0.54	2.0 ± 0.51	0.4 ± 0.29	0.5 ± 0.3	0.7 ± 0.3	0.8 ± 0.4
T _{st} j + im + v*	3.3*	2.7*	2.1*	4.2*	0.8	2.0*	2.2*	3.1*
T _{st} g1 + g2*	1.7	2.1*	2.6*	2.7*	0.6	0.8	0.6	1.7

Примечание: * – $p < 0.1$ в соответствии с критерием Стьюдента (T_{st}), M – среднее арифметическое, SD – среднее квадратичное отклонение.

Опубликованные многолетние оценки численности популяций *C. rubra* на востоке Европейской России и связь численности вида от погодных условий относятся к территории Республики Башкортостан (Ишбирдин и др., 2005), где, как и на территории Татарстана, отмечена положительная связь между численностью вида и количеством осадков. В условиях умеренно-континентального климата Среднего Поволжья на границе леса и степи недостаток осадков и периодические засухи за последние 20 лет приводят, в первую очередь, к снижению численности генеративных, ювенильных особей, семенного размножения вида и, в целом, к преобладанию в онтогенетическом спектре виргинильных особей.

Адаптацией к неблагоприятным условиям затенения, понижения температуры на севере или в горах, некоторыми авторами указывается уменьшение доли репродуктивных особей, преобладание вегетативного размножения и увеличение доли растений вегетативного происхождения (Brzosko & Wróblewska, 2003; Vakhrameeva et al., 2008; Gilian et al., 2019). Сокращение численности *C. rubra* отмечается как на территории Республики Татарстан, так и по территории Республики Башкортостан (Барлыбаева, Ишмуратова, 2017; Ишмуратова и др., 2019), в Мордовском заповеднике (Санаева, 2020), в Ульяновской (Истомина, 2020) и Нижегородской (Урбанавичуте, 2016) областях. На снижение численности вида влияют также нарушение местообитаний орхидных, которые часто связывают с увеличением количества осадков, косвенно способствующих активизации эрозионных и оползневых процессов (Barman & Devadas, 2013; Wang et al., 2022).

Центрированный возрастной спектр в популяциях *C. rubra* отмечен и на территории сопредельных регионов (Ишбирдин и др., 2005; Урбанавичуте, 2016; Ишмуратова и др., 2019; Османова, 2021). Такой возрастной спектр обусловлен длительностью генеративного состояния *C. rubra* до 10–20 лет, периодическими перерывами в цветении или переходе части особей во вторичный покой (Vakhrameeva et al., 2008). Однако в возрастном спектре популяций *C. rubra* иногда преобладают генеративные особи до 50–70% в Самарской и Нижегородской областях (Урбанавичуте, 2016; Ильина, 2018), Республике Марий Эл (Османова, 2021), в Южно-Уральском заповеднике (Барлыбаева, Ишмуратова, 2017).

Как предполагают некоторые авторы (Заугольнова, 1994; Wiegand et al., 2007; Fardeeva et al., 2009; Jacquemyn et al., 2009), специфичность про-

странственной структуры популяций обусловлена типом жизненной формы растения, механизмом пространственного роста побегов, стратегией и экологической нишей. Метрики пространственного рисунка популяций определенного вида можно использовать как индикатор антропогенных воздействий (Chung & Nasson, 2007; Raventós et al., 2011), необходимый для оценки состояния местообитаний и сохранения видов. Предполагается, что виды, имеющие сходный тип жизненной формы, характер разрастания побеговой и корневой сферы, и длительности их жизни, сходный онтогенез и онтогенетический спектр, будут иметь и сходный в общих чертах тип пространственно-онтогенетической структуры, которая, под воздействием экзогенных факторов, будет отличаться в деталях (Заугольнова, 1994; Фардеева, Рогова, 2012).

Большинство работ по исследованию пространственной структуры популяций орхидных посвящено тубероидным видам, а именно: *Anacamptis morio* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase (Dodd, 2011), *Orchis mascula* (L.) L., *O. purpurea* Huds. (Jacquemyn et al., 2007, 2009), *Galearis cyclochila* (Franch. & Sav.) Soó, *Cymbidium goeringii* (Rchb.f.) Rchb.f. (Chung et al., 2005; Chung & Nason, 2007). Авторами отмечается повторяющаяся пространственная закономерность, а именно образование агрегаций генеративных и прегенеративных особей, обусловленных ограниченным радиусом рассеивания семян. Подобные закономерности пространственной структуры отмечаются в популяциях *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Orchis militaris* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Татарстан, причем в радиусе 1.5–2.5 м формируются 2–3 повторяющиеся агрегации (Fardeeva & Chizhikova, 2019). Такие агрегации формируются еще и по причине тесной связи тубероидных орхидей с симбиотическими грибами. Как отмечают Vakhrameeva et al. (2008), они связаны с ними в течение всей жизни растения. Поэтому рядом с генеративными особями возникает 100% вероятность прорастания семян, протокормов и развития прегенеративных особей. Для тубероидных орхидей характерны вегетативная неподвижность, «маятниковый» тип нарастания побегов, с возвращением особи на исходное место через 1–4 года (Блинова, 2009), высокая семенная продуктивность, что приводит к высокой доле ювенильных и имматурных групп в онтогенетическом спектре (Vakhrameeva et al., 2008). Поэтому в популяциях *D. incarnata*, *O. militaris*, *P. bifolia* агрегации прегенеративных групп небольшие, 0.25–0.50 м. Из-за большой доли ювенильных и имматурных групп

в агрегациях тубероидных орхидей континуально-контагиозный тип размещения редок, иногда отмечен в агрегациях генеративных особей.

Для *C. rubra* также характерна симбиотическая связь с грибами в течение всей жизни (Vakhrameva et al., 2008), что обуславливает формирование агрегаций генеративных и прегенеративных групп и выявлено нами в пространственной структуре его популяций. Однако пространственное размещение корневищных орхидей моноцентрической (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Cephalanthera rubra*) или неявнополицентрических биоморф (*Epipactis atrorubens*, *Cypripedium calceolus* L.) отличается большей площадью распространения в почве подземных органов, длинных или коротких разветвленных корневищ и их «суммирующий рост» (Блинова, 2009), что требует для снижения внутривидовой конкуренции большего пространства. Вследствие этого генеративные особи в пространстве размещены исключительно случайно. Это способствует эффективному использованию природных ресурсов, долговому удержанию и увеличению популяционного пространства. По этой же причине в агрегациях генеративных и прегенеративных особей возникает зона случайного их размещения, способствующая снижению конкуренции между молодыми и зрелыми особями.

Пространственно-онтогенетическая структура корневищных орхидей *Epipactis atrorubens* (Fardeeva, 2022), *Cypripedium calceolus* и *Epipactis helleborine* (Фардеева и др., 2010а,б) в радиусе 2.5–5.0 м с плотностью 4.5–6.4 особей/м² имеет случайный и континуально-контагиозный типы как в агрегациях прегенеративных, так и в агрегациях генеративных и прегенеративных групп. Агрегаций образуется две, редко три, размещенных в пространстве случайно. При ухудшении условий агрегации не образуются, и тип пространственно-онтогенетической структуры становится разреженным. В целом это соответствует выявленным закономерностям пространственной структуры в популяциях *C. rubra*.

Подобные закономерности пространственной структуры определены в популяциях степных видов, имеющих, также как и корневищные орхидеи, схожий онтогенетический спектр с преобладанием виргинильных и генеративных групп и механизм разрастания подземных органов, моноцентрическую или неявно полицентрическую биоморфы (короткокорневищная, кистекокорневая). Среди них *Adonis vernalis* L. (Fardeeva et al., 2009) на территории Республики Татарстан или *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC. (Зен-

кина, Ильина, 2019, 2021а) в Самарской области. В благоприятных местообитаниях для короткорневищных и кистекокорневых биоморф также характерно случайное распределение генеративных особей, тогда как прегенеративные особи образуют скопления радиусом 0.6–2.5 м. В агрегациях генеративных и прегенеративных групп *A. vernalis* отмечен континуально-контагиозный тип, а у *H. grandiflorum* – случайный (Зенкина, Ильина, 2021б). В пессимальных условиях пространственное размещение особей разреженное.

Заключение

В Республике Татарстан высокая численность (60–100 особей) популяций *C. rubra* отмечается на карбонатных склонах в светлых лесах, где в связи с гравитационной подвижностью грунта сохраняется разреженный травостой и снижается межвидовая конкуренция, однако сохраняются риски оползания грунта. В условиях пологих, более устойчивых склонов увеличивается сомкнутость крон. В результате численность популяций снижается до 10–30 особей, доля генеративных и ювенильных особей сокращается, однако сохраняется вероятность более долгого существования популяции за счет вегетативного размножения.

В оптимальных условиях вся совокупность особей *C. rubra* или генеративных особей имеют случайный тип распределения, что снижает внутривидовую конкуренцию. Прегенеративные группы имеют высокую плотность, поскольку формируются их скопления в микроместообитаниях, благоприятных для прорастания семян. Нарушение местообитаний *C. rubra*, вызванное оползено-осыпными и эрозионными процессами, может способствовать разрушению микоризы симбиотических грибов и, соответственно, потере благоприятных микросайтов для прорастания семян и протокормов. Негативную роль для *C. rubra* играют процессы лесовосстановления. Они способствуют увеличению затенения биотопов, развитию густого травостоя, что повышает межвидовую конкуренцию и приводит к снижению плотности особей *C. rubra* и их разреженному пространственному размещению. Важным, по-видимому, для фитоценологических пациентов оказывается сохранение «эффекта группы», т.е. формирование агрегаций генеративных и прегенеративных особей с континуально-контагиозной пространственной структурой, которые обеспечивают лучшее их выживание, т.к. увеличивают конкурентоспособность вида и его популяции в экосистеме. Специфику пространственно-онтогенетической структуры популяций

разных биоморф растений можно выявить только в пространственно-временной динамике с учетом размещения всех онтогенетических групп вида.

Благодарности

Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

Литература

- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситникова А.П. 2000. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казанского университета. 496 с.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. 2017. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Южно-Уральском заповеднике // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил: НТГСПИ (ф) ФГБОУ ВО РГПУ. С. 61–67.
- Блинова И.В. 2009. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения. Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Москва. 44 с.
- Блинова И.В. 2014. Эколого-ценотические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН. №4(19). С. 83–95.
- Варлыгина Т.И. 2011. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 76–80.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. 232 с.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Куликов П.В. 1996. Пыльцеголовник длиннолистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М.: Аргус. С. 48–59.
- Григорьева Н.М., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. 1977. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений // Ценопопуляции растений: развития и взаимоотношения. М.: Наука. С. 20–36.
- Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л. 2018. Новые местонахождения редких и нуждающихся в охране сосудистых растений выработанных торфяных месторождений (Кировская область) // Самарский научный вестник. Т. 7(3). С. 35–41.
- Жирнова Т.В., Вахрамеева М.Г. 2008. Пыльцеголовник красный – *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 360–361.
- Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург. 72 с.
- Зенкина Т.Е. 2016. Исследование ценопопуляций видов-доминантов галофитных сообществ в Кумо-Манычской впадине (Республика Калмыкия). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 20 с.
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. 2017. Особенности структуры ценопопуляций полыни солянковидной (*Artemisia salsoloides* Willd., Asteraceae) в Самарской области // Самарский научный вестник. Т. 6(4). С. 41–47. DOI: 10.17816/snv201764108
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. 2019. Характеристика структуры ценопопуляций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae) с использованием методов пространственной статистики // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 28(1). С. 55–62. DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10181
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. 2021а. Оценка пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC. в ненарушенных ценозах (на территории Самарской области) // Самарский научный вестник. Т. 10(1). С. 74–79. DOI: 10.17816/snv2021101110
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. 2021б. Состояние ценопопуляций некоторых редких видов растений Самарской области на территории памятника природы регионального значения «Серноводный Шихан» // Вестник Удмуртского университета, серия Биология. Науки о Земле. Т. 31(1). С. 5–15. DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-1-5-15
- Ильина В.Н. 2018. Онтогенетическая структура ценотических популяций некоторых редких представителей сем. Orchidaceae в условиях антропогенного пресса (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 27(4). С. 34–39.
- Истомина Е.Ю. 2020. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на территории бассейна реки Инзы (Центральная часть Приволжской возвышенности) // Международный научно-исследовательский журнал. №2(92). С. 124–129. DOI: 10.23670/IRJ.2020.92.2.024
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляций *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета Н.И. Лобачевского. Т. 1(9). С. 85–98.
- Ишмуратова М.М., Суяндукоев И.В., Ишбирдина А.Р., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Кривошеева М.М. 2019. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценотические и популяционные характеристики, антропогенная устойчивость, антропоэкология // Вестник Пермского университета, серия Биология. №3. С. 240–257. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257
- Казаева М.Т. 2009. Эколого-биологические особенности и разнообразие орхидных западного Забайкалья: анализ структуры и состояние генофонда. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 18 с.
- Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Колкутин В.И., Юнина В.П., Сидоренко М.В., Орлова М.В., Сурова Н.А. 1995. Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (Прогнозный атлас-монография). Нижний Новгород: Интер-Волга. 163 с.
- Красная книга Республики Татарстан. Казань: Идел-Пресс, 2016. 760 с.
- Марков М.В. 2012. Популяционная биология растений. М.: Товарищество научных изданий КМК. 388 с.
- Мартынова А.Л. 2021. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций парнолистника перистого (*Zygophyllaceae*) // Экология: факты, гипотезы, модели. Екатеринбург: Альфа Принт. С. 107–111.

- Назаров В.В. 2016. Семенная продуктивность европейских орхидных. II. Семенная продуктивность цветка и соцветия у видов *Cephalanthera* в Крыму // Экосистемы. Вып. 8. С. 49–58.
- Османова Г.О. 2021. Онтогенетическая структура ценопопуляций пыльцеголовника красного // Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана. Астрахань: Астраханский государственный университет. С. 64–68.
- Приказ Минприроды России от 23 мая 2016 г. №306 «Об утверждении Порядка ведения Красной книги Российской Федерации». Собрание законодательства Российской Федерации, 2016. №2, ст. 325, №25, ст. 3811.
- Санаева Л.В. 2020. Динамика растительности сообществ и группировок, включающих редкие и исчезающие виды сосудистых растений в Мордовском заповеднике в 1986–1990 гг. // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смирнова. Вып. 25. С. 3–49.
- Сенчугова М.А., Чугунов Г.Г., Хапугин А.А. 2017. Популяционные исследования *Iris aphylla* (Iridaceae), *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae), *Lilium martagon* (Liliaceae) на востоке республики Мордовия в 2016 году // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смирнова. Вып. 18. С. 206–214.
- Смирнова О.В. 2010. Основные понятия экологии экосистем с позиций популяционной парадигмы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет. С. 46–48.
- Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус. 207 с.
- Урбанавичуте С.П. 2016. Новое место произрастания *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Керженском заповеднике // Труды государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Т. 8. С. 174–180.
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. 2010а. Особенности пространственно-возрастной структуры корневищных орхидей в условиях антропогенного воздействия // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 195–201.
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. 2010б. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия: Естественные науки. Т. 152(3). С. 159–173.
- Фардеева М.Б., Рогова Т.В. 2012. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений // Растительные ресурсы. Т. 48(4). С. 597–613.
- Фардеева М.Б. 2016. Пыльцеголовник красный // Красная книга Республики Татарстан. Казань: Идел-Пресс. С. 434–435.
- Baddeley A., Turner R. 2005. spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns // Journal of Statistical Software. Vol. 12(6). P. 1–42. DOI: 10.18637/jss.v012.i06
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. 2015. Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. London: Chapman and Hall/CRC Press. 828 p.
- Barlybayeva M.Sh., Kildiyarova G.N., Suyundukov I.V., Ishmuratova M.M. 2021. Assessment of coenopopulations *Epipactis atrorubens* in nature reserves of Republic of Bashkortostan // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 817. Article: 012013. DOI: 10.1088/1755-1315/817/1/012013
- Barman D., Devadas R. 2013. Climate change on orchid population and conservation strategies: A review // Journal of Crop and Weed. Vol. 9(2). P. 1–12.
- Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. 2011. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 130 p. DOI: 10.2779/8515
- Brzosko E., Wróblewska A. 2003. Genetic variation and clonal diversity in island *Cephalanthera rubra* populations from the Biebrza National Park, Poland // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 143(1). P. 99–108. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2003.00201.x
- Brzosko E., Wróblewska A. 2013. Genetic diversity of nectar-rewarding *Platanthera chlorantha* and nectarless *Cephalanthera rubra* // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 171(4). P. 751–763. DOI: 10.1111/boj.12025
- Chen I.C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., Thomas C.D. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming // Science. Vol. 333(6045). P. 1024–1026. DOI: 10.1126/science.1206432
- Chung M.Y., Nasson J.D. 2007. Spatial demographic and genetic consequences of harvesting within populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii* // Biological Conservation. Vol. 137(1). P. 125–137. DOI: 10.1016/j.biocon.2007.01.021
- Chung M.Y., Nasson J.D., Chung M.G. 2005. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Orchis cyclochila* (Orchidaceae) // Plant Systematics and Evolution. Vol. 254(3). P. 209–219. DOI: 10.1007/s00606-005-0341-5
- Czarnecka B. 2008. Spatiotemporal Patterns of Genets and Ramets in a Population of Clonal Perennial *Senecio rivularis*: Plant Features and Habitat Effects // Annales Botanici Fennici. Vol. 45(1). P. 19–32. DOI: 10.5735/085.045.0103
- 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., Barber 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-Farpon Y., Kindt R., Lillesø J.B., van Breugel P., Graudal L., Vogt M., Al-Shammari K.F., Saleem M. 2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm // Bioscience. Vol. 67(6). P. 534–545. DOI: 10.1093/biosci/bix014
- Dodd M. 2011. *Anacamptis morio* population variability in time and space // Protection and cultivation of orchids. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 148–153.
- Fardeeva M.B. 2022. The impact of various factors on the population dynamics of *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. in the Middle Volga region // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 1045. Article: 012117. DOI: 10.1088/1755-1315/1045/1/012117

- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Biryuchevskaya N.V., Rogova T.V., Savel'ev A.A. 2009. Mathematical approaches to the analysis of the spatial-age structures of tussock herb species // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 40(4). P. 233–240. DOI: 10.1134/S106741360904002X
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A. 2019. Features of Spatial and Temporal Dynamics of Tuberos Orchid Populations // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 12(1). P. 71–82. DOI: 10.1134/S1995425519010062
- Foremnik K., Krawczyk W., Surmacz B., Malicki M., Suchan T., Gazda A., Pielech R. 2021. Effects of Forest Stand Structure on Population of Endangered Orchid Species *Cypripedium calceolus* L. // *Journal for Nature Conservation*. Vol. 64. 126089. DOI: 10.1016/j.jnc.2021.126089
- Galiano E.F. 1982. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances // *Vegetatio*. Vol. 49. P. 39–43. DOI: 10.1007/BF00051564
- Gilian L.D., Endredi A., Zsinka B., Nemenyi A., Nagy J.G.Y. 2019. Morphological and reproductive trait-variability of a food deceptive orchid, *Cephalanthera rubra* along different altitudes // *Applied Ecology and Environmental Research*. Vol. 17(3). P. 5619–5639. DOI: 10.15666/aecr/1703_56195639
- Greig-Smith P. 1961. The use of pattern analysis in ecological investigations // *Recent Advances in Botany*. Vol. 2. P. 1354–1358.
- Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press. 892 p.
- IUCN. 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. Available from <https://www.iucnredlist.org>
- Jacquemyn H., Brys R., Vandepitte K., Honnay O., Roldán-Ruiz I., Wiegand T. 2007. A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea* // *New Phytologist*. Vol. 176(2). P. 448–459. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02179.x
- Jacquemyn H., Wiegand T., Vandepitte K., Brys R., Roldán-Ruiz I., Honnay O. 2009. Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula* // *Journal of Ecology*. Vol. 97(2). P. 206–216. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01464.x
- Jakubska-Busse A., Pielech R., Szczęśniak E. 2014. The Extinction of Terrestrial Orchids in Europe: Does Disappearance of *Cephalanthera* Rich., 1817 (Orchidaceae, Neotieae) Species Show Pattern Consistent with the Elevation Gradient? // *Life Science Journal*. Vol. 11(4). P. 140–144.
- Lang D. 1980. *Orchids of Britain. A field guide*. Oxford: Oxford University Press. 213 p.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H.A. 2008. Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century // *Science*. Vol. 320(5884). P. 1768–1771. DOI: 10.1126/science.1156831
- Nilsson L.A. 1983. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* // *Nature*. Vol. 305(5937). P. 799–800. DOI: 10.1038/305799a0
- Parzych A., Sobisz Z. 2013. Preliminary ecology research on *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser on the Słowińskie Coast (Northern Poland) // *Ecological Questions*. Vol. 18. P. 21–32. DOI: 10.2478/ecoq-2013-0002
- Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. 2017. Vegetation Database of Tatarstan // *Phytocoenologia*. Vol. 47(3). P. 309–313. DOI: 10.1127/phyto/2017/0172
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <http://www.R-project.org>
- Raventós J., Mujica E., Wiegand T., Bonet A. 2011. Analyzing the spatial structure of *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae) populations in the dry forests of Guanahacabibes, Cuba // *Biotropica*. Vol. 43(2). P. 173–182. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2010.00684.x
- Ripley B.D. 1977. Modelling spatial patterns // *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*. Vol. 39(2). P. 172–212. DOI: 10.1111/J.2517-6161.1977.TB01615.X
- Soule M.E. (Ed.). 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Oxford: Oxford University Press. 584 p.
- Summerhayes V. 1951. *Wild Orchids of Britain*. London: Collins. 366 p.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. 2008. *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR)*. Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag Ruggell. 690 p.
- Wang C.Y., Zhao L.J., Meng S.Y. 2022. Spatial distribution pattern and protection strategy for orchids in landslide mass of the Wanglang National Nature Reserve // *Biodiversity Science*. Vol. 30(2). Article: 21313. DOI: 10.17520/biods.2021313
- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering // *Ecology*. Vol. 88(12). P. 3088–3102. DOI: 10.1890/06-1350.1

References

- Baddeley A., Turner R. 2005. spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software* 12(6): 1–42. DOI: 10.18637/jss.v012.i06
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. 2015. *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. London: Chapman and Hall/CRC Press. 828 p.
- Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikova A.P. 2000. *Vascular plants of the Republic of Tatarstan*. Kazan: Kazan Federal University. 496 p. [In Russian]
- Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. 2017. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the South-Ural State Nature Reserve. In: *Biological systems: stability, principles and mechanisms of functioning*. Nizhny Tagil: Russian State Vocational Pedagogical University. P. 61–67. [In Russian]
- Barlybayeva M.Sh., Kildiyarova G.N., Suyundukov I.V., Ishmuratova M.M. 2021. Assessment of coenopopulations *Epipactis atrorubens* in nature reserves of Republic of Bashkortostan. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 817: 012013. DOI: 10.1088/1755-1315/817/1/012013
- Barman D., Devadas R. 2013. Climate change on orchid population and conservation strategies: A review. *Journal of Crop and Weed* 9(2): 1–12.
- Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. 2011. *European Red List of Vascular Plants*. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 130 p. DOI: 10.2779/8515
- Blinova I.V. 2009. Biology of orchids in the northeast of Fennoscandia and strategies for their survival on the northern border of distribution. Dr. Sc. Thesis Abstract. Moscow. 44 p. [In Russian]

- Blinova I.V. 2014. On CSR- and R–K-strategies of rare vascular plant species in Murmansk Region (Russia). *Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 4(19): 83–95. [In Russian]
- Brzosko E., Wróblewska A. 2003. Genetic variation and clonal diversity in island *Cephalanthera rubra* populations from the Biebrza National Park, Poland. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143(1): 99–108. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2003.00201.x
- Brzosko E., Wróblewska A. 2013. Genetic diversity of nectar-rewarding *Platanthera chlorantha* and nectarless *Cephalanthera rubra*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(4): 751–763. DOI: 10.1111/boj.12025
- Chen I.C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B., Thomas C.D. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333(6045): 1024–1026. DOI: 10.1126/science.1206432
- Chung M.Y., Nasson J.D. 2007. Spatial demographic and genetic consequences of harvesting within populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii*. *Biological Conservation* 137(1): 125–137. DOI: 10.1016/j.biocon.2007.01.021
- Chung M.Y., Nasson J.D., Chung M.G. 2005. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Orchis cyclochila* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 254(3): 209–219. DOI: 10.1007/s00606-005-0341-5
- Czarnecka B. 2008. Spatiotemporal Patterns of Genets and Ramets in a Population of Clonal Perennial *Senecio rivularis*: Plant Features and Habitat Effects. *Annales Botanici Fennici* 45(1): 19–32. DOI: 10.5735/085.045.0103
- 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., Barber 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., Ghanzhanfar S.A., Timberlake J., Klöser H., Shennan-Farpon Y., Kindt R., Lillesø J.B., van Breugel P., Graudal L., Voge M., Al-Shammari K.F., Saleem M. 2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *Bioscience* 67(6): 534–545. DOI: 10.1093/biosci/bix014
- Dodd M. 2011. *Anacamptis morio* population variability in time and space. In: *Protection and cultivation of orchids*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 148–153.
- Egorova N.Yu., Egozhina T.L. 2018. New locations of rare vascular plant species on cut-over peat lands (on the example of Kirov Region). *Samara Journal of Science* 7(3): 35–41. [In Russian]
- Fardeeva M.B. 2022. The impact of various factors on the population dynamics of *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. in the Middle Volga region. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 1045: 012117. DOI: 10.1088/1755-1315/1045/1/012117
- Fardeeva M.B. 2016. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. In: *Red Data Book of the Republic of Tatarstan*. Kazan: Idel-Press. P. 434–435. [In Russian]
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Krasilnikova O.V. 2010a. Features of the space-age structure of rhizomatous orchids under anthropogenic impact. In: *Theoretical problems of ecology and evolution. Theory of areas: species, communities, ecosystems*. Togliatti: Institute of Ecology of the Volga Basin. P. 195–201. [In Russian]
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Krasilnikova O.V. 2010b. Long-term dynamics of ontogenetic and spatial structure in *Cypripedium calceolus* L. populations. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki* 152(3): 159–173. [In Russian]
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A. 2019. Features of Spatial and Temporal Dynamics of Tuberous Orchid Populations. *Contemporary Problems of Ecology* 12(1): 71–82. DOI: 10.1134/S1995425519010062
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Biryuchevskaya N.V., Rogova T.V., Savel'ev A.A. 2009. Mathematical approaches to the analysis of the spatial-age structures of tussock herb species. *Russian Journal of Ecology* 40(4): 233–240. DOI: 10.1134/S106741360904002X
- Fardeeva M.B., Rogova T.V. 2012. Methods of investigation in spatial and age structure of plant population. *Rastitelnye Resursy* 48(4): 597–613. [In Russian]
- Foremnik K., Krawczyk W., Surmacz B., Malicki M., Suchan T., Gazda A., Pielech R. 2021. Effects of Forest Stand Structure on Population of Endangered Orchid Species *Cypripedium calceolus* L. *Journal for Nature Conservation* 64: 126089. DOI: 10.1016/j.jnc.2021.126089
- Galiano E.F. 1982. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances. *Veg-etatio* 49: 39–43. DOI: 10.1007/BF00051564
- Gilian L.D., Endredi A., Zsinka B., Nemenyi A., Nagy J.G.Y. 2019. Morphological and reproductive trait-variability of a food deceptive orchid, *Cephalanthera rubra* along different altitudes. *Applied Ecology and Environmental Research* 17(3): 5619–5639. DOI: 10.15666/aeer/1703_56195639
- Greig-Smith P. 1961. The use of pattern analysis in ecological investigations. *Recent Advances in Botany* 2: 1354–1358.
- Grigoryeva N.M., Zaugolnova L.B., Smirnova O.V. 1977. Features of the spatial structure of cenopopulations of some plant species. In: *Cenopopulations of plants: development and relationships*. Moscow: Nauka. P. 20–36. [In Russian]
- Harper J.L. 1977. Population biology of plants. London: Academic Press. 892 p.
- Ilyina V.N. 2018. Ontogenetic structure of coenotic populations of some rare representatives of the Orchidaceae under anthropogenic pressure (Samara Region). *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology* 27(4): 34–39. [In Russian]
- Ishbirdina A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. 2005. Life strategies of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Nature Reserve. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod* 1(9): 85–98. [In Russian]
- Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V., Ishbirdina A.R., Barlybaeva M.Sh., Nabiullin M.I., Krivosheeva M.M. 2019. Orchids (Orchidaceae Juss.) in the Southern Urals: ecological-phytocoenotic and population characteristics, anthropotolerance, antecology. *Bulletin of Perm University. Biology* 3: 240–257. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257 [In Russian]

- Istomina E.Yu. 2020. Orchid (Orchidaceae Juss.) on Inza pool territory (central part of Volga hill) // *International Research Journal* 2(92): 124–129. DOI: 10.23670/IRJ.2020.92.2.024 [In Russian]
- IUCN. 2022. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2*. Available from <https://www.iucnredlist.org>
- Jacquemyn H., Brys R., Vandepitte K., Honnay O., Roldán-Ruiz I., Wiegand T. 2007. A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist* 176(2): 448–459. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02179.x
- Jacquemyn H., Wiegand T., Vandepitte K., Brys R., Roldán-Ruiz I., Honnay O. 2009. Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula*. *Journal of Ecology* 97(2): 206–216. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01464.x
- Jakubská-Busse A., Pielech R., Szczęśniak E. 2014. The Extinction of Terrestrial Orchids in Europe: Does Disappearance of *Cephalanthera* Rich., 1817 (Orchidaceae, Neottieae) Species Show Pattern Consistent with the Elevation Gradient?. *Life Science Journal* 11(4): 140–144.
- Kazazaeva M.T. 2009. *Ecological and biological features and diversity of orchids in Western Transbaikalia: analysis of the structure and state of the gene pool*. PhD Thesis Abstract. Ulan-Ude. 18 p. [In Russian]
- Kolomyts E.G., Rozenberg G.S., Kolkutin V.I., Yunina V.P., Sidorenko M.V., Orlova M.V., Surova N.A. 1995. *Landscape ecology of the Volga River basin in the system of global climatic changes (Prognostic atlas-monograph)*. Nizhnii Novgorod: Inter-Volga. 163 p. [In Russian]
- Lang D. 1980. *Orchids of Britain. A field guide*. Oxford: Oxford University Press. 213 p.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H.A. 2008. Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320(5884): 1768–1771. DOI: 10.1126/science.1156831
- Markov M.V. 2012. *Population biology of plants*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 388 p. [In Russian]
- Martynova A.L. 2021. Features of the spatial-ontogenetic structure of the populations of *Zygophyllum pinnatum* (Zygophyllaceae). In: *Ecology: facts, hypotheses, models*. Ekaterinburg: Alfa Print. P. 107–111. [In Russian]
- Nazarov V.V. 2016. Seed productivity of European orchids. II. Seed productivity of flower and the inflorescence at *Cephalanthera* species in the Crimea. *Ekosistemy* 8(38): 49–58. [In Russian]
- Nilsson L.A. 1983. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature* 305(5937): 799–800. DOI: 10.1038/305799a0
- Order. 2016. Order of the Ministry of Natural Resources of the Russian Federation of 23.05.2016 №306 on approval of the Procedure for Maintaining the Red Data Book of the Russian Federation. Legislative acts of the Russian Federation, №2, article 325, №25, Article 3811. [In Russian]
- Osmanova G.O. 2021. Ontogenetic structure of coenopopulations of *Cephalanthera rubra*. In: *Biological diversity of natural and anthropogenic landscapes: study and protection*. Astrakhan: Astrakhan State University. P. 64–68. [In Russian]
- Parzych A., Sobisz Z. 2013. Preliminary ecology research on *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser on the Słowińskie Coast (Northern Poland). *Ecological Questions* 18: 21–32. DOI: 10.2478/ecoq-2013-0002
- Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. 2017. Vegetation Database of Tatarstan. *Phytocoenologia* 47(3): 309–313. DOI: 10.1127/phyto/2017/0172
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <http://www.R-project.org>
- Raventós J., Mujica E., Wiegand T., Bonet A. 2011. Analyzing the spatial structure of *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae) populations in the dry forests of Guanahacabibes, Cuba. *Biotropica* 43(2): 173–182. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2010.00684.x
- Red Data Book of the Republic of Tatarstan. Kazan: Idel-Press, 2016. 760 p. [In Russian]
- Ripley B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 39(2): 172–212. DOI: 10.1111/J.2517-6161.1977.TB01615.X
- Sanaeva L.V. 2020. Study of the dynamics of the plant communities and groupings including rare and endangered species of vascular plants in the Mordovia state nature reserve in 1986–1990. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 25: 3–49. [In Russian]
- Senchugova M.A., Chugunov G.G., Khapugin A.A. 2017. Population-based studies of *Iris aphylla* (Iridaceae), *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) and *Lilium martagon* (Liliaceae) on the east of the Republic of Mordovia in 2016. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 18: 206–214. [In Russian]
- Smirnova O.V. 2010. Basic concepts of ecosystem ecology from the point of view of the population paradigm. In: *Principles and methods of biodiversity conservation*. Yoshkar-Ola: Mari State University. P. 46–48. [In Russian]
- Soule M.E. (Ed.). 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Oxford: Oxford University Press. 584 p.
- Summerhayes V. 1951. *Wild Orchids of Britain*. London: Collins. 366 p.
- Tatarenko I.V. 1996. *Orchids of Russia: life forms, biology, conservation issues*. Moscow: Argus. 207 p. [In Russian]
- Urbanavichute S.P. 2016. New location of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the Kerzhensky State Nature Reserve. *Proceedings of the State Nature Biosphere Reserve «Kerzhensky»* 8: 174–180. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Kulikov P.V. 1996. *Cephalanthera longifolia*. In: *Biological flora of the Moscow Region*. Vol. 12. Moscow: Argus. P. 48–59. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N. 2008. *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR)*. Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag Ruggell. 690 p.
- Varlygina T.I. 2011. Protection of orchids of Russia at the state and regional levels. In: *Protection and cultivation of orchids*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 76–80. [In Russian]
- Vasilevich V.I. 1969. *Statistical methods in geobotany*. Leningrad: Nauka. 232 p. [In Russian]
- Wang C.Y., Zhao L.J., Meng S.Y. 2022. Spatial distribution pattern and protection strategy for orchids in landslide mass of the Wanglang National Nature Reserve. *Biodiversity Science* 30(2): 21313. DOI: 10.17520/biods.2021313

- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology* 88(12): 3088–3102. DOI: 10.1890/06-1350.1
- Zaugolnova L.B. 1994. *Structure of seed plant populations and problems of their monitoring*. Dr. Sc. Thesis Abstract. St. Petersburg. 72 p. [In Russian]
- Zenkina T.E. 2016. *Study of cenopopulations of dominant species of halophytic communities in the Kuma-Manych depression (Republic of Kalmykia)*. PhD Thesis Abstract. Togliatti. 20 p. [In Russian]
- Zenkina T.E., Ilyina V.N. 2017. Structure features of *Artemisia salsoloides* Willd. (Asteraceae) coenotic populations in the Samara Region. *Samara Journal of Science* 6(4): 41–47. DOI: 10.17816/snv201764108 [In Russian]
- Zenkina T.E., Ilyina V.N. 2021a. The assessment of the spatial ontogenetic structure of the coenopopulation *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC. in undisturbed coenoses (on the territory of the Samara Region) // *Samara Journal of Science* 10(1): 74–79. DOI: 10.17816/snv2021101110 [In Russian]
- Zenkina T.E., Ilyina V.N. 2021b. State of cenopopulations of some rare species of plants of Samara region in the territory of nature monument of regional importance «Sernovodny Shikhan». *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences* 31(1): 5–15. DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-1-5-15 [In Russian]
- Zenkina T.E., Ilyina V.N. 2019. Characteristics of the structure of coenopopulation *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) using spatial statistics methods. *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology* 28(1): 55–62. DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10181 [In Russian]
- Zhirnova T.V., Vakhrameeva M.G. 2008. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. In: *Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 360–361. [In Russian]

DYNAMICS OF SPATIAL AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF *CEPHALANTHERA RUBRA* (ORCHIDACEAE) POPULATIONS IN THE EAST OF EUROPEAN RUSSIA (MIDDLE VOLGA REGION)

Marina B. Fardeeva , Nelli A. Chizhikova 

Kazan Federal University, Russia
e-mail: orchis@inbox.ru, nelly.chizhikova@kpfu.ru

The assessment of the spatial and functional features of rare species populations without considering the ontogenetic groups, which are being rarely distinguished at international literature, does not give a complete understanding of the current status of populations and prospects of their development under various management conditions. This paper is aimed to determine the status of a threatened orchid species, *Cephalanthera rubra*, at the eastern border of its range (Republic of Tatarstan, European Russia). For this purpose, a complex of various population parameters was used. Ontogenetic groups of *C. rubra* individuals have been reliably identified on the basis of morphometric traits of reproductive and vegetative organs. The obtained results showed that the fruit set is low, ranging at average from 24% for young reproductive individuals (g1) to 39% for mid-mature reproductive individuals (g2); it reflects prospects for seed reproduction of this species at the eastern edge of its range. The abundance dynamics of populations has a fluctuation type; it is related to climatic factors of the growing season. So, we found its significant positive correlations with air humidity (from $r = 0.6$ to $r = 0.7$) and precipitation (from $r = 0.5$ to $r = 0.6$), and a negative correlation with temperature (from $r = -0.5$ to $r = -0.6$). In the Republic of Tatarstan, the base spectrum of *C. rubra* populations is of the centred type, 1:10:51:38 (j:im:v:g); it corresponds to the general ontogenetic spectrum of rhizomatous orchids. The spatial-ontogenetic structure of populations, and especially its dynamics, reflects the intraspecific relationships of various ontogenetic groups involved in maintaining the stability of *C. rubra* population in space and time. Under optimal conditions, the spatial structure of all individuals and reproductive groups is characterised by a spatial randomness, which probably reduces intraspecific competition. In contrary, pre-reproductive groups form aggregations with 0.5–0.9-m radius in microloci, favourable for seed germination. A characteristic feature of the spatial structure is the formation of aggregations of reproductive and pre-reproductive individuals with a 0.7–1.0-m radius with a 0.2–0.4-m zone of the random spatial positioning of individuals, which aims to reduce intraspecific competition between them. The probability of meeting an individual of another ontogenetic group increases towards the periphery of the formed aggregation. In *C. rubra* populations, the abundance and density of individuals, and the fruit set decrease in pessimal conditions of landslides, soil erosion, and habitat shading. Under these conditions, pre-reproductive individuals do not form aggregations, nor aggregations with reproductive individuals. In general, the spatial structure of a population depends on the life-form type of the species, the mechanism of spatial growth of underground organs; it is considered a diagnostic sign of the population status.

Key words: morphometry, ontogenetic groups, ontogenetic structure, orchids, population dynamics, Republic of Tatarstan, spatial structure