

## Демографическая структура популяций *Surgipedium calceolus* L. на территории европейской части России в условиях изменения климата

М. Б. ФАРДЕЕВА<sup>1</sup>, Н. А. ЧИЖИКОВА<sup>1</sup>, Е. А. ЖЕЛЕЗНАЯ<sup>2</sup>, А. А. ХАПУГИН<sup>3</sup>, Л. В. ПУЧНИНА<sup>4</sup>,  
В. Н. СУЛЕЙМАНОВА<sup>5</sup>, М. М. ИШМУРАТОВА<sup>6, 10</sup>, Л. В. ТЕТЕРЮК<sup>7</sup>, В. Н. ИЛЬИНА<sup>8</sup>, С. П. УРБАНАВИЧУТЕ<sup>9</sup>,  
В. Е. ПРОХОРОВ<sup>1</sup>, Н. Ю. ЕГОРОВА<sup>5</sup>, М. И. НАБИУЛЛИН<sup>10</sup>, М. Ш. БАРЛЫБАЕВА<sup>11</sup>, Г. Н. КИЛЬДИЯРОВА<sup>12</sup>,  
И. В. СУЮНДУКОВ<sup>13</sup>, О. А. МАРАКАЕВ<sup>14</sup>

<sup>1</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет  
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18  
E-mail: orchis@inbox.ru

<sup>2</sup>Российский университет дружбы народов  
115093, Москва, Подольское шоссе, 8/5  
E-mail: Zheleznaia@yandex.ru

<sup>3</sup>Тюменский государственный университет  
625003, Тюмень, ул. Володарского, 6  
ФГБУ “Заповедная Мордовия”  
430005, Саранск, ул. Красная, 30  
E-mail: harugin88@yandex.ru

<sup>4</sup>Государственный природный заповедник “Пинежский”  
164610, Архангельская обл., пос. Пинега, ул. Первомайская, 123а  
E-mail: pinzarpo@mail.ru

<sup>5</sup>Вятский государственный агротехнологический университет  
610017, Киров, Октябрьский просп., 133  
Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства  
и звероводства им. проф. Б. М. Житкова  
610000, Киров, ул. Преображенская, 79  
E-mail: venera\_su@mail.ru; n\_chirkova@mail.ru

<sup>6</sup>Башкирский государственный университет  
450076, Уфа, ул. Заки Валиди, 32  
E-mail: ishmuratova@mail.ru

<sup>7</sup>Институт биологии ФИЦ Коми научный центр УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28  
E-mail: teteryuk@ib.komisc.ru

<sup>8</sup>Самарский государственный социально-педагогический университет  
443099, Самара, ул. Максима Горького, 65/67  
E-mail: 5iva@mail.ru

<sup>9</sup>Государственный природный заповедник «Керженский»  
603001, Нижний Новгород, ул. Рождественская, 23-6  
E-mail: spurban@mail.ru

<sup>10</sup>Башкирский государственный природный заповедник  
Республика Башкортостан, 453580, Бурзянский район, с. Старосубхангулово, ул. Труда, 6  
E-mail: nabiullinmars@mail.ru

<sup>11</sup>Южно-Уральский государственный природный заповедник  
Республика Башкортостан, 453560, Белорецкий район, д. Реветь  
E-mail: mil.barlybaeva@yandex.ru

<sup>12</sup>Государственный природный биосферный заповедник «Шульган-Таш»  
Республика Башкортостан, 453585, Бурзянский район, д. Иргизлы, ул. Заповедная, 14  
E-mail: kildiyrova.82@mail.ru

<sup>13</sup>Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета  
Республика Башкортостан, 453837, Сибай, ул. Белова, 21  
E-mail: sujundikov11@mail.ru

<sup>14</sup>Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова  
150003, Ярославль, ул. Советская, 14  
E-mail: olemar@yandex.ru

Статья поступила 07.02.2022

После доработки 18.02.2022

Принята к печати 26.02.2022

## АННОТАЦИЯ

В работе представлены современные данные о демографической структуре и численности популяций *S. calceolus* на территории Европейской России. Оценка распространения вида и численности популяции приводится на основе современной классификации наземных экорегионов земного шара. Выявлена многолетняя динамика численности и возрастной структуры (150 популяций) *S. calceolus* за 20-летний период исследований 1997–2020 гг. Достоверно определено, что численность генеративных растений положительно связана с температурными климатическими показателями, в то время как численность прегенеративных групп прямо связана с факторами влажности и отрицательно – с температурными факторами. Выявлены три типа базовых возрастных спектров: 1) центрированный 3 : 10 : 47 : 40 (ювенильные (j): имматурные (im): виргинильные (v): генеративные (g)), наиболее распространенный в европейской части Российской Федерации (РФ); 2) бимодальный 15 : 26 : 33 : 26 (j : im : v : g), преимущественно встречающийся в западных районах; 3) правосторонний 0:3:13:82:2 (j : im : v : g : s), устойчиво проявляющийся в условиях континентальности климата восточных регионов Европейской России. Современные базовые спектры популяций *S. calceolus* отличны от базового спектра вида, данного в XX в. На основе экологических шкал определена достоверная зависимость базовых спектров от эколого-фитоценологических условий и абиотических факторов.

**Ключевые слова:** динамика популяций, демографическая структура, климатические факторы, *Syriridium calceolus* L.

## ВВЕДЕНИЕ

Одними из приоритетов включения редких видов растений в международный список IUCN (Red List) являются показатели числа местонахождений, численность, состояние и площадь их популяций. Как отмечают Olson et al. [2001], предотвращение утраты биоразнообразия видов затрудняется из-за отсутствия карт с достаточным биогеографическим разрешением, позволяющим отразить сложный процесс распространения естественных сообществ Земли. Для решения проблемы исчезновения видов, сохранения их местообитаний и планирования международного мониторинга группой исследователей [Olson et al., 2001; Dinerstein et al., 2017] была предложена новая биогеографическая классификация экорегионов земного шара с подробной картой, отражающей 14 биомов и 846 экорегионов. Основой сохранения биоразнообразия планеты являются особо охраняемые природные территории (ООПТ), что способствует поддержанию и повышению видового богатства [Simonov, Matantseva, 2020], восстановлению условий местообитаний [Andam et al., 2013] и снижению темпов обезлесения [Gaveau et al., 2009]. В тех регионах, где площадь и сеть ООПТ представляет собой систему связанных участков, процесс сохранения популяций редких и функционально важных для экосистем видов проводится эффективно [Noss, Cooperrider, 1994; Gray et al., 2016]. Увеличение площади ООПТ в целом способствует смягчению последствий изменения климата [Baker et al., 2015; Melillo et al., 2015], однако в современных условиях только 15 % мировых земель являются охраняемыми [UNEP-WCMC & IUCN, 2016]. Как отмечают Noss et al. [Noss, Cooperrider, 1994] и Pressey et al. [2003], для достижения всестороннего сохранения биоразнообразия и сбалансированного функционирования экосистем Земли площадь ООПТ должна быть не менее 50 %.

Глобальное и региональное изменение климата, особенно в Северном полушарии, приводит к нарушению лесных сообществ, изменению их структуры, состава и направленным сукцессиям, приводящим к деградации лесов и даже к смещению ботанико-географи-

ческих зон и поясов [Мазера, 2005; Blinova, Chmielewski, 2020]. Вследствие этого климатические и экологические характеристики условий местообитаний угрожаемых видов и их популяций являются важным аспектом в оценке состояния популяций [Blinova, Chmielewski, 2008; Kirillova, Kirillov, 2020] и моделирования распространения редких видов в современных условиях [Прохоров, Фардеева, 2007; Чижикова и др., 2011; Boulangeat et al., 2012]. Причем в отличие от динамичных популяционных параметров – численности, плотности, изменяющихся по годам и способствующих динамическому равновесию популяции, онтогенетическая структура как более стабильный признак, обусловленный стратегией и жизненной формой растения, отражает устойчивость популяций к различным факторам и, по-видимому, изменяется только в экстремальных условиях.

В соответствии с картой наземных экорегионов мира [Olson et al., 2001; Dinerstein et al., 2017], разработанной с учетом протяженности как охраняемых территорий, так и оставшихся естественных неохраняемых территорий, практически вся Европейская Россия (видимо, из-за недостатка информации) была отнесена Dinerstein et al. [2017] к экорегионам 3-й категории – “природа может восстановиться: сумма оставшейся естественной среды обитания и общая защищенная площадь экорегиона составляют менее 50 %, но более 20 %”. Поэтому в актуализации нуждаются современные представления о сохранении биоразнообразия в Российской Федерации, площадь и численность ООПТ, где проводится многолетний мониторинг редких видов [Блинова, 2008; Кирилова и др., 2012; Полякова и др., 2014; Фардеева, 2014; Железная, 2017; Пучнина, 2017; Барлыбаева и др., 2018; Ильина, 2018; Фардеева и др., 2020; Kirillova, Kirillov, 2020; Kharugin et al., 2020a] и сохраняются уникальные природные комплексы. В связи с этим настоящая работа посвящена изучению распространения и состояния популяций редкого вида *Cypripedium calceolus* L. в европейской части России.

Основной целью работы является оценка влияния макроклиматических и эколого-цено-

тических факторов на характер онтогенетической структуры *C. calceolus* в европейской части России. Задачи исследования сводились к следующему: 1) выявить распространение вида и численность популяций в разных условиях природопользования; 2) определить влияние климатических факторов на демографическую структуру популяций *C. calceolus* в центральной части и на границах ареала; 3) оценить разнообразие онтогенетических спектров популяций в разных экорегионах и эколого-фитоценологических условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований популяций *C. calceolus* простирается в широтно-долготном направлении с северо-запада – Мурманская обл. (67.650435 с. ш.; 033.662083 в. д.) до юго-востока – Оренбургская обл., национальный парк “Бузулукский Бор” (53.024917 с. ш.; 052.087031 в. д.). Эти территории по классификации экорегионов [Olson et al., 2001; Dinerstein et al., 2017] охватывают лесную зону от таежных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов – “Scandinavian and Russian taiga” до “Sarmatic mixed forests” и “Central European mixed forests”, на юге и юго-востоке доходит до “East European forest steppe”, относящихся к подзоне лесостепи с луговыми степями в сочетании с широколиственными и мелколиственными лесами, реже борами. Участки на Южном Урале (Республика Башкортостан) относятся к подзоне южной и средней тайги – к “Ural montane forests and tundra” и “West Siberian taiga”, на юге республики и севере Оренбургской области относятся к “Kazakh forest steppe” и “Pontic steppe” (рис. 1). Практически все центральные и юго-восточные регионы в основном относятся к территории бореального экотона, связанного с Волжским бассейном.

Южная часть лесной зоны востока Русской равнины расположена в трансконтинентальном бореальном экотоне – в системе зональных границ первого порядка, разделяющих бореальный и суббореальный пояса Северного полушария [Базилевич и др., 1986]. Это обусловлено климатическим рубежом – здесь в широтном направлении проходит изолиния гидротермического коэффициента теплового времени года (май–сентябрь), равного единице, отде-

ляя лесную зону (тайгу и подтаежную зону) от зоны лесостепи с подзоной широколиственных лесов. Выраженная зональная граница проходит по долинам рек Ока, Волга, Кама и Белая, по линии городов Калуга – Рязань – Нижний Новгород – Казань – Набережные Челны – Уфа [Экология..., 1995].

В настоящей работе использовались личные данные и опубликованные статьи, где учитывался мониторинг популяций за 5–20 лет, при этом в одной и той же популяции рассматривались однократные и 2–3(5)-кратные показатели численности, период исследований составил около 20 лет (1997–2020 гг.).

Единицей популяционных исследований считалась “условная особь” – надземный побег, или рамета. Для этого в качестве счетной единицы популяции на начальных этапах развития башмачка исследователями выбирается особь (ювенильные и имматурные группы семенного происхождения – генета), а затем – парциальный побег – рамета. В статьях и по тексту далее парциальный побег обозначается как аналог особи. Онтогенез и онтогенетические группы *C. calceolus* изучались в Московской [Денисова, Вахрамеева, 1978], Мурманской [Блинова, 2003], Тверской [Марков, Тихомирова, 2016], Архангельской [Пучнина, 1999; 2017] областях, в странах Балтии [Кульль, 1988; Kull, 1998], Приморском крае [Татаренко, 1996], республиках Татарстан и Башкортостан [Фардеева, 2002; Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010], в Прибайкалье [Быченко, 2002] и на Урале [Мамаев и др., 2004].

Для анализа состояния популяций *C. calceolus* в разных экорегионах использовались исследовательские работы как на ООПТ, так и на неохраемых участках:

1. Территории, расположенные в бореальном экотоне: Самарская [Ильина, 2018, 2019], Нижегородская [Урбанавичуте, 2018, 2019] области, республики Марий Эл [Попугаева, Османова, 2016, 2018], Башкортостан [Ишмуратова и др., 2003, 2019; Горичев, Мулдашев, 2006; Набиуллин, 2008; Суюндуков, 2011; Zheleznaaya, 2013; Железная, 2015, 2018; Кильдиярова, 2016; Барлыбаева и др., 2018], Татарстан [Фардеева и др., 2010, 2020; Фардеева, 2014], Мордовия [Kharugin et al., 2017], Чувашия [Налимова, 2010].

2. Сопредельные территории с бореальным экотонам на юго-востоке России: Горный

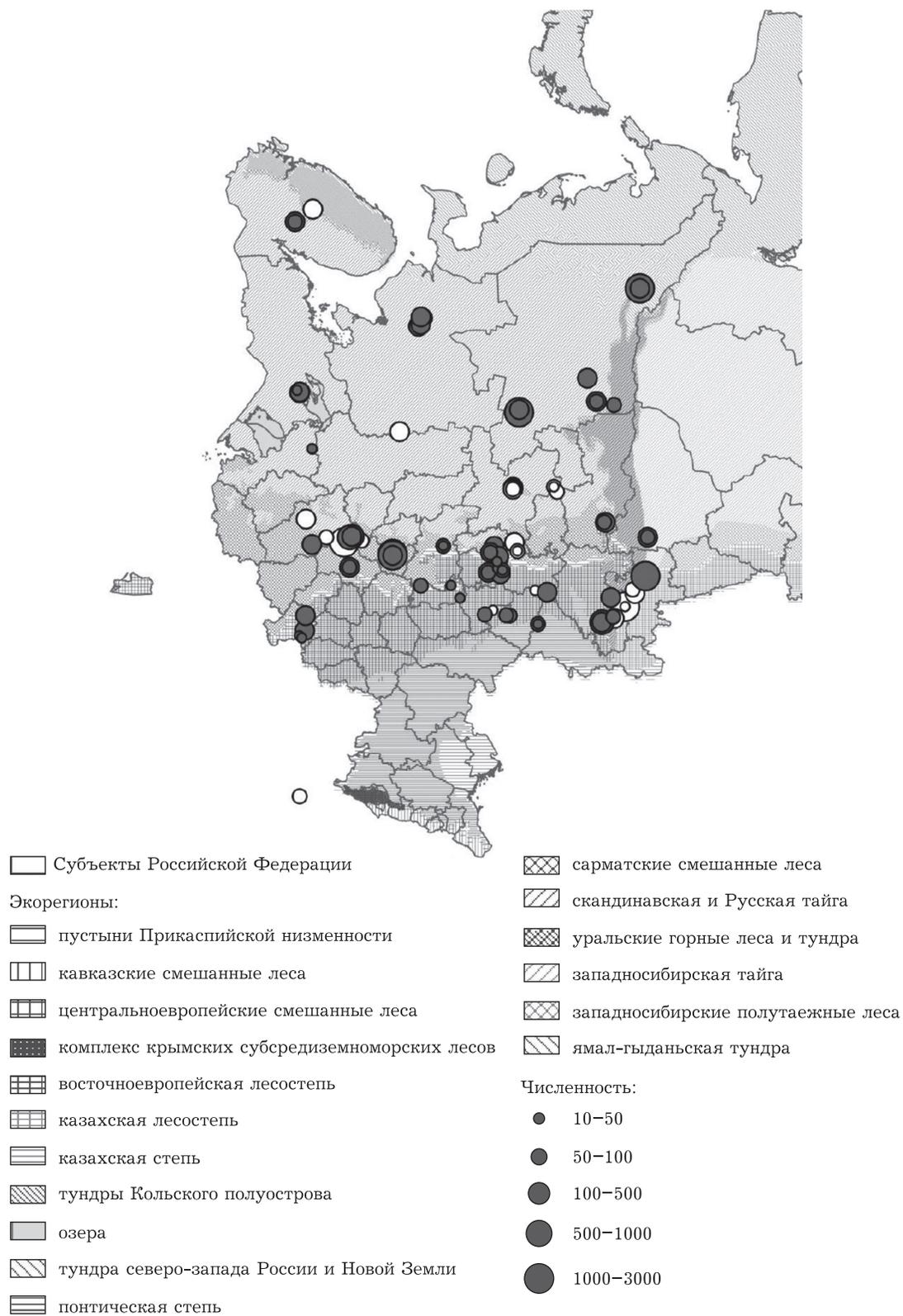


Рис. 1. Карта мест нахождения *C. calceolus*. Черный цвет пунсона соответствует охраняемым местообитаниям (ООПТ), белый цвет – неохраямемым. Размер пунсона отражает численность популяции. Штриховкой показаны экорегiónы [Olson et al., 2001; Dinerstein et al., 2017]

Южный Урал – Башкортостан [Жирнова, 1999], Оренбургская область – Южное Приуралье [Стецук, 2013] и из центральной части России – Ярославская [Маракаев, 2018], Владимирская [Аникина, Казакова, 2017; Железная, 2018], Брянская [Горнова и др., 2018], Тверская [Блинова, 2003; Пушай, 2006; Марков, Тихомирова, 2016], Московская [Вахрамеева и др., 1996, 1997; Железная, 2015, 2018], Кировская [Егорова, Сулейманова, 2019, 2021; Харина, 2019] области, а также Пермский край [Шибанова, 2016].

3. Территории в северной части ареала вида: Ленинградская [Доронина, Носкова, 2007], Вологодская [Киселева и др., 2019], Архангельская [Дровнина, Юровская, 2017; Пучнина, 2017] области, Тиман, Северный и Приполярный Урал – республики Коми [Тетерюк, 2003; Кириллова, 2010, 2015; Полетаева и др., 2014] и Карелия [Дьячкова и др., 1997; Марковская, 2004], Мурманская обл. [Блинова, 1995, 2003, 2008].

4. Для сравнительного анализа учитывались исследования из регионов, расположенных на востоке – на границе Европы и Азии: Свердловская обл. [Игошева, 2014], Челябинская обл. – Ильменский заповедник [Лесина, 2015], что относятся к экорегиону “West Siberian taiga”, и на южной границе ареала – в условиях Крымского полуострова [Фатерыга, 2019], которая относится к “Crimean Submediterranean forest complex”. Местобитания, в которых проходили исследования, представлены на карте экорегионов земного шара с учетом дифференциации их на территории ООПТ и неохраемые участки (см. рис. 1). Места нахождения *S. calceolus* классифицируются по типологии наземных экорегионов мира [Olson et al., 2001; Dinerstein et al., 2017], которые в целом соответствуют биогеографической характеристике местобитаний по зонам растительности, принятым в Российской Федерации.

Для настоящего исследования выработана следующая структура единой базы, куда включались личные и опубликованные материалы по популяционным исследованиям *S. calceolus*: 1) идентификатор ценопопуляции (ЦП), 2) год ее исследования, 3) авторы, 4) название местности отбора, 5) охранный статус местообитания, 6) координаты ЦП, 7) описание фитоценоза, 8) название фитоце-

ноза по доминантам, 9) доля особей возрастных состояний в процентах, 10) численность особей возрастных групп, 11) общая численность ЦП, 12) площадь ЦП, 13) список видов фитоценоза, 14) описание местообитания, 15) название источника, где опубликованы данные.

Популяции *S. calceolus* дифференцировали по численности: а) до 50 особей; б) до 100; в) до 500; г) до 1000; д) более 1000 (максимально до 3000–5000), что на карте распространения вида по экорегионам отображено размером пунсона (см. рис. 1).

На основе численности и онтогенетических спектров популяций *S. calceolus* определяли интегральные показатели демографической структуры – коэффициенты возрастности ( $\Delta$ ) [Ценопопуляции..., 1976] и эффективности ( $\omega$ ), коэффициент “дельта / омега” [Животовский, 2001], по которому выделяют пять типов нормальных популяций: молодая, переходная, зрелая, зреющая и старая. Типология онтогенетических спектров давалась на основе классификации “характерных” спектров Л. Б. Заугольной [1994].

Для оценки экологических условий местообитаний на основе видового состава фитоценозов применялись диапазонные шкалы Д. Н. Цыганова [1983]. Использовался метод пересечения большинства интервалов. Климат территории характеризовался рядом климатических факторов, взятых в виде сеточных моделей WorldClim пространственного размещения 30 угловых секунд [Fick, Hijmans, 2017], полученных из месячных данных о температуре и осадках усреднением за 30 лет (1970–2000). Для анализа связи численности и особенностей возрастных спектров *S. calceolus* с 40 климатическими переменными WorldClim использовали коэффициент корреляции Пирсона. Анализ выполнен в среде статистического программирования R [R Core Team, 2021].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Распространение и фитоценология

Популяции *S. calceolus* на территории европейской части России отмечаются в различных по типологии и составу лесных фитоценозах, редколесьях, иногда на участках, подвергающихся некогда естественным (оползни, пожары) и антропогенным (промышленные отвалы, вырубки, выпас) воздействиям, часто

находящихся в стадии лесовосстановления. Большинство авторов тип фитоценоза характеризуют по доминантно-детерминантной классификации с указанием растительной ассоциации.

В европейской части России значительное разнообразие растительных сообществ отмечено там, где произрастает *C. calceolus*. Вид чаще приурочен к хвойным и хвойно-лиственным лесам, что составляет 64 % от всех выявленных сообществ (рис. 2). В центральной части Европейской России (Тверская, Самарская, Брянская, Владимирская, Кировская области, республики Башкортостан, Татарстан, Марий Эл, Чувашия) вид преимущественно отмечается в сосняках вейниковых, орляковых, бруснично-зеленомошных, разнотравно-черничных, аконитово-вейниковых, костянично-ландышевых, ре-

же лазурниковых. Встречается в сложных сосняках с липой или березой костяничных, широколиственно-мшистых, грушанковых, ландышевых, разнотравных либо в сложных ельниках кислично-широколиственных, зеленомошно-травяных, что составляет 35 % фитоценозов. На южной границе ареала В. В. Фатерыга [2019] впервые отметил *C. calceolus* в сосново-буковом горном лесу на территории Крымского полуострова. Уникальным местообитанием является национальный парк “Бузулукский Бор” на севере Оренбургской области, которая относится к экорегиону “Pontic steppe”, где в экстраординарных условиях сохраняются сложные сосняки с березой и липой либо производные липняки.

Популяции *C. calceolus* отмечаются во влажных сосняках и ельниках зеленомош-

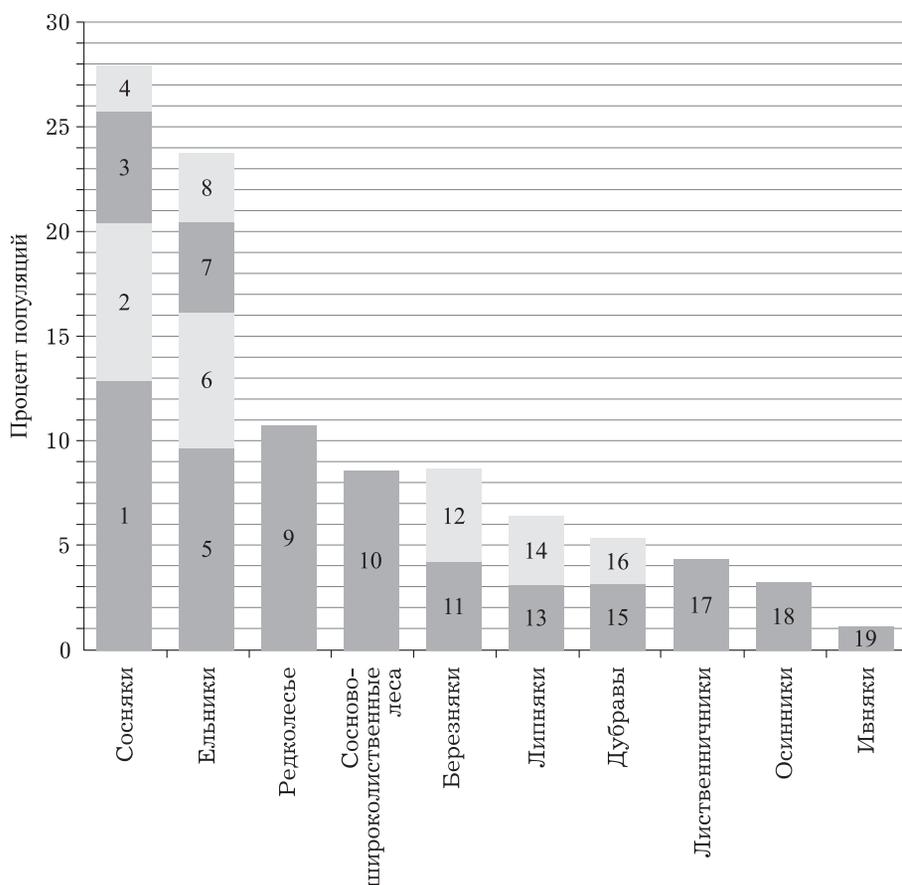


Рис. 2. Спектр растительных сообществ, занимаемых популяциями *C. calceolus* в Европейской России. Сообщества: 1 – сосняки сухие; 2 – сосняки зеленомошные; 3 – сосняки с елью травяные; 4 – сосняки сфагновые; 5 – ельники бореально-неморальные; 6 – ельники с березой мшистые; 7 – ельники с пихтой мохово-травяные; 8 – ельники заболоченные; 9 – редколесья, опушки, поляны, просеки; 10 – сосново-широколиственные леса; 11 – березняки разнотравные; 12 – березняки с елью и сосной мшистые; 13 – липняки с сосной; 14 – липняки широколиственные; 15 – дубравы с липой лазурниковые; 16 – дубравы с липой снытьевые; 17 – листоветничники кустарничково-мшистые; 18 – осинники травяные; 19 – ивняки разнотравные

ных, сфагновых, заболоченных, мертвопокровных в Нижегородской, Ярославской и Московской областях, а также на северо-западе и северо-востоке России (Ленинградская, Вологодская, Кировская, Свердловская области, Пермский край). На севере ареала распространения *C. calceolus* встречен в кустарничково-мшистых ельниках, сосняках с елью, пихтарниках с елью, лиственничниках либо по их редколесьям или окраинам болот – в Кировской, Архангельской, Вологодской, Мурманской областях и республиках Коми, Карелии, а также в азиатской части РФ в Ильменском заповеднике, что составляет около 29 % растительных сообществ.

Реже *C. calceolus* отмечается в лиственных лесах с сомкнутостью крон 70–80 %, что составляет 36 % фитоценозов. Вид встречается в осинниках неморальных с дубом, березняках с елью разнотравных, реже во влажных березняках с елью или ольхой, осинниках с елью (республики Мордовия, Марий Эл, Башкортостан, Коми, Брянская, Ярославская, Нижегородская, Ленинградская, Оренбургская области, Пермский край). На юго-востоке вид отдает предпочтение кленовникам, липнякам и дубово-липовым широколиственным лесам либо светлым дубравам остепненным или лазурниковым (Республика Татарстан, Самарская обл.). Снижение числа популяций и численности вида часто обусловлены низкой освещенностью участков и низкой конкурентоспособностью вида с неморальным широколиственным (см. рис. 2).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Cypripedium calceolus* в Европейской России

*Cypripedium calceolus* L. – первый вид, взятый под охрану в Швейцарии в 1878 г., занесен в Приложение II Конвенции СИТЕС, в Приложение I Бернской Конвенции и Приложение II к Директивам Европейского Союза о местах обитания. Внесен в Красную книгу РФ [2008] и в большую часть региональных красных книг России со статусом (VU) – уязвимый вид, в Красной книге РФ – категория и статус *C. calceolus* – 3 б, г – редкий вид [2008]. В России отмечается по всей лесной зоне европейской части России, Западной и Восточной Сибири, Якутии, на Даль-

нем Востоке и по южной границе – в подзоне лесостепи, где встречается в разнообразных экологических и фитоценологических условиях [Vakhrameeva et al., 2008; Орхидные России, 2014]. Анализ актуальных Красных книг регионов России показал, что *C. calceolus* включается чаще всех в списки редких видов и внесен в 79,7 % региональных Красных книг [Kharugin et al., 2020b].

*C. calceolus* – многолетнее короткокорневищное травянистое растение [Серебряков, 1964], геофит [Raunkiaer, 1934], теневыносливый бореально-неморальный вид, обладающий хорошей экологической толерантностью. Согласно экологическим шкалам (шк.) Элленберга [Ellenberg et al., 1991], *C. calceolus* встречается преимущественно на среднеувлажненных (5 шк.) и умеренно кислых до слабощелочных (5–7 шк.) почвах, не требователен к богатству почв (4 шк.), отмечаясь между полутенью и полусветом (6 шк.) [Vakhrameeva et al., 2008; Ишмуратова и др., 2019]. Иногда вид служит индикатором пород, содержащих известь, встречаясь на почвах с высоким содержанием кальция [Смолянинова, 1976], поэтому его часто называют “кальцефилом”. Известен также на слабокислых торфяно-болотных почвах Мурманской области [Блинова, 2003], в водно-болотных и гидрогенно-карбонатных ландшафтах Белорусского Полесья [Михальчук, 2015], по сфагновым соснякам и ельникам Московской области, подстилаемых Талдомской карбонатной мореной, где почва может быть слабокислой или нейтральной [Железная, 2017].

К особенностям демографической структуры популяций орхидных относится развитие проростков под землей, представленных протокормами [Rasmussen, 1986], и отсутствие или незначительное число сенильных особей [Vakhrameeva et al., 2008]. Как правило, в онтогенезе *C. calceolus* выделяют следующие онтогенетические группы: j – ювенильные, im – имматурные, к группе “виргинильных” относят собственно виргинильные растения (v) и взрослые вегетативные (vv), представляющие собой временно не цветущие генеративные растения; g – генеративные растения. Некоторые авторы дифференцируют генеративные побег на основе статистики: g1 – молодые, g2 – средневозрастные [Фардеева, 2002; Марков, Тихомирова, 2016; Попугаева, Османова,

2016; Ильина, 2018]. Большинство авторов [Орхидные России, 2014] предполагают, что орхидеи отмирают без перехода в сенильное состояние, потому не выделяют их вовсе.

Как отмечают многие исследователи, у корневищных орхидей преобладает правосторонний или центрированный тип спектра, средне- и слабодинамичный, с доминированием генеративных и взрослых вегетативных растений (v-g), реже встречается бимодальный тип спектра с высокой долей имматурных групп [Орхидные России, 2014]. И. В. Татаренко [1996], приводя базовый спектр башмачка настоящего для популяций на территории России, в среднем определяет следующее соотношение групп – 0 : 8 : 44 : 48 (j : im : v : g). Такое соотношение онтогенетических групп в возрастном спектре свидетельствует о доминировании вегетативного способа самоподдержания. По стратегии большинство видов орхидных относятся к пациентам. Однако *C. calceolus* проявляет черты К-стратегов – растений, имеющих длительный по времени онтогенез с накоплением значительной биомассы, чему способствует вегетативное разрастание корневища в генеративной стадии и формирование куртины из многочисленных (5–20) побегов, что способствует значительному возрасту куртин и долгому удержанию популяционного пространства.

На всем протяжении ареала, особенно в центральной части России, отмечается уменьшение числа местообитаний и некоторое снижение численности популяций, вызванные фрагментацией естественных природных комплексов и антропогенной освоенностью территории. Подобные закономерности, обусловленные фрагментацией либо изменением среды обитания (из-за нарушения стабилизации субстрата или затенения), либо безответственным сбором вида коллекционерами, отмечаются во многих странах Европы и Азии [Perazza, Decarli, 2020].

#### **Динамика численности *C. calceolus* в разных условиях природопользования по экорегионам**

Численность популяций *C. calceolus* на всей территории исследования колеблется от малочисленных небольших популяционных локусов в 5–40 особей на 5–10 м<sup>2</sup> до нескольких

тысяч на 10000 м<sup>2</sup> (см. рис. 1). На основе анализа 150 изученных популяций средняя численность составляет около 244 особей, а средняя площадь – около 600 м<sup>2</sup>. В Башкирском и Южно-Уральском государственных заповедниках численность в популяциях варьируется от 5 до 500 особей [Жирнова, 1999; Горичев, Мулдашев, 2006], в редких случаях на Южном Урале достигает 5000 на 1 га [Ишмуратова и др., 2019]. По результатам мониторинговых исследований численность особей в заповеднике “Шульган-Таш” [Железная, 1999; Кильдиярова, 2016] варьируется от 200 до 800 особей. В Московской области на территории ООПТ “Журавлиная Родина” численность составляет около 7 тыс. особей на площади 1840 м<sup>2</sup>, при этом на 30 м<sup>2</sup> может встречаться до 420 побегов [Железная, 2017]. На территории заказника “Сыктывкарский” в заболоченных сосняках численность *C. calceolus* достигает 1,5–2 тыс. особей на 3 га [Тетерюк, 2003]. В Пинежском заповеднике общая численность *C. calceolus* примерно в 30 популяционных локусах насчитывает более 2500 побегов [Пучнина, 2017]. В заповеднике “Кивач” (Республика Карелия) отмечено около 38 ценопопуляций *C. calceolus*, где численность варьируется от 48 до 200 шт., в целом численность на территории заповедника составляет около 3000 растений.

Часто увеличены численности вида отмечается на заброшенных карьерах, оползнях, промышленных и дорожных отвалах, на зарастающих лесом опушках, просеках, участках санитарных рубок, на определенных демулационно-дегрессивных стадиях фитоценозов и связывается со снижением конкуренции. Подобные крупные (до 3000 особей) ценопопуляции встречаются на всей территории заказника “Дюкинский” Владимирской области, где в молодых сосняках мшистых на стадии зарастания участков карьера плотность вида возрастает в 10 раз по сравнению с плотностью вида в старовозрастных сосняках 100–150 лет. Общая численность популяции башмачка достигает 600 000 [Экологическое обоснование..., 2013; Железная, 2018]. На Северном Урале – в Печоро-Ильчском заповеднике численность популяционных локусов изменяется в пределах от 100 до 1000 особей [Кириллова, 2015]. На Приполярном Урале увеличение численности отмечается

на участках заброшенных промышленных отвалов в редколесьях сосны, ивы или лиственницы [Полетаева и др., 2014]. Большие по численности популяции (до 3000) на юго-востоке Республики Башкортостан отмечаются на опушках, иногда подверженных периодическому выпасу [Ишмуратова и др., 2019].

Наибольшее число популяций *C. calceolus* изучалось на постоянных учетных площадках размером от 100 до 200 м<sup>2</sup> с численностью от 150 до 500 побегов. Малочисленные популяции преимущественно встречаются в условиях овражной эрозии почв или сильного затенения в лиственных лесах и мертвопокровных ельниках независимо от условий природопользования (см. рис. 1).

За последние 20 лет отмечается некоторый рост численности *C. calceolus* в популяциях на северной границе распространения в Мурманской [Blinova, Chmielewski, 2020] и Архангельской [Пучнина, 2017] областях. Напротив, в условиях лесостепного региона после катастрофической засухи 2010 г. численность *C. calceolus* снизилась в 2–3 раза в популяциях на открытых склонах, опушках в Среднем Поволжье [Фардеева, 2014], в смешанных лесах Московской области [Полякова и др., 2014]. В целом же для нормальных зрелых и зреющих популяций *C. calceolus* на всей территории в многолетних исследованиях отмечаются мелкомасштабные флюктуации численности, как правило, обусловленные погодичной динамикой климатических факторов.

#### **Связь возрастного спектра популяций *C. calceolus* с климатическими характеристиками**

Влияние климата может сказываться на различных характеристиках популяции, таких как численность, плотность, жизнённость, репродуктивные и демографические характеристики (процент плодоношения, урожайность, возрастной спектр) и, очевидно, будет зависеть от жизненной формы, стратегии и размножения вида. Согласно всемирным данным, начиная с середины 1970 г. отмечается увеличение приземных температур в Северном полушарии до 0,7 °C [Climate Change, 2007; Шанталинский, 2008] как в Европе, так и в областях с неоднородным атлантико-арктическим климатом – в Фенноскандинавии

[Førland et al., 2009; Blinova, Chmielewski, 2020]. Blinova и Chmielewski [2020] в условиях Фенноскандии отмечают увеличение численности популяций многих видов орхидей, в том числе и *C. calceolus*, и предполагают, что такой процесс обусловлен некоторым потеплением климата последних 20–30 лет. Подобные тренды с увеличением численности *C. calceolus* на севере России отмечены в Пинежском заповеднике, где за последние 20 лет она возросла почти в 2 раза [Пучнина, 2017]. Корреляционный анализ с климатическими факторами выявил положительную связь численности ( $r = 0,6$ ), особенно генеративных растений, с температурой августа предыдущего года. Начиная с 2003 г. наблюдается повышение температуры августа выше от среднемноголетних значений, что увеличивает период вегетации на севере на 2–3 недели [Пучнина, 2017]. Положительный тренд численности генеративных растений *C. calceolus* со среднемесячной температурой лета ( $r = 0,5–0,7$ ) отмечен в центральной части ареала на территории Среднего Поволжья [Фардеева, 2014].

В работе [Doak, Morris, 2010] подчеркивается необходимость многолетних наблюдений за всеми популяционными характеристиками для выявления процессов демографической компенсации, возникающих у видов на границе ареала при изменении климата. В экстремальных условиях на границе ареала может изменяться тип возрастной структуры, либо увеличиваться продолжительность онтогенеза вследствие ограничения размножения факторами среды [Rosbach, Poschlod, 2018; Санданов, Росбах, 2019].

Информативными для анализа закономерностей возрастной структуры популяций *C. calceolus* оказались почти все температурные факторы. В первой десятке климатических характеристик местообитания, с которыми наиболее связана возрастная структура популяций *C. calceolus*, как по числу связанных возрастных групп, так и по величине коэффициента корреляции выделяются максимальная температура (bio5), средняя температура теплого (bio10) и самого влажного (bio8) квартала, максимальные температуры с июня по сентябрь (tmax06, tmax07, tmax08, tmax09, tavg06, tavg07), индекс влажности Thornth0waite (thornthwai). Во втором десятке по зна-

чимости: PETseason – ежемесячная изменчивость потенциальной эвапотранспирации, PETwarmest – среднемесячная эвапотранспирация самого теплого квартала, moisture – влажность, therm\_ind – индекс термичности, основанный на сумме среднегодовых температур, prec08 – осадки августа, max и min температуры самого холодного месяца; max, min и средние температуры каждого месяца, mintwarm – минимальная температура самого теплого месяца; growing0 – сумма среднемесячной температуры со средней температурой >0 °С [Международный метеорологический словарь, 2012].

Численность генеративных особей и особенно зрелых генеративных (g2) положительно связана с перечисленными выше температурными показателями (рис. 3). Аналогичная зависимость наблюдается и по коэффициенту эффективности, так как чем больше в возрастном спектре генеративных растений (что характерно для зрелых и зреющих популя-

ций с центрированным (v-g) и правосторонним (g-g) спектрами), тем больше коэффициент эффективности. Положительная связь с температурой вегетационного сезона объясняет периодическое преобладание доли генеративных растений в центрированном спектре (v-g) *S. calceolus*. Вариабельность температуры по годам способствует увеличению доли генеративных групп в жаркие и иногда засушливые летние вегетационные периоды, что отмечается в работах [Кириллова и др., 2012; Фардеева, 2014; Пучнина, 2017].

В условиях континентальности на востоке и юго-востоке европейской части России воздействие климатических факторов, продолжительного жаркого лета с высокими средними температурами 30–35 °С и частым дефицитом осадков способствует появлению популяций с преобладанием генеративных групп в возрастном спектре. Экстремальные климатические условия на юго-восточной границе ареала приводят к снижению процессов про-

	j	im	v	g	g2	δ	ω		j	im	v	g	g2	δ	ω
bio05	-0,05	-0,45	-0,24	0,41	0,45	0,25	0,48	tmax04	-0,02	-0,35	-0,09	0,24	0,37	0,04	0,38
bio10	-0,08	-0,43	-0,15	0,34	0,49	0,13	0,49	tmax05	-0,07	-0,43	-0,14	0,33	0,42	0,11	0,46
bio08	-0,07	-0,48	-0,10	0,33	0,36	0,18	0,42	tmax06	-0,09	-0,44	-0,18	0,38	0,42	0,16	0,48
bio04	-0,08	-0,35	-0,24	0,39	0,23	0,36	0,31	tmax07	-0,05	-0,45	-0,24	0,41	0,45	0,25	0,48
thornthwai	-0,08	-0,37	-0,24	0,39	0,38	0,18	0,46	tmax08	-0,05	-0,41	-0,19	0,35	0,46	0,15	0,48
PETseason	-0,03	-0,42	-0,24	0,39	0,29	0,22	0,39	tmax09	-0,08	-0,39	-0,20	0,35	0,48	0,15	0,49
PETwarmest	-0,03	-0,39	-0,21	0,36	0,32	0,16	0,40	varp06	-0,03	-0,38	-0,10	0,26	0,41	0,04	0,42
therm_ind	-0,05	-0,40	-0,14	0,31	0,46	0,10	0,45	varp07	-0,01	-0,43	0,01	0,19	0,31	0,03	0,33
mintwarm	-0,05	-0,42	-0,09	0,28	0,48	0,09	0,45	varp08	0	-0,38	0	0,18	0,34	-0,02	0,35
growing0	-0,02	-0,36	-0,09	0,25	0,42	0,03	0,41	prec08	0,10	0,27	0,19	-0,31	-0,50	-0,17	-0,45
continent	-0,03	-0,34	-0,23	0,36	0,13	0,35	0,23	prec09	0,04	0,23	0,18	-0,25	-0,40	-0,15	-0,34
moisture	-0,06	-0,41	0,18	-0,35	-0,38	-0,17	-0,43	prec10	0,16	0,20	-0,01	-0,13	-0,41	-0,11	-0,31

Рис. 3. Связь демографических признаков с климатическими характеристиками местообитания. Пунсоны подсвечивают коэффициенты корреляции, статистически значимые при уровне значимости 0,001.

растания семян и протокормов, что компенсируется активацией вегетативного размножения и разрастанием куртины генеративных генет. Как отмечает И. В. Татаренко [2007], у взрослых особей *S. calceolus* отмечена малая локализация в корневых волосках симбиотрофных грибов (до 0,5 %), что способствует переходу взрослых растений *S. calceolus* к автотрофному типу питания и является важной адаптацией в условиях засушливых летних периодов. Однако протокормы, ювенильные и имматурные растения имеют значительную микоризную инфекцию, существенно зависят от симбиотрофных грибов и, соответственно, влажности субстрата, что объясняет увеличение их численности во влажные вегетационные годы.

К факторам, характеризующим осадки и влажность воздуха, относились: moisture – показатель относительной влажности и засушливости; thornthwai – индекс аридности Торнтейна и индекс степени дефицита воды; осадки самого теплого (bio18) и самого влажного (bio16) кварталов. Отмечено, что численность генеративных растений, как и коэффициент эффективности популяции, снижается с увеличением показателей количества осадков и влажности в вегетационный период (см. рис. 3). И, наоборот, выявлена положительная зависимость с индексом аридности – увеличивается численность генеративных групп *S. calceolus* и возрастных спектров с максимумом на генеративных особях. Показана достоверная отрицательная зависимость численности имматурных особей *S. calceolus* с индексом аридности Торнтейна, всеми температурными показателями и различными показателями потенциальной эвапотранспирации, представляющей суммарное испарение влаги из почвы и с поверхности растительности, которая оценивает влагообеспеченность субстрата в различные периоды (см. рис. 3). Напротив, отмечается достоверная положительная зависимость численности имматурных растений с большинством климатических характеристик влажности и количества осадков в вегетационный период, преимущественно с мая по август. Однако на севере (“Scandinavian and Russian taiga” – Архангельская обл., республики Карелия, Коми), северо-востоке (“Ural montane forests and tundra” – южный Урал) и северо-западе (“Sarmatic mixed forests” – Московская, Владимирская об-

ласти, Республика Марий Эл) высокая численность ювенильных и имматурных особей поддерживается не только климатическими, но и эколого-фитоценотическими особенностями биотопов.

#### **Вариабельность возрастных спектров *S. calceolus* в разных эколого-фитоценотических условиях экорегионов**

Для классификации популяций в соответствии с характерными спектрами онтогенетических групп *S. calceolus* применена трехступенчатая процедура. На первом этапе спектры всех популяций были разделены на три типа: j-im с преобладанием особей пре-генеративных состояний (совокупности особей j и im); v-v с преобладанием особей виргинильных (совокупности v); v-g с преобладанием особей генеративных состояний. На втором этапе из категории популяций v-g была выделена четвертая категория g-g с доминированием особей в генеративных состояниях, где их доля составила более 2/3 от всей популяции (более 67 %). На третьем этапе с помощью процедуры к-средних были уточнены выделенные характерные спектры, и популяции классифицировались по близости указанным спектрам. В таблице приведены средние процентные соотношения возрастных групп для четырех типов характерных спектров.

Центрированный тип спектра представлен двумя вариациями, в которых максимальное число особей либо генеративные (g), либо виргинильные группы (v+vv), и характерен для 65 % всех популяций. Во всех экорегионах европейской части России для большинства изученных популяций в условиях хвойных, хвойно-широколиственных, широколиственных, мелколиственных, хвойно-мелколиственных лесов и в редколесьях на почвах, часто подстилаемых карбонатными материнскими породами, мало- и среднеувлажненных, преимущественно отмечается центрированный тип возрастных спектров (v-v) и (v-g) с преобладанием виргинильных и генеративных растений. Как правило, это одни и те же популяции в разные годы. Два варианта центрированного спектра (v-v и v-g) определяются в многолетней динамике, обусловленной климатическими факторами в разные

Типы возрастных спектров *C. calceolus* и процентное соотношение онтогенетических групп

Обозначение типа спектра	Тип спектра	Число популяций	Онтогенетическое состояние				
			j	im	v	g	s
j-im	Бимодальный – преобладание имматурных и генеративных групп (im-g)	28	15	26	33	26	0
v-v	Центрированный – преобладание виргинильных и взрослых вегетативных групп (v-vv)	39	3	11	59	27	0
v-g	Центрированный – преобладание виргинильных и генеративных групп (v-g)	58	3	9	36	52	0
g-g	Правосторонний с сильным доминированием генеративных групп (g)	24	0	3	13	82	2

Примечание. Группы особей: j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные и взрослые вегетативные, g – генеративные и s – сенильные.

годы, поэтому по представленным картам их распределение в пространстве практически совпадает (рис. 4).

По многолетним флуктуациям численности вида отмечается, что доля виргинильных групп варьируется от 35 до 60 %, увеличивается в условиях снижения среднемесячных температур и роста среднемесячного количества осадков в период вегетации, что вызвано переходом части генеративных растений в состояние временного покоя – нецветения. Доля генеративных побегов колеблется в пределах 48–67 %, генеративные растения начинают преобладать в более теплые весенне-летние периоды. Доля ювенильных и имматурных растений в возрастном спектре незначительна (рис. 5). Как отмечает Т. Kull [1998, 1999], при изучении популяций вида в странах Балтии “клональные побеги куртины (раметы), видимо, ответственны за большую часть колебаний численности, тогда как число генет, воз-

никающих семенным путем, обычно довольно стабильно”.

Многолетние (за 10–20 лет) мелкомасштабные флуктуации численности в популяциях *C. calceolus* подтверждаются в разных экорегионах: на севере и северо-востоке “Scandinavian and Russian taiga” – Архангельская [Пучнина, 1999, 2017], Кировская [Егорова, Сулейманова, 2019] области, Республика Коми [Кириллова, 2015], на северо-западе “Sarmatic mixed forests” – Московская, Тверская, Владимирская области [Пушай, 2006; Марков, Тихомирова, 2016; Железная, 2017], в центральной части “Sarmatic mixed forests” и “East European forest steppe” – республики Татарстан [Фардеева, 2014] и Мордовия [Kharugin et al., 2017], на юго-востоке “East European forest steppe” [Кильдиярова, 2016; Кильдиярова, Ишмуратова, 2018] и “Ural montane forests and tundra” на Южном Урале Республики Башкортостана [Бар-

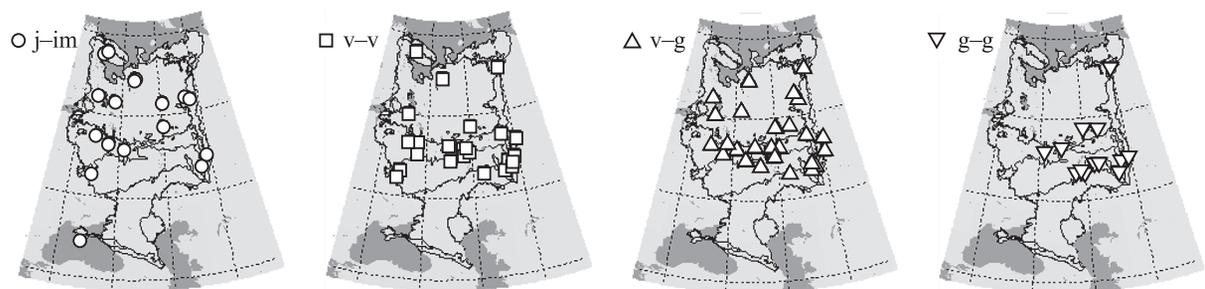


Рис. 4. Пространственное распределение популяций *C. calceolus*, классифицированных в соответствии с типами онтогенетических спектров (см. таблицу): бимодальный тип спектра с преобладанием ювенильных и имматурных групп (j-im), центрированный спектр с преобладанием виргинильных и взрослых вегетативных групп (v-v); центрированный спектр с преобладанием виргинильных и генеративных групп (v-g); правосторонний тип спектра с преобладанием генеративных групп (g-g)

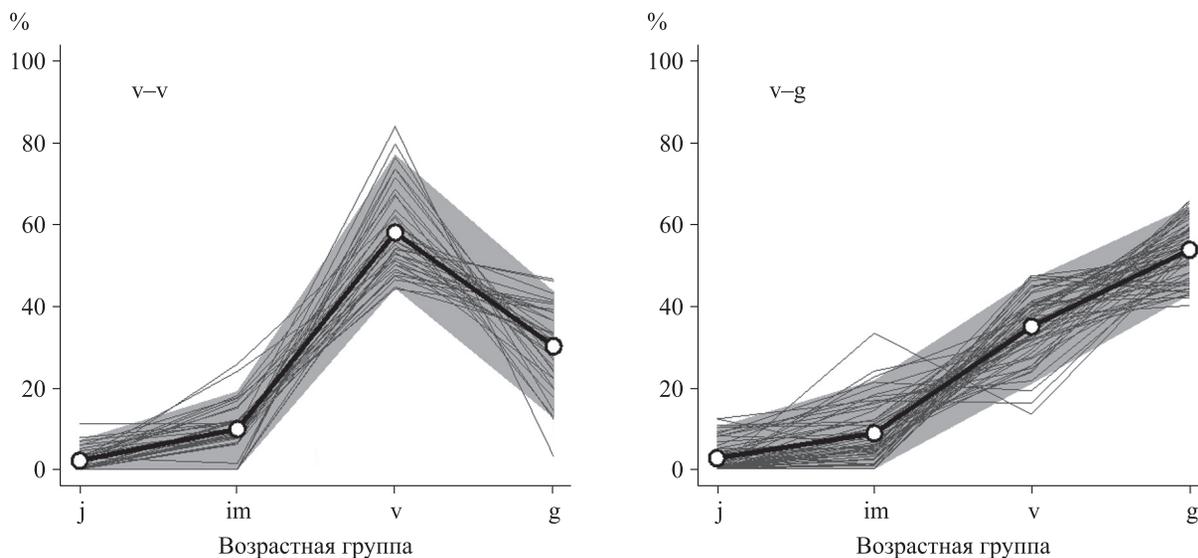


Рис. 5. Центрированный возрастной спектр в популяциях *C. calceolus*: центрированный спектр с преобладанием виргинильных и взрослых вегетативных групп (v-v); центрированный спектр с преобладанием виргинильных и генеративных групп (v-g). Заливкой показаны 5 и 95 % квантили. Тонкие линии – соотношение возрастных групп в каждой популяции. Утолщенная линия и белые кружки – характерный спектр как среднее по всем популяциям, отнесенных к этому типу

лыбаева и др., 2018; Ишмуратова и др., 2019]. Центрированный тип спектра также характерен для популяций, находящихся в Азии, – в Свердловской обл. [Игошева, 2014] и Челябинской обл., Ильменский заповедник [Лесина, 2015], которые относятся к экорегиону “West Siberian taiga”.

Такое динамическое равновесие популяции обусловлено рядом адаптаций *C. calceolus*: независимость взрослых растений от симбиотрофных грибов, периодический переход генеративных побегов в состояние временного покоя – нецветения, накопление питательных веществ в корневище, разрастание куртины, ее омоложение за счет новых виргинильных побегов в более влажные годы, периодическая активизация семенного размножения, в том числе за счет временного покоя генеративных растений и повышения их жизнеспособности и плодовитости на следующие годы, длительность существования куртины до 30–100 лет, что способствует поддержанию популяции в пространстве и времени.

Редко в центральной части Европейской России в течение многолетнего периода встречается постоянный спектр с максимумом на виргинильных группах (v-v) в условиях сильного затенения. Например, в “Sarmatic mixed forests” такой спектр отмечается

в популяциях *C. calceolus* по мертвопокровным и зеленомошным ельникам в Московской обл. [Полякова и др., 2014; Железная, 2015], влажным осинникам и ельникам неморальным в Брянской обл. [Горнова и др., 2018], осинникам широколиственным в Мордовии [Kharugin et al., 2017], влажным липнякам с дубом и елью неморальным в Чувашии [Налимова, 2010], ельникам с липой бореально-неморальным на севере Татарстана [Фардеева и др., 2020]. Г. А. Полякова [2014] отмечает, что после вырубки подростка клена в ельнике доля цветущих генеративных растений увеличивается в 1,5–2 раза. В условиях атлантико-арктического климата Мурманской обл. такой спектр также может быть постоянным для некоторых популяций *C. calceolus*, что обусловлено больше климатическими факторами, формирующими короткий и часто холодный вегетационный период.

Центрированный возрастной спектр наиболее устойчивый, что поддерживает стабильное состояние популяций и отражает черты К-стратегии *C. calceolus*, способного использовать как вегетативное, так и семенное размножение и, как правило, характерен для “кальцефильного” экотипа, выживающего в условиях переменной увлажненности и недостатка влаги в почве. В течение многолетнего

периода доля ювенильных и имматурных групп варьируется в пределах 10–20 %, появляющихся в результате семенного размножения, однако колебания численности ювенильных групп значительны, что, по-видимому, обусловлено их низкой выживаемостью. Современный базовый центрированный спектр популяции *C. calceolus* в Европейской России – 3 : 10 : 47 : 40 (j : im : v : g), несколько отличается от базового спектра *C. calceolus*, данного в 1996 г.

Правосторонний тип возрастного спектра *C. calceolus* отмечается в популяциях, приуроченных к районам с континентальным и умеренно-континентальным климатом на юго-востоке Европейской России в условиях лесостепной и степной зон, где количество осадков в летний период незначительно и периодически возникают засухи. Данные популяции встречаются на территории “East European forest steppe” (Московская и Самарская области, республики Татарстан и Башкортостан) и “Kazakh forest steppe (Южный Урал, Башкортостан), единично “Pontic steppe” (Оренбургская обл.). Единично отмечен подобный спектр в хвойно-широколиственных лесах – “Sarmatic mixed forests” во Владимирской, Нижегородской областях и Татарстане. Можно предположить, что это один из вариантов центрированного спектра, осо-

бенно если при многолетней динамике численности часто отмечается варьирование доли виргинильных и генеративных побегов. Однако встречаются популяции, для которых правосторонний возрастной спектр отмечен в течение 5–20 лет. Доля генеративных особей в подобных популяциях *C. calceolus* никогда не бывает ниже 68 %, в среднем 80 %, численность ювенильных и имматурных групп семенного происхождения низкая, их доля варьируется от 0 до 5 % (рис. 6).

В таких популяциях семенное размножение снижено, и популяция поддерживается преимущественно вегетативным способом за счет формирования и разрастания клонов. Подобные популяции приурочены преимущественно к нагорным ксерофитным разнотравным дубравам и нагорным соснякам Среднего Поволжья. На Жигулевских горах коренного берега р. Волги (53°24'58" с. ш., 49°56'40" в. д.), в дубравах Жигулевского заповедника, национального парка “Самарская Лука”, на меловых террасах в кленовниках, в горных сосняках ООПТ “Рачейская тайга” в течение 10 лет (2010–2020 гг.) отмечаются только правосторонние спектры в популяциях *C. calceolus* [Ильина, 2019]. При общей численности 50–110 особей доля генеративных варьируется от 90 до 98 %, крайне редко появляются имматурные особи – 1–2 эк-

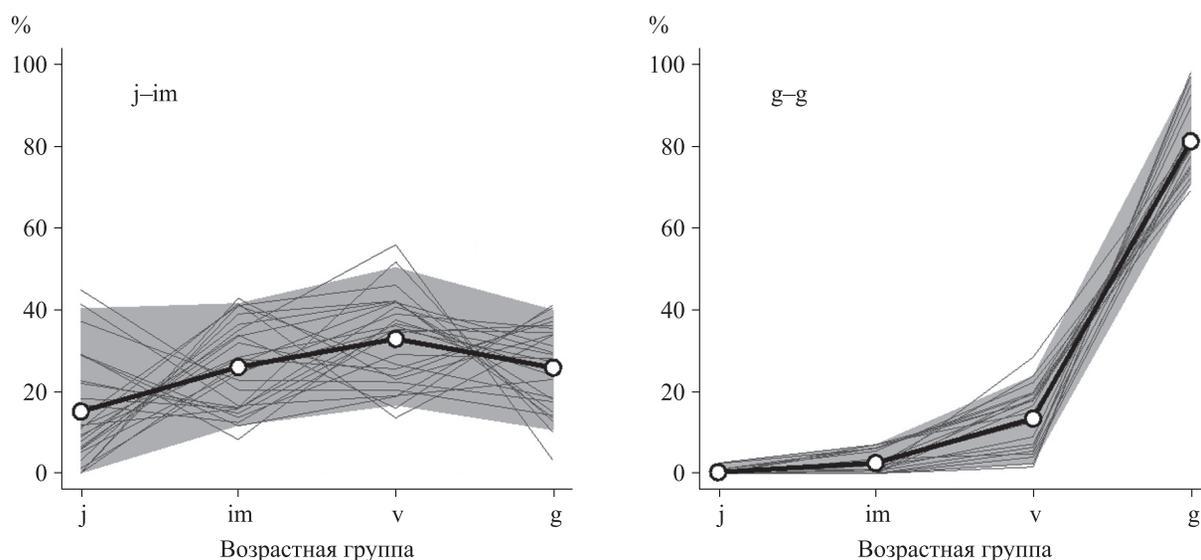


Рис. 6. Возрастные спектры в популяциях *C. calceolus*: бимодальный спектр с преобладанием ювенильных и имматурных возрастных групп (j-im); правосторонний спектр с доминированием генеративных групп (g-g). Заливкой показаны 5 и 95 % квантили. Тонкие линии – соотношение возрастных групп в каждой популяции. Утолщенная линия и белые кружки – характерный спектр как среднее по всем популяциям, отнесенным к этим типам

земляра, ювенильные не отмечаются вовсе. По известняковым склонам правобережья р. Волги в Татарстане иногда отмечаются популяции с постоянным правосторонним спектром. Часто местонахождения популяций находятся на оползнево-осыпных склонах, где в условиях снижения конкуренции *C. calceolus* разрастается до 300–500 особей на 200–400 м<sup>2</sup> по редколесьям [Фардеева, 2014], но численность ювенильных и имматурных изменяется в пределах 2–5 %. Подобные популяции отмечаются на Южном Урале, в заповеднике “Шульган-Таш”, по западным склонам каньона Каповых пещер в светлых разреженных березняках с сосной [Кильдиярова, Ишмуратова, 2018], а также в условиях выпаса в сосново-лиственных разнотравных редколесьях на юго-востоке Башкортостана в экорегионе “Kazakh forest steppe” [Ишмуратова и др., 2019]. На наш взгляд, этот спектр обусловлен как климатическими факторами, формирующими определенный видовой состав фитоценозов в условиях недостаточного увлажнения, так и абиотическими – малопродуктивные щебенистые сухие почвы, оползневые склоны либо выпас.

Редко правосторонний спектр *C. calceolus* отмечается и в условиях “Scandinavian and Russian taiga”, в подзоне средней тайги. Например, выявляется в условиях ельников разнотравных на южных крутых склонах в долине р. Вятки на территории Кировской обл. [Егорова, Сулейманова, 2019, 2021]. Такой же спектр встречается в популяциях по крутым известняковым склонам южных экспозиций в условиях Приполярного Урала (национальный парк “Югыд ва”). Важными на северной границе распространения вида становятся хорошо прогреваемые местообитания, так как в условиях весенних и редко летних заморозков на равнинных участках погибает значительная часть цветов и плодов *C. calceolus* и снижается плодообразование [Кириллова и др., 2012]. Усредненные возрастные спектры правостороннего и бимодального типов показаны на рис. 6.

Высокая гибель у наземных орхидей связана с семенной, протокормальной и ювенильными стадиями жизни [Romano et al., 2020; Gargiulo et al., 2021]. Однако для популяций *C. calceolus* характерен также и постоянный бимодальный спектр с большой долей юве-

нильных и имматурных групп. Бимодальный тип спектра (j-im) в популяциях *C. calceolus* (см. рис. 6) иногда появляется после ряда влажных периодов или в условиях пирогенных сукцессий в популяциях с центрированным спектром. В этом случае вспышка численности увеличивает долю ювенильных групп до 25–50 %, из которых не все переходят в имматурное состояние, поэтому спектр опять становится центрированным.

Бимодальный спектр является постоянным в местообитаниях влажных субстратов, где часто снижена конкуренция с другими видами трав в сфагновых сосняках Южного Урала [Ишмуратова и др., 2003], в заболоченных пойменных сосняках с березой на территории Республики Коми [Тетерюк, 2003], в заболоченных сфагновых березняках Карелии [Дьячкова и др., 1997], в сфагновых сосняках и ельниках Московской обл. [Железная, 2015, 2017]. Бимодальный спектр в зеленомошных сосняках с елью во Владимирской обл., по-видимому, обусловлен зарастанием заброшенной части известнякового карьера, где снижена конкуренция, что отражает г-стратегию орхидных, которая проявляется в условиях определенных стадий восстановления фитоценозов [Железная, 2017].

В бимодальном спектре постоянно отмечается значительное число ювенильных и имматурных растений, их доля увеличивается до 40–48 %. Такой возрастной спектр преимущественно встречается в западных районах европейской части России и характерен для “полесского” [Бакин, Фардеева, 2012] экотипа *C. calceolus*.

Бимодальный спектр популяций *C. calceolus* отмечается также по известняковым и гипсовым склонам долин рек и карстовых логов на севере в Архангельской обл., где субстраты явно испытывают недостаток влаги и имеют слабощелочную среду [Пучнина, 1999; Наквасина и др., 2015], что подтверждается почвенными исследованиями. На таких же известняковых склонах Тимана и Северного Урала в Республике Коми часто встречаются популяции с постоянным бимодальным спектром. Как отмечают авторы, по-видимому, основная причина появления в популяциях молодых возрастных групп – благоприятные условия для прорастания семян (и протокормов) в условиях

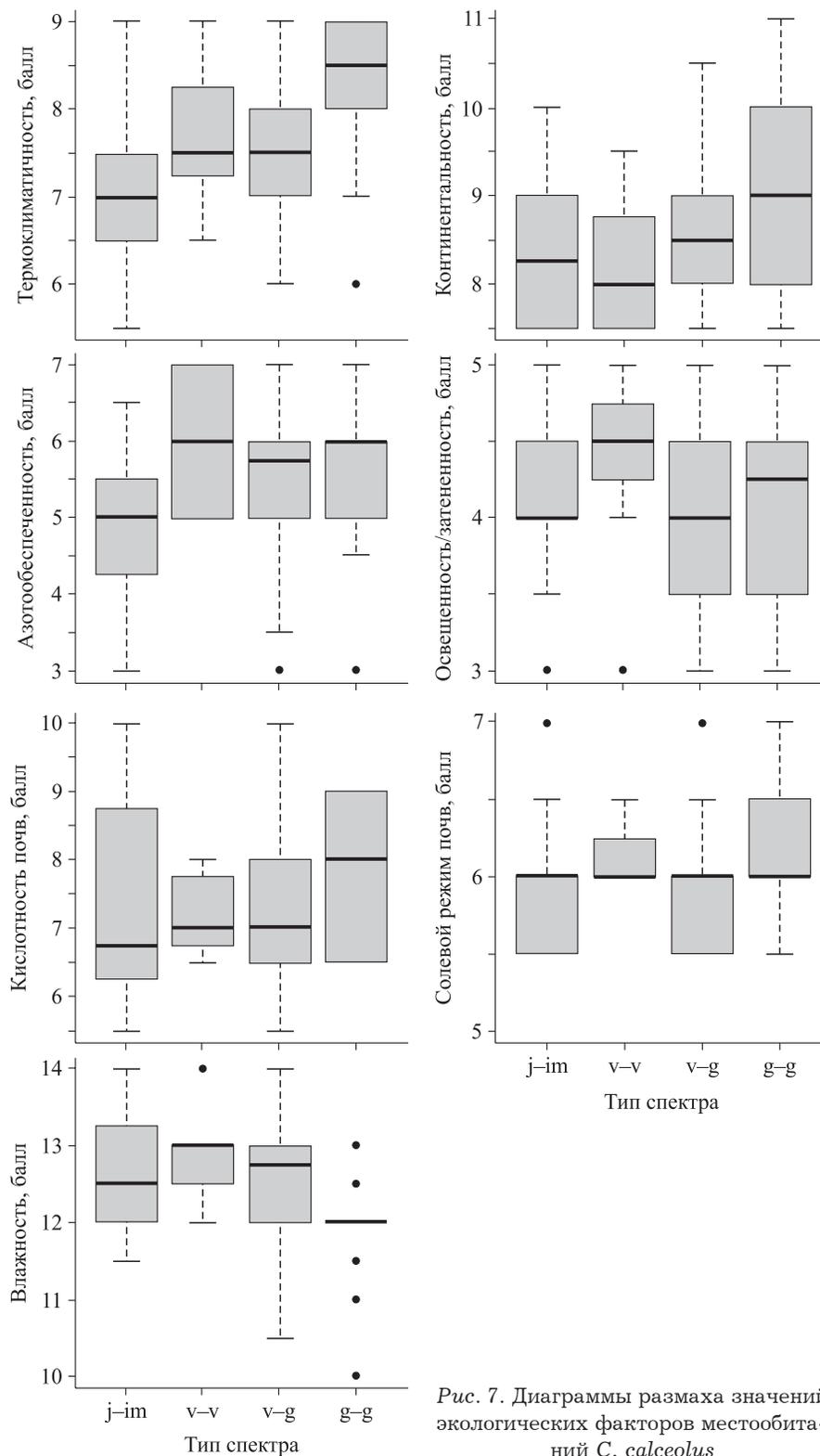


Рис. 7. Диаграммы размаха значений экологических факторов местообитаний *S. calceolus*

слабой сомкнутости травяно-кустарничкового яруса склоновых ценозов и снижения конкуренции. На участках южных и западных склонов на севере в зоне тайги – “Scandinavian

and Russian taiga” (Республика Коми, Архангельская обл.) важным для активизации семенного размножения вида является не только отсутствие конкурентов, но и до-

статочная прогреваемость участков, способствующая хорошему плодообразованию, а также плотная моховая подстилка, всегда удерживающая влагу (в покрытие до 50 %) [Кириллова и др., 2012]. Такие условия способствуют активизации семенного размножения.

Определенный “полесский” экотип вида как адаптация возникает в довольно специфических абиотических условиях влажного биотопа на достаточно легких и иногда слабокислых почвах, что подтверждается участием сфагнома в моховом покрове фитоценозов Московской, Владимирской областей, республик Башкортостан, Карелия и Марий Эл. В целом же на активизацию семенного размножения воздействуют и климатические факторы – повышенная влажность, достаточное количество осадков. Более мягкий климат западных районов европейской части России обусловлен лучшим проникновением атлантических ветров.

Условия местообитаний были определены с помощью видового состава фитоценозов и экологических шкал Д. Н. Цыганова [1983] (рис. 7): термоклиматичность, континентальность, азотообеспеченность, освещенность, кислотность почв, солевой режим почв, влажность. Местообитания *S. calceolus* встречаются в диапазоне условий: по континентальности – от субматерикового до материкового климата; по характеру освещенности – от полуоткрытых пространств до светлых лесов; по типу кислотности почв – от слабокислых до нейтральных; по солевому режиму – от небогатых до довольно богатых почв.

Для сравнения типов возрастных спектров по условиям среды местообитаний популяций *S. calceolus* проведены тесты Тьюки (действительность значимых различий, Tukey HSD test). Информативными являются показатели термоклиматичности, влажности и азотообеспеченности. Термоклиматичность, отражающая поступление солнечной радиации, достоверно больше (40–50 ккал/см·см·год) отмечается в местообитаниях на юго-востоке, где преобладают популяции с правосторонним возрастным спектром.

Значимое различие наблюдается между средней термоклиматичностью местообитаний в популяциях спектров g-g и j-im (p-value < 0,01). В этих же местообитаниях влажность почвы достоверно ниже по сравнению с другими участками – значимое различие наблю-

дается между средней влажностью почвы местообитаний в популяциях спектров g-g и v-g (уровень значимости p-value < 0,05, но близок к пороговому p-value = 0,049). Значимое различие наблюдается между средней азотообеспеченностью местообитаний в популяциях спектров v-g и j-im (p-value < 0,01), азотообеспеченность почв достоверно ниже на участках, где отмечаются популяции с бимодальным спектром, часто встречающихся на бедных почвах заболоченных сфагновых лесов.

В целом анализ на основе экологических шкал подтверждает достоверную зависимость разных типов базовых спектров популяций *S. calceolus* от определенных эколого-фитоценологических и климатических факторов (см. рис. 7).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метапопуляция *S. calceolus* на обширной территории Европейской России устойчивая и полночленная. Субпопуляции *S. calceolus* произрастают в разнообразных экологических, фитоценологических и почвенных зональных условиях. Два типа возрастных спектров (центрированный и бимодальный) отражают основные адаптации вида не только к разным эколого-фитоценологическим условиям, но и метеорологическим характеристикам климата, формирующего климатические системы мягкого умеренного климата на западе и умеренно континентального – на северо- и юго-востоке Европейской России, что подтверждается корреляционным анализом. В сочетании климатических, абиотических и фитоценологических условий, обеспечивающих достаточную влажность местообитаний и/или отсутствие конкурентов в травяно-кустарничковом ярусе на определенных стадиях сукцессии фитоценозов, в популяциях *S. calceolus* преобладает бимодальный спектр. С увеличением континентальности и термоклиматичности на юго-восточной границе распространения вида как приспособление к засушливым периодам возникают популяции с выраженным правосторонним спектром, где основным механизмом поддержания численности является вегетативное разрастание генеративной генеты – крупных куртин, удерживающих популяционное пространство.

Если считать правосторонний спектр крайним проявлением центрированного в услови-

ях увеличения континентальности климата, то усредненный базовый центрированный спектр будет выглядеть так: 3 : 8 : 36 : 53 (j : im : v : g). От предложенного спектра И. В. Татаренко [1996] для популяции *C. calceolus* в прошлом столетии он отличается по двум позициям. В современном центрированном спектре увеличивается доля ювенильных растений от 0 до 3 % и генеративных – от 48 до 53 %. На наш взгляд, такое отличие возрастных спектров вида вызвано некоторым потеплением климата, особенно ощутимое на северной границе распространения, где периодически благоприятные теплые периоды в XXI в. способствовали увеличению вегетационного периода, иногда на 2–3 недели. Опасение вызывает постоянный правосторонний спектр на юго-востоке Среднего Поволжья, определяемый в популяциях после катастрофической засухи 2010 года, приведшей также и к сокращению численности. Связь численности разных возрастных групп *C. calceolus* с климатическими факторами достоверная, но средняя, что обусловлено разнообразием возрастных спектров и климатических показателей на обширной территории европейской части России. Тесная связь динамики численности определенной популяции *C. calceolus* лучше проявляется с региональными климатическими факторами.

Тем не менее на северной границе распространения, например в Мурманской обл., снижаются репродуктивная активность и процент плодообразования, а на юго-восточной – при большой доле генеративных растений снижается прорастание семян. В обоих случаях демографической компенсацией популяции является активизация вегетативного размножения и периодический переход особей в состояние временного покоя, что отражается в возрастном спектре метапопуляции. Вследствие этого коэффициенты возрастности и эффективности в многолетней динамике нормальных популяций также варьируются, отражая то омоложение популяции, то ее некоторое старение при отсутствии или снижении доли ювенильных и иматурных групп. В динамике метапопуляция балансирует по коэффициенту “дельта – омега” в категории “молодая – зрелая”. Однако именно генеративные растения, достигающие полной структуры жизненной формы *C. calceolus*, образующие крупные куртины-клоны, способны удерживать и эф-

фективно использовать пространство с природными ресурсами длительное время.

Обобщая довольно разрозненные сведения о численности и онтогенетической структуре популяций *C. calceolus* в разных частях ареала, разных экорегионах и фитоценозах, можно сказать, что вид имеет относительно широкие адаптационные способности. В экстремальных и недостаточно благоприятных экологических условиях *C. calceolus* размножается преимущественно вегетативным путем и может длительно существовать на низком уровне жизнеспособности, часто в состоянии вторичного покоя (нецветения).

Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030), при поддержке Программы стратегического академического лидерства РУДН, исследование А. А. Хапугина проведено при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ, проект FEWZ-2020-0009.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аникина И. О., Казакова М. В. Мониторинг состояния *Cypripedium calceolus* L. в бассейне Оки / Географические и геоэкологические исследования в решении региональных экологических проблем: материалы Всероссий. науч.-практ. конф. Рязань: Рязан. гос. ун-т, 2017. С. 116–119.
- Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
- Бакин О. В., Фардеева М. Б. К вопросу о “кальцефильности” наших орхидей и некоторых других растений // Ботан. заметки. 2012. № 3. С. 12–17.
- Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Горичев Ю. П., Ишмурзина М. Г. Оценка состояния популяций редких и исчезающих видов растений на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника и рекомендации по их сохранению // Вестн. Перм. ун-та. 2018. Вып. 1. С. 62–69.
- Блинова И. В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 6. С. 36–47.
- Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. № 1. С. 28–35.
- Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства Orchidaceae Мурманской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.
- Быченко Т. М. Методика изучения ценопопуляций редких и исчезающих видов растений Прибайкалья. Иркутск: Изд-во ИППУ, 2002. 91 с.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. Н., Боголюбова Т. Н. Динамика численности популяций некоторых редких

- видов растений в нарушенных и ненарушенных местообитаниях // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: тез. докл. V Науч. конф. памяти проф. А. А. Уранова. Кострома, 1996. С. 3–5.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. Н., Татаренко И. В., Загудский М. Н., Литвинская С. А., Блинова И. В. Виды евроазиатских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 4. С. 35–43.
- Горичев Ю. П., Мулдашев А. А. Сосудистые растения Красной книги РФ в Южно-Уральском заповеднике // Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та: материалы Всерос. науч. конф. “Ботанические исследования в Поволжье и на Урале”. Вып. 5. Саратов, 2006. С. 273–276.
- Горнова М. В., Евстигнеев О. И., Горов А. В., Ручинская Е. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Брянской области // Бюл. Брянск. отд-ния РБО. 2018. № 4 (16). С. 19–29.
- Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венера башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области / под ред. Т. А. Работнова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. Вып. 4. С. 50–58.
- Доронина А. Ю., Носкова М. Г. Новые местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в резерватах природного парка “Вепский лес” (Ленинградская обл.) // Вестн. СПб. ун-та. 2007. Сер. 3, вып. 1. С. 49–55.
- Дровнина С. И., Юровская Л. И. Особенности ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на севере озера Коломенское в Каргопольском секторе Кенозерского Национального парка // Мордовский заповедник. 2017. № 13. С. 16–18.
- Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б. Распространение и состояние *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в заповеднике “Кивач” (Карелия) // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 2. С. 90–96.
- Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Оценка состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 47. С. 40–58.
- Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Особенности изменчивости морфологических структур *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) и их биотопическая обусловленность в лесных экосистемах южной тайги (Россия) // Nat. Conservat. Res. Заповед. наука. 2021. Т. 6 (1). С. 28–41.
- Железная Е. Л. Популяционная динамика некоторых видов орхидных проектируемого природного парка “Журавлиная Родина” (Московская область) // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Междунар. науч.-практ. конф.: Минск, 2015. С. 69–73.
- Железная Е. Л. Мозаично-циклическая организация экосистем и популяционная стратегия наземных орхидных // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сб. науч. тр. Всерос. науч.-практ. конф. Москва, 23–24 ноября 2017 г. М., 2017. С. 47–51.
- Железная Е. Л. Факторы, влияющие на динамику популяций орхидных // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II Междунар. конф. (К 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). М., 2018. Т. 1. С. 212–216.
- Животовский Л. А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жирнова Т. В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сб. науч. тр. Вып. 1. Миасс, 1999. С. 141–160.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: науч. докл. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 90 с.
- Игошева Н. И. К характеристике сосудистых растений, произрастающих на территории Свердловской области // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Самара: Изд-во Самарск. науч. центра РАН, 2014. Т. 16, № 1(3). С. 749–751.
- Ильина В. Н. Онтогенетическая структура ценоотических популяций некоторых редких представителей сем. Orchidaceae в условиях антропогенного пресса (Самарская обл.) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 4 (1). С. 34–39.
- Ильина В. Н. Особенности структуры ценоотических популяций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Самарской области // Междунар. науч.-исслед. журн. 2019. № 1 (79). Ч. 1. С. 124–127.
- Ишмуратова М. М., Набиуллин М. И., Суяндукоев И. В., Ишбирдин А. Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: ГИЛЕМ, 2010. 175 с.
- Ишмуратова М. М., Суяндукоев И. В., Ишбирдина А. Р., Барлыбаева М. Ш., Набиуллин М. И., Кривошеева М. М. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценоотические и популяционные характеристики, антропоотолерантность, антэкология // Вестн. Перм. ун-та. 2019. Вып. 3. С. 240–257.
- Ишмуратова М. М., Суяндукоев И. В., Жирнова Т. В., Набиуллин М. И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 2. С. 18–37.
- Кильдиярова Г. Н. Эколого-фитоценоотические особенности и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в каньоне Каповой пещеры заповедника “Шульган-Таш” // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: сб. науч. тр. Уфа: Информреклама, 2016. Вып. 5. С. 93–98.
- Кильдиярова Г. Н., Ишмуратова М. М. Мониторинг популяций редких видов орхидных государственного заповедника “Шульган-Таш” (Республика Башкортостан) // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II Междунар. конф. (К 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). М., 2018. Т. 2. С. 28–31.
- Кириллова И. А. Орхидные Приполярного Урала: особенности биологии и структура ценопопуляций // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2015. Вып. 1 (21). С. 48–54.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) на Европейском северо-востоке России // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516–1532.
- Киселева Н. А., Жукова Н. Н., Левашова А. Н. Оценка состояния ценопопуляций Венерина башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) в поселке Печма Верховажского р-на Вологодской области // Геоэкологические проблемы Европейского Севера и Арктики: материалы межрегион. молод. науч.-исслед. конф. / под ред. Н. К. Максумовой. 2019. С. 32–38.

- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / Р. В. Камелин и др. (ред.). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Куль Г. Количественные закономерности динамики популяций башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* L. // Экология популяций. М., 1988. С. 233–236.
- Лесина С. А. Мониторинг видов из семейства Орхидные в Ильменском заповеднике (Южный Урал) // Редкие и исчезающие виды животных и растений Республики Башкортостан: материалы науч.-практ. конф. Уфа, 2015. С. 14–22.
- Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала (Систематика, биология, охрана). Екатеринбург, 2004. 122 с.
- Маракаев О. А. Орхидные (Orchidaceae Juss.) национального парка “Плещеево озеро” (Ярославская область) // Охрана и культивирование орхидей: материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. Нижний Новгород, 2018. С. 64–65.
- Марков М. В., Тихомирова Е. Д. Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. География и геоэкология. 2016. № 2. С. 176–192.
- Марковская Н. В. Эколого-биологическая характеристика орхидных Заонежья (Средняя Карелия): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 26 с.
- Международный метеорологический словарь (Электронный ресурс): Всемирная Метеорологическая Организация. Электрон. ресурс. ВМО. № 385, 2012. <http://ipk.meteor.ru/images/stories/literatura/wmo/385.pdf>
- Михальчук Н. В. Орхидные пояса Полесья // Охрана и культивирование орхидей. Материалы X международной науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 166–171.
- Набиуллин М. И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства Orchidaceae на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2008. 16 с.
- Наквасина Е. Н., Пучнина Л. В., Васильев А. В. Почвенная приуроченность произрастания редких видов растений в Пинежском государственном заповеднике // Вестн. МГУ. 2015. Т. 19, № 2. С. 21–27.
- Налимова Л. В. Особенности популяций орхидных растений на территории природного заказника “Водолеевский” в Чувашии // Науч. тр. Гос. природ. заповедника “Присурский”. Чебоксары, 2010. Т. 24. С. 109–110.
- Орхидные России (биология, экология и охрана) / М. Г. Вахрамеева, Т. И. Варлыгина, И. В. Татаренко. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Полетаева И. И., Дегтева С. В., Кириллова И. А. Характеристика ценопопуляций некоторых редких растений на отвалах месторождения россыпного золота (Приполярный Урал) // Раст. ресурсы. 2014. Т. 50, вып. 1. С. 53–66.
- Полякова Г. А., Меланхолин П. Н., Швецов А. Н. Динамика численности популяций некоторых видов семейства Orchidaceae в Москве и Московской области // Бюл. Гл. Бот. сада. 2014. № 1. С. 43–51.
- Попугаева Т. А., Османова Г. О. Онтогенетическая структура ценопопуляций башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях деревни Коркатово // Альманах мировой науки. 2016. № 2-1. С. 23–24.
- Попугаева Т. А., Османова Г. О. Динамика структуры ценопопуляций некоторых видов орхидных в Морковском районе // Соврем. пробл. медицины и естеств. наук. 2018. Вып. 7. С. 464–468.
- Прохоров В. Е., Фардеева М. Б. Пространственное моделирование потенциальных местообитаний *Cypripedium calceolus* L. на территории Республики Татарстан // Вестн. Тверск. гос. ун-та. 2007. № 8 (36). С. 89–92.
- Пучнина Л. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера европейской части России // Ботан. журн. 1999. Т. 84 (9). С. 51–81.
- Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nat. Conserv. Res. Заповед. наука. 2017. Т. 2. С. 125–150.
- Пушай Е. С. Биология, экология и распространение видов сем. Orchidaceae Juss. в Тверской области в связи с вопросами их охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 18 с.
- Сандалов Д. В., Росбах С. Демографическая структура популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi в связи с климатическими градиентами и локальными факторами // Экология. 2019. № 3. С. 236–239.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.: Изд-во АН СССР. 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Смоленинова Л. А. Orchidaceae Juss // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10–56.
- Стецук Н. П. Биологические особенности *Cypripedium calceolus* L. на территории национального парка “Бузлуковский бор” // Вестн. Оренбург. гос. пед. ун-та: 03.00.00 Биол. науки. 2013. № 4 (8). С. 30–45.
- Суяндукнов И. В. Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 5 (3). С. 108–112.
- Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Тетерюк Л. В. Башмачок настоящий // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 28–42.
- Урбанавичуте С. П. Виды семейства Orchidaceae в Керженском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. Нижний Новгород, 2017. С. 80–81.
- Урбанавичуте С. П. *Cypripedium calceolus* и *Cypripedium guttatum* – новые виды сосудистых растений в Керженском заповеднике // Тр. Гос. природ. биосфер. заповедника “Керженский”. Нижний Новгород, 2018. Т. 9. С. 48–52.
- Фардеева М. Б. Онтогенез *Cypripedium calceolus* L. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. С. 114–120.
- Фардеева М. Б. Экологические и биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань, 2014. 48 с.
- Фардеева М. Б., Лукьянова Ю. А., Шафигуллина Н. Р. Особенности местообитаний и состояние популяций редких орхидей Национального парка “Нижняя Кама”

- и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия) // Экосистемы. 2020. С. 166–182.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красильникова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Каз. ун-та. Серия. Естеств. науки. 2010. Т. 152, кн. 3. С. 159–173.
- Фатерыга В. В. Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму // Экоистемы. 2019. С. 76–81.
- Харина О. Н. Оценка состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* на северо-востоке Кировской области // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XVII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. 2019. С. 203–207.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Чижикова Н. А., Фардеева М. Б., Прохоров В. Е. Использование электронных баз в популяционных исследованиях // Материалы II Национ. конф. с междунар. участием ЭКОМАТМОД. Пушино, 2011. С. 292–294.
- Шанталинский К. М. Особенности региональных изменений климата Северного полушария / Уч. зап. Казан. ун-та. Серия. Естеств. науки. 2008. Т. 150, кн. 4. С. 8–20.
- Шарый П. А., Шарая Л. С., Сидякина Л. В. Связь NDVI лесов и характеристик климата Волжского бассейна // Соврем. пробл. зондирования Земли из космоса. 2020. Т. 17, № 4. С. 154–163.
- Шибанова Н. Л. Демографическая и экологическая характеристики орхидных Пермского Края // Пермск. аграр. вестн. 2016. № 2 (14). С. 113–128.
- Экологическое обоснование реорганизации государственного природного комплексного заказника регионального значения “Дюкинский” в Судогодском районе Владимирской области, Единая дирекция ООПТ Владимирской области. Владимир, 2013. 50 с.
- Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (Прогнозный атлас-монография) / Э. Г. Коломыц, Г. С. Розенберг, В. И. Колкутин и др. Н. Новгород, 1995. 163 с.
- Andam K. S., Ferraro P. J., Hanauer M. M. The effects of protected area systems on ecosystem restoration: a quasi-experimental design to estimate the impact of Costa Rica’s protected area system on forest regrowth // Conservat. Lett. 2013. Vol. 6. P. 317–323.
- Baker D. J., Hartley A. J., Burgess N. D. et al. Assessing climate change impacts for vertebrate fauna across the West African protected area network using regionally appropriate climate projections // Diversity and Distributions. 2015. Vol. 21. P. 991–1003.
- Blinova I., Chmielewski F.-M. Subarctic warming and its influence on the growth of orchid populations in the Extreme North-East of Europe (Murmansk Region) // J. Eur. Orch. 2008. Vol. 40 (4). P. 663–680.
- Blinova I., Chmielewski F.-M. Climatic Changes and Evidence from Plants and Animals Resonances: The Data which could be Associated with Climatic Changes in the Extreme North of Europe // Ann. Geograph. Stud. 2020. Vol. 3 (2). P. 34–38.
- Boulangeat I., Lavergne S., Van Es J., Garraud L., Thuiller W. Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients // J. Biogeog. 2012. Vol. 39. P. 204–214.
- 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., Pinteá L., Brito J. C., Llewellyn O. A., Miller A. G., Patzelt A., Ghazanfar S. A., Timberlake J., Klöser H., Shennan-Farpyñ Y., Kindt R., Lillesø J. B., van Breugel P., Graudal L., Vogé M., Al-Shamari K. F., Saleem M. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm // Bioscience. 2017. Vol. 67 (6). P. 534–545.
- Doak D. F., Morris W. F. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts // Nature. 2010. Vol. 467. P. 959–962.
- Ellenberg H., Weber H. E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzanzen in Mitteleuropa // Scripa Geobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.
- Fick S. E., Hijmans R. J., WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatol. 2017. Vol. 37 (12). P. 4302–4315.
- Forland E. J., Benestad R. E., Flatøy F., Hanssen-Bauer I., Haugen J. E., Isaksen K., Sorteberg A., Ådlandsvik B. Climate development in north Norway and the Svalbard region during 1900–2100 [Report No. 128]. Tromsø: Norsk Polarinstitut, 2009.
- Gargiulo R., Adamo M., Cribb P. J., Bartolucci F., Sarasan V., Alessandrelli C., Bona E., Ciaschetti G., Conti F., di Cecco V. et al. Combining current knowledge of *Cypripedium calceolus* with a new analysis of genetic variation in Italian populations to provide guidelines for conservation actions. Conservation Science and Practice // J. Soc. Conservat. Biol. 2021. Vol. 3 (10). e513.
- Gaveau D. L. A., Epting J., Lyne O., Linkie M., Kumara I., Kanninen M., Leader-Williams N. Evaluating whether protected areas reduce tropical deforestation in Sumatra // J. Biogeogr. 2009. Vol. 36. P. 2165–2175.
- Gray C. L., Hill S. L., Newbold T., Hudson L. N., Börger L., Contu S., Hoskins A. J., Ferrier S., urvis A., Scharlemann J. P. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide // Nat. Comm. 2016. Vol. 7. 12306.
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecol. Biol. Flora of the British Isles. 1999. Vol. 87. P. 913–924.
- Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 27–38.
- Khapugin A. A., Chugunov G. G., Vargot E. V. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in Central Russia: case study for its populations in two Protected Areas in the Republic of Mordovia (Russia) // Lankesteriana. 2017. Vol. 17 (3). P. 403–417.
- Khapugin A. A., Gafurova M. M., Suleymanova G. F., Bogdanov G. A., Chap T. F., Zenkova N. A., Belkovskaya T. P. The role of Russian Federal protected areas in conservation of plant species included in the Red Data Book of Russian Federation (Volga Federal District) // Wulfenia. 2020a. Vol. 27. P. 114–126.
- Khapugin A. A., Kuzmin I. V., Silaeva T. B. Anthropogenic drivers leading to regional extinction of threatened

- plants: insights from regional Red Data Books of Russia // Biodiversity and Conservation. 2020b. Vol. 29 (8). P. 2765–2777.
- Kirillova I. A., Kirillov D. V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5 (Suppl. 1). P. 77–89.
- Mazepa V. S. Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains // Can. J. For. Res. 2005. № 35. P. 2082–2091.
- Melillo M., Brunetti M. T., Peruccacci S., Gariano S. L., Guzzetti F. An algorithm for the objective reconstruction of rainfall events responsible for landslides // Landslides. 2015. Vol. 12 (2). P. 311–320.
- Noss R. F., Cooperrider A. Y. Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity. Washington D. C.: Island Press, 1994.
- Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Burgess N. D., Powell G. V. N., Underwood E. C., D'Amico J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C., Lovejoy C. J., Allnutt T. F., Ricketts T. H., Kura Y., Lamoreux J. F., Wettengel W. W., Hedao P., Kassem K. R. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // Bioscience. 2001. Vol. 51(11). P. 933–938.
- Perazza G., Decarli M. Monitoring of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the Adamello-Brenta Natural Park (Italy) // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5 (Suppl. 1). P. 178–184.
- Pressey R. L., Cowling R. M., Rouget M. Formulating conservation targets for biodiversity pattern and process in the Cape Floristic Region, South Africa // Biol. Conservat. 2003. Vol. 112. P. 99–127.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2021. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rasmussen H. N. The vegetative architecture of Orchids // Lindleana. 1986. Vol. 1, N 1. P. 42–50.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
- Romano V. A., Rstati L., Fascetti S. Trends in population size of *Ophrys argolica* subsp. *biscutella* in the Apennino Lucano-Val d'Agri-Lagonegrese National Park (Italy) // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5 (Suppl. 1). P. 155–164.
- Rosbakh S., Poschlod P. Killing me slowly: Harsh environment extends plant maximum life span // Basic and Appl. Ecol. 2018. Vol. 28. P. 17.
- Simonov S. A., Matantseva M. V. Analysis of the current status of avifauna in Kostomuksha State Nature Reserve and Kalevala National Park (North-West Russia), taking into account influence from adjacent areas // Nat. Conservat. Res. 2020. Vol. 5 (3). P. 51–65.
- UNEP-WCMC and IUCN (2016). Protected Planet Report 2016. UNEP-WCMC and IUCN: Cambridge UK and Gland, Switzerland
- Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of former USSR). A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. 690 p.
- Zheleznaya E. Populations dynamics of rare orchids and secondary succession in the center of European Russia // Proc. of the 20th World Orchid Conf., Singapore, 2011. ed. / J. Elliott, H. F. Kurzweil, P. O'Byrne, K. W. Tan, A. S. van der Schans, S. M. Wong, T. W. Yam. Singapore: National Parks Board & Orchid Society of South East Asia, 2013. P. 574–578.

## Demographic structure of *Cypripedium calceolus* L. populations in the European part of Russia under climate change

M. B. FARDEEVA<sup>1</sup>, N. A. CHIZHIKOVA<sup>1</sup>, E. A. ZHELEZNAYA<sup>2</sup>, A. A. KHAPUGIN<sup>3</sup>, L. V. PUCHNINA<sup>4</sup>,  
V. N. SULEIMANOVA<sup>5</sup>, M. M. ISHMURATOVA<sup>6, 10</sup>, L. V. TETERYUK<sup>7</sup>, V. N. ILYINA<sup>8</sup>, S. P. URBANAVICHUTE<sup>9</sup>,  
V. E. PROKHOROV<sup>1</sup>, N. Yu. EGOROVA<sup>5</sup>, M. I. NABIULLIN<sup>10</sup>, M. Sh. BARLYBAEVA<sup>11</sup>, G. N. KILDIYAROVA<sup>12</sup>,  
I. V. SUYUNDUKOV<sup>13</sup>, O. A. MARAKAEV<sup>14</sup>

<sup>1</sup>Kazan Federal University  
420008, Kazan, Kremlevskaya str., 18  
E-mail: orchis@mai.ru

<sup>2</sup>Peoples' Friendship University of Russia Department of System Ecology  
115093, Moscow, Podolskoye shosse 8/5  
E-mail: Zheleznaya@yandex.ru

<sup>3</sup>Tyumen State University  
625003, Tyumen, Volodarskogo str., 6

FSBI “Zapovednaya Mordovia”  
430005, Saransk, Krasnaya str., 30  
E-mail: hapugin88@yandex.ru

<sup>4</sup>Pinezhsky State Nature Reserve  
164610, Arkhangelsk region, Pinega, Pervomayskaya str., 123a  
E-mail: pinzapno@mail.ru

<sup>5</sup>Vyatka State Agrotechnological University  
610017, Kirov, Oktyabrsky Prospect, 133  
Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming  
610000, Kirov region, Kirov, Preobrazhenskaya str., 79  
E-mail: venera\_su@mail.ru; n\_chirkova@mail.ru

<sup>6</sup>Bashkir State University  
450076, Ufa, Zaki Validi str., 32  
E-mail: ishmuratova@mail.ru

<sup>7</sup>Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS  
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28  
E-mail: teteryuk@ib.komisc.ru.

<sup>8</sup>Samara State University of Social Sciences and Education  
443099, Samara, Maxim Gorky str., 65/67  
E-mail: 5iva@mail.ru

<sup>9</sup>State Nature Reserve “Kerzhensky”  
603001, Nizhniy Novgorod, Rozhdestvenskaya str., 23-6  
E-mail: spurban@mail.ru

<sup>10</sup>Bashkirsky Nature Reserve  
Republic of Bashkortostan, 453580, Burzyansky distr., Starosubkhangulovo, Truda str., 6  
E-mail: nabiullinmars@mail.ru

<sup>11</sup>Yuzhno-Uralsky Nature Reserve  
Republic of Bashkortostan, 453560, Beloretsky distr., Revet  
E-mail: mil.barlybaeva@yandex.ru

<sup>12</sup>“Shulgan-Tash” Nature Biosphere Reserve  
Republic of Bashkortostan, 453585, Burzyansky distr., Irgizly, Zapovednaya str., 14  
E-mail: kildiyrova.82@mail.ru

<sup>13</sup>Sibay Institute (Branch) of Bashkir State University  
Republic of Bashkortostan, 453837, Sibay, Belova str., 21  
E-mail: sujundukov11@mail.ru

<sup>14</sup>P. G. Demidov Yaroslavl State University  
150003, Yaroslavl, Sovetskaya str., 14  
E-mail: olemar@yandex.ru

The paper presents modern data on the demographic structure and population size of *C. calceolus* on the territory of European Russia. The assessment of the species distribution and population size is based on the classification of the terrestrial ecoregions of the World. The long-term dynamics of the number and age structure (150 populations) of *C. calceolus* was revealed for the 20-year research period 1997–2020.

It has been reliably determined that the number of generative plants is positively related to temperature indicators, while the number of pregenerative groups depends on humidity factors and negatively on temperature. Three types of basic age spectra were identified: 1) centered 3 : 10 : 47 : 40 (juvenile (j): immature (im): virginal (v): generative (g)), the most common in the European part of the Russian Federation (RF); 2) bimodal 15 : 26 : 33 : 26 (j: im: v: g), mainly found in the western regions; 3) right-sided 0 : 3 : 13 : 82 : 2 (j : im : v : g : s), which is steadily appears in the continental climate of the eastern regions of European Russia. The current baseline spectra of *C. calceolus* populations differ from the baseline spectrum of the species given in the 20th century. The base spectra reliable depends on ecological-phytocenotic plant community structure and abiotic features of habitats, it was shown using the scales of ecological indicator values.

**Key words:** population dynamics, demographic structure, climatic factors, *Cypripedium calceolus* L.