

ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ *DACTYLORHIZA FUCHSII* (ORCHIDACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА “БЫЛИНА” (КИРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2020 г. Н. В. Косолапова^{1,3,*}, Т. Л. Егошина^{2,3,**}, Е. А. Лугинина^{2,3}

¹ Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии им. В.Р. Вильямса
Научный городок, корпус 1, г. Лобня, Московская обл., 141055, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства
и звероводства им. проф. Б.М. Житкова
ул. Преображенская, 79, г. Киров, 610000, Россия

³ Вятская государственная сельскохозяйственная академия
Октябрьский пр., 133, г. Киров, 610017, Россия

*e-mail: natalika.vasil@yandex.ru

**e-mail: etl@inbox.ru

Поступила в редакцию 18.11.2019 г.

После доработки 13.01.2020 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

В условиях среднетаежной подзоны Кировской области установлена приуроченность *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo к классам *Vaccinio-Piceetea*, *Quercio-Fagetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*. Описаны растительные сообщества, в которых произрастал *D. fuchsii*. Представлены данные об освоении видом экологического пространства в условиях региона исследования по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга. Показано, что *D. fuchsii* характеризуется широким потенциальным диапазоном по большинству рассматриваемых факторов, а по нескольким почвенным шкалам диапазон изученных местообитаний выходит за потенциально возможные границы. Установлено, что по отношению к комплексу всех экологических шкал Д.Н. Цыганова *D. fuchsii* относится к мезобионтным видам ($It = 0.51$). По совокупности климатических факторов *D. fuchsii* принадлежит к гемиеврибионтным видам ($It = 0.61$). По фактору освещенности-затенения относится к эврибионтным видам ($It = 0.67$). По отношению к комплексу почвенных факторов *D. fuchsii* является гемистенобионтным видом ($It = 0.40$). Выявлена антропоотолерантность растительных сообществ с *D. fuchsii* по показателю гемеробии. При оценке уязвимости вида было установлено, что во всех ценопопуляциях с *D. fuchsii* преобладают о (олиго-) и м (мезо-) гемеробные виды. В онтогенезе *D. fuchsii* были выделены онтогенетические состояния от ювенильных до сенильных. Возрастные спектры ценопопуляций *D. fuchsii* за годы наблюдений в большинстве случаев — нормальные неполночленные (правосторонние), в которых преобладают иматурные и генеративные особи.

Ключевые слова: *Dactylorhiza fuchsii*, *Orchidaceae*, *Vaccinio-Piceetea*, *Quercio-Fagetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, орхидные, экологические шкалы растений, Кировская область, ГПЗ “Былина”, гемеробность, онтогенез

DOI: 10.31857/S0006813620030059

Семейство Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) является одним из наиболее многочисленных среди цветковых растений. Представители семейства *Orchidaceae* встречаются практически во всех пригодных для обитания растений областях земли и отличаются своеобразием биологии на разных континентах. Большинство представителей семейства занесено в Красные книги государственного и регионального значения и охраняются на заповедных территориях, так как являются наиболее чувствительными к воздействию техногенных факторов и изменению окружающей сре-

ды. В связи с этим актуальна разработка критериев определения устойчивости популяций орхидных, которые могут быть основаны на выявлении эколого-ценотической приуроченности, структуры и состояния ценопопуляций (ЦП) этих растений.

Пальцекожник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo) — представитель семейства *Orchidaceae*, имеет евро-азиатский тип ареала (Aver'yanov, 2000), занимает значительную территорию Европы и Азии. В России распространен в европейской части в большинстве северных

и центральных областей, в Заволжье, на Урале, Алтае, в Западной Сибири, доходит до Байкала в Иркутской области и Бурятии (Gubanov et al., 2002; Vakhrameeva et al., 2014; П'ина, 2019).

D. fuchsii — многолетнее травянистое поликарпическое растение с пальчатораздельным стебле-корневым тубероидом (Tatarenko, 1996). Гигроме-зофит. Геофит. *D. fuchsii* лугово-лесной вид, встречающийся в лесах различного состава — смешанных, мелколиственных, широколиственных и темнохвойных, предпочитая участки с разреженным древесным и травяно-кустарничковым ярусом. Обычно ЦП *D. fuchsii* произрастают на сухих и незаболоченных участках, но также встречаются и по краям болот (Vakhrameeva et al., 1991; Ovesnov, 1997). Обладая широкой экологической амплитудой, ЦП этого вида встречаются как на полном свете, так и в полутени; произрастает как на сухих, так и влажных почвах. Представители вида обитают на щелочных почвах, богатых основаниями, иногда на слабокислой, но никогда не произрастают на очень кислой почве (Vakhrameeva et al., 1994).

D. fuchsii включен в список Приложения № 2 к Красной книге Кировской области (2014), как вид, нуждающийся в постоянном контроле и наблюдении.

Диагностика экологических параметров местообитаний по произрастающим на них видам растений является распространенной процедурой фитоиндикации местообитаний (Zubkova, 2011). Каждый вид характеризуется диапазоном значений экологического фактора, при котором возможно его существование. Экологическую позицию вида оценивают при помощи различных экологических шкал (П'ина, Dorogova, 2012). Наиболее часто используемыми при обработке геоботанических и экологических исследований в Европейской части России являются отечественные шкалы Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983) и европейские шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974).

Целью исследования является выявление предпочтений *Dactylorhiza fuchsii* по ведущим экологическим и фитоценотическим факторам для оценки параметров местообитаний данного вида в условиях средне-таежной зоны (Кировская обл., Государственный природный заказник (ГПЗ) “Былина”).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 2012, 2014, 2016–2018 гг. на территории ГПЗ “Былина” расположенной в северо-западной части Кировской обл., в подзоне среднетаежных лесов.

Исследовали 30 ценопопуляций (ЦП) *D. fuchsii* в разных частях заказника (рис. 1) с использованием общепринятых в популяционных исследо-

ваниях методов (Tsenopopuiyatsii..., 1988; Zlobin, 1989).

Растительные сообщества, в которых произрастал *D. fuchsii*, описывали согласно методикам эколого-фитоценотического подхода к классификации растительности (Polevaya..., 1964; Neshataev, 1987; Ipatov, 1998), с характеристикой видового состава и физико-географических условий. Таксационные характеристики приведены в соответствии с общепринятыми методами (Metody izucheniya..., 2002). Названия видов приведены в соответствии с базой данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

За счетную единицу принимали побег. На каждой площадке подсчитывали число побегов и определяли их онтогенетическое состояние. В ходе исследований, были определены онтогенетические состояния для 2010 побегов. Поскольку *D. fuchsii* является редким видом, онтогенез определяли на основании надземной части растений с использованием методик, разработанных для редких видов орхидных (Programma..., 1986; Blianova, 1998b; Bychenko, 2008a).

Для выявления экологических предпочтений *D. fuchsii* проведена обработка геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983) и Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), которые содержат балловые значения различных свойств факторов среды.

Экологическую валентность и толерантность вида определяли в соответствии с методикой Л.А. Жуковой (Zhukova, 2010). Для определения приспособленности ценопопуляции вида к изменению одного экологического фактора, рассчитывали потенциальную экологическую валентность (РЕV) по формуле: $РЕV = (A_{\max} - A_{\min} + 1)/n$, где $A_{\max}$ и $A_{\min}$ — максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятых видом, n — общее число ступеней в шкале. По результатам РЕV определяли 5 фракций валентности (стено-, гемистено-, мезо-, гемизври-, эвривалентная). Популяции с низкой экологической валентностью (стеновалентные виды) могут выносить ограниченные изменения фактора среды. Эвривалентные виды занимают местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями среды (Bychenko, 2008a). Реализованную экологическую валентность определяли по формуле: $REV = (A_{\max} - A_{\min} + 0.01)/n$, где $A_{\max}$ и $A_{\min}$ — максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятые конкретными ЦП; n — общее число ступеней в шкале.

Для выявления степени использования экологических потенциалов вида, определяли коэффициент экологической эффективности (К. ес. eff.), как отношение реализованной экологической валентности к потенциальной. Индекс толерантно-

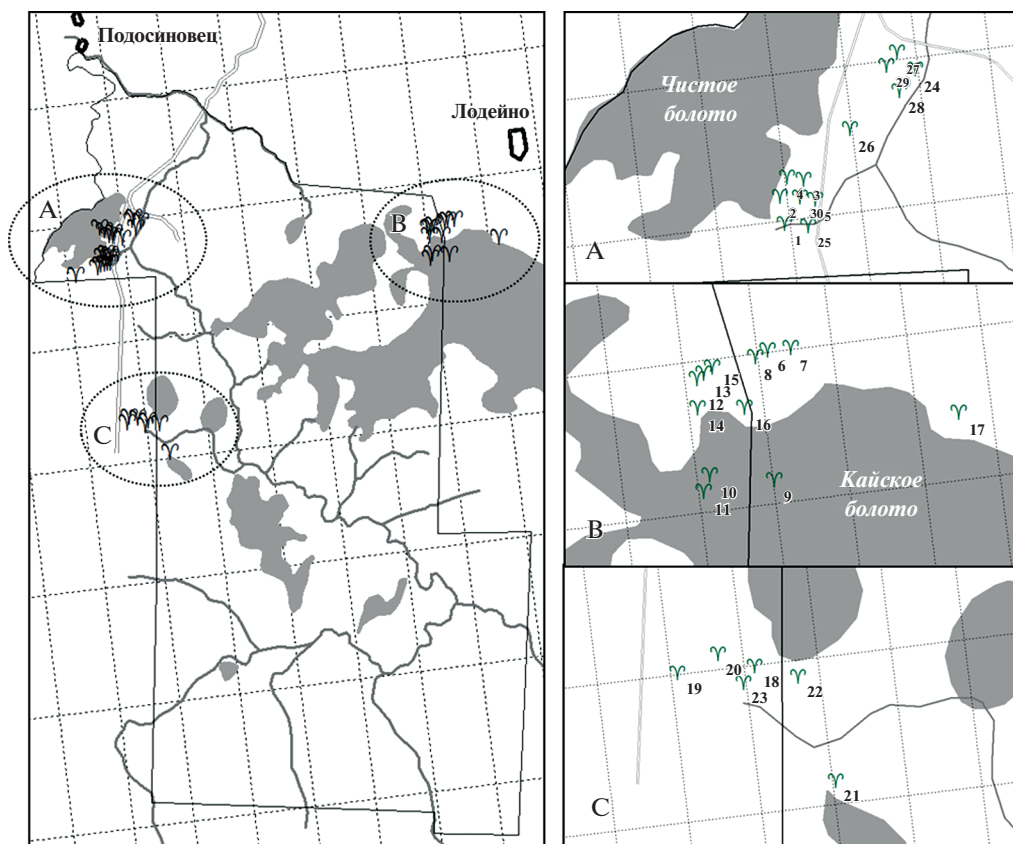


Рис. 1. Месторасположение исследованных ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* на территории ГПЗ “Былина”. Соответствие обозначения на карте номеру ценопопуляции приведено в табл. 1.

Fig. 1. Location of studied *Dactylorhiza fuchsii* populations in “Bylina” State Nature Reserve. Correspondence of marks on the map with population number is given in Table 1.

сти (It) вида или его меру стено-эврибионтности определяли по формуле: $It = \sum PEV / \sum$ шкал рассматриваемых факторов (Zhukova, 2005; 2010). Чем выше It, тем больше лабильность вида по отношению к рассматриваемым экологическим факторам (Buchenko, 2008b).

Гемеробность *D. fuchsii* в растительных сообществах определяли по составу видов (Frank, 1990).

Полученные данные обработаны статистически с использованием традиционных методов (Zaitsev, 1984; Borovikov, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории ГПЗ “Былина” *D. fuchsii* встречается в зеленомошных еловых, смешанных и сосновых лесах (Tarasova, 2005). Отмечен по опушкам ельников, в разреженных липово-еловых лесах с березой, елово-березовых лесах с осинной, изредка в осиново-еловых лесах на зарастающих лесных дорогах, по окраинам болот, на сырых луговинах и опушках (Kapustina et al., 2015; Kapustina, 2018).

Ценопопуляции *D. fuchsii* изучены в следующих фитоценозах (табл. 1). В составе травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) исследованных сообществ зафиксировано 123 вида сосудистых растений, среди которых отмечены и другие редкие виды из сем. Orchidaceae, такие как *Epipogium aphyllum*, *Listera cordata*, *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza russowii*, *D. maculata*, *D. traunsteineri*, *Cypripedium calceolus*. Общее проективное покрытие ТКЯ в сообществах с *D. fuchsii* изменяется от 30 до 90%; средняя высота травостоя варьирует от 8 до 76 см; проективное покрытие *D. fuchsii* от 10 до 35%.

Изученные ЦП *D. fuchsii* приурочены к бореальным хвойным, мезофильным и мезоксерофильным широколиственным лесам в зоне умеренного климата относящимся к классам: *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939, *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 em. R.Tx. 1970.

Класс *Vaccinio-Piceetea* — это бореальные хвойные леса на бедных кислых почвах с развитым моховым покровом. Порядок *Piceetalia excelsae* — ев-

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний *Dactylorhiza fuchsii* в ГПЗ “Былина” Кировской области
Table 1. Characteristics of studied *Dactylorhiza fuchsii* habitats in “Bylina” State Nature Reserve in Kirov Region

№ ЦП No. on CP	№ на карте No. on map	Год наблюдения Year of study	Тип фитоценоза (Состав древостоя) Plant community type (Tree stand composition)	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) Dominants of herbaceous-shrub layer (HSL)	Общее ПП ТКЯ, % Total cover of HSL, %	Число видов ТКЯ Number of species in HSL	Доминирующие виды подлеска Dominants of undergrowth layer
1	1	2012 2014	Елово-липовый бруснично-черничный (Л6 Е4)/Spruce-linden cowberry-bilberry forest (L6 S4)	<i>Lathyrus vernus</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Cirsium oleraceum</i>	45	17	<i>Sorbus aucuparia</i>
2	2	2012 2014	Липняк бруснично-черничный (Л8 + Е + Б)/Linden cowberry-bilberry forest (L8 + S + B)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	40	19	<i>Viburnum opulus</i> , <i>Alnus incana</i>
3	15	2012 2014	Елово-березово-осиновый снытево-разнотравный (Ос6 Е1 Б2 Л1)/Spruce-birch-aspen Aegopodium-mixed herbs forest (As6 S1 B2 L1)	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Viola mirabilis</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Poa trivialis</i>	90	13	<i>Sorbus aucuparia</i>
4	16	2012 2014	Липово-еловый чернично-кисличный (Е6 Л4)/Linden-spruce bilberry-oxalis forest (S6 L4)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Cirsium oleraceum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Adoxa moschatellina</i>	90	15	<i>Sorbus aucuparia</i>
5	27	2012 2014	Осиново-березовый брусничник зеленомошный старовозрастной (Б7 Ос3)/Aspen-birch cowberry green moss old forest (B7 As3)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Linnaea borealis</i>	35	20	<i>Sorbus aucuparia</i>
6	28	2012 2014 2017	Осиново-елово-сосновый бруснично-майниковый (С6 Е2 О2)/Aspen-spruce-pine cowberry-maianthemum forest (P6 S2 As2)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	70	19	—
7	30	2012 2014 2016 2017 2018	Осиново-березово-еловый разнотравный (Е6 Б2 Ос2)/Aspen-birch herbaceous-maianthemum forest (S6 B2 As2)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Lathyrus vernus</i>	70	22	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rosa acicularis</i>
8	29	2012 2014	Елово-березовый травяно-майниковый (Б5 Е5 + Л)/Spruce-birch herbaceous-maianthemum forest (B5 S5 + L)	<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Aconitum septentrionale</i>	60	13	—
9	3	2016 2018	Березово-липово-еловый разнотравный (Е5 Л3 Б2)/Birch-linden-spruce mixed herbs forest (S5 L3 B2)	<i>Chamerion angustifolium</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Chamerion angustifolium</i>	60	13	—

Таблица 1. Продолжение

№ ЦП No. on CP	№ на карте No. on map	Год наблюдения Year of study	Тип фитоценоза (Состав древостоя) Plant community type (Tree stand composition)	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) Dominants of herbaceous-shrub layer (HSL)	Общее ПП ТКЯ, % Total cover of HSL, %	Число видов ТКЯ Number of species in HSL	Доминирующие виды подлеска Dominants of undergrowth layer
10	4	2016 2018	Елово-березовый марьянниково-разнотравный (B7 E3)/Spruce-birch cowheat-mixed herbs forest (B7 S3)	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Melampyrum silvaticum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Angelica sylvestris</i>	80	16	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Salix caprea</i>
11	5	2016 2018	Березово-еловый сочевичниково-разнотравный (E6 B4)/Birch-spruce orobus-mixed herbs forest (S6 B4)	<i>Ranunculus repens</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>	75	11	<i>Salix caprea</i> , <i>Frangula alnus</i>
12	19	2016 2017 2018	Елово-березовый разнотравно-долгомошный (B6 E4)/Spruce-birch mixed herbs mossy forest (B6 S4)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Rubus arcticus</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Carex aquatilis</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i>	95	16	<i>Rubus idaeus</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Juniperus communis</i>
13	20	2016 2017	Осиново-елово-березовый марьянниково-разнотравно-долгомошный (B6 E3 Oc1)/Aspen-spruce-birch cow-wheat-mossy forest (B6 S3 As1)	<i>Rubus saxatilis</i> , <i>Carex aquatilis</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Melampyrum silvaticum</i>	80	13	—
14	21	2016 2018	Березово-еловый снытево-разнотравный (B7 E3)/Birch-spruce Aegopodium-mixed herbs (B7 S3)	<i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Carex dioica</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Thelypteris palustris</i>	80	22	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Salix caprea</i>
15	22	2017 2018	Березово-еловый бруснично-черничный долгомошный (E8 B2)/Birch-spruce cowberry-mossy forest (S8 B2)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Carex dioica</i> , <i>Thelypteris palustris</i>	60	25	<i>Juniperus communis</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rubus idaeus</i>
16	25	2014 2016 2017	Липово-березово-еловый сочевичниковый (E7 B2 Л1)/Linden-birch-spruce orobus forest (S7 B2 L1)	<i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Melampyrum silvaticum</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i>	70	10	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rosa acicularis</i>
17	26	2014 2017	Березово-еловый разнотравный (E7 B3)/Birch-spruce mixed herbs forest (S7 B3)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Vicia sepium</i>	50	19	<i>Sorbus aucuparia</i>
18	24	2012	Березово-липовый бруснично-черничный (Л5 B5)/Birch-linden bilberry forest (L5 B5)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>	75	17	<i>Alnus incana</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Lonicera xylosteum</i>
19	17		Липняк травянистый (Л10 + E + Б)/Linden herbaceous forest (L10 + S + B)	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	30	11	<i>Lonicera caerulea</i>
20	6		Суходольный разнотравно-злаковый луг/Dry mixed herbs-gramineous meadow	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Lupinus polyphyllus</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Geranium pratense</i>	90	14	—

Таблица 1. Окончание

№ ЦП No. CP	№ на карте No. on map	Год наблюдения Year of study	Тип фитоценоза (Состав древостоя) Plant community type (Tree stand composition)	Доминирующие виды травяно- кустарничкового яруса (ТКЯ) Dominants of herbaceous-shrub layer (HSL)	Общее ПП ТКЯ, % Total cover of HSL, %	Число видов ТКЯ Number of species in HSL	Доминирующие виды подлеска Dominants of undergrowth layer
21	7		Разнотравный луг формирующий (зарастающая полевая дорога)/ Forming mixed herbs meadow (over- growing field track)	<i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Bidens tripartita</i> , <i>Urtica</i> <i>dioica</i> , <i>Medicago lupulina</i> , <i>Geranium pratense</i>	95	18	—
22	8		Елово-осиновый бруснично-чер- ничный (Ос6 Е5)/Spruce-aspen cow- berry-bilberry forest (As6 S5)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	45	13	—
23	9		Елово-березовый разнотравный (Б8 Е2)/Spruce-birch mixed herbs forest (B8 S2)	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Milium effusum</i>	40	12	—
24	10	2014	Березово-елово-осиновый чернич- ник зеленомошный (Ос4 Е3 Б3)/Birch-spruce-aspen bilberry green moss forest (As4 S3 B3)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Vicia sylvatica</i> , <i>Viola mirabilis</i> , <i>Ajuga reptans</i>	35	13	—
25	11		Осиново-елово-сосновый разно- травный (С6 О2 Е2)/Aspen-spruce- pine mixed herbs forest (P6 As2 S2)	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Tridentalis europaea</i>	85	19	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Salix phylicifolia</i>
26	12		Елово-липово-осиновый разнотрав- ный (Ос4 Е3 Л3)/Spruce-linden-aspen mixed herbs forest (As4 S3 L3)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Crepis paludosa</i> , <i>Myosotis nemorosa</i>	35	14	<i>Lonicera xylos- teum</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
27	13		Елово-березовый кислично-майни- ковый (Б5Е5+Ос)/Spruce-birch oxalis-maianthemum forest (B5 S5+As)	<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Aconitum septentrionale</i>	40	10	—
28	14		Липово-еловый чернично-кислич- ный (Е7 Л3)/Linden-spruce bilberry- oxalis forest (S7 L3)	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum</i> <i>europaeum</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i>	55	15	<i>Lonicera xylosteum</i>
29	23	2017	Березово-еловый разнотравно-дол- гомошный (Е6 Б4)/Birch-spruce mixed herbs-mossy forest (S6 B4)	<i>Rubus arcticus</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Chamerion</i> <i>angustifolium</i> , <i>Juncus bufonius</i>	90	10	<i>Rosa acicularis</i> , <i>Juniperus commu- nis</i> , <i>Frangula alnus</i>
30	18	2018	Елово-березовый долгомошно-май- никовый (Б6 Е4)/Spruce-birch mossy-maianthemum forest (B6 S4)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Rubus arcticus</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Tridentalis</i> <i>europaea</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i>	70	24	<i>Lonicera xylosteum</i>

Note. CP — coenopopulation. Abbreviations in tree-stand composition: As — aspen; B — birch; L — linden; P — pine; S — spruce.

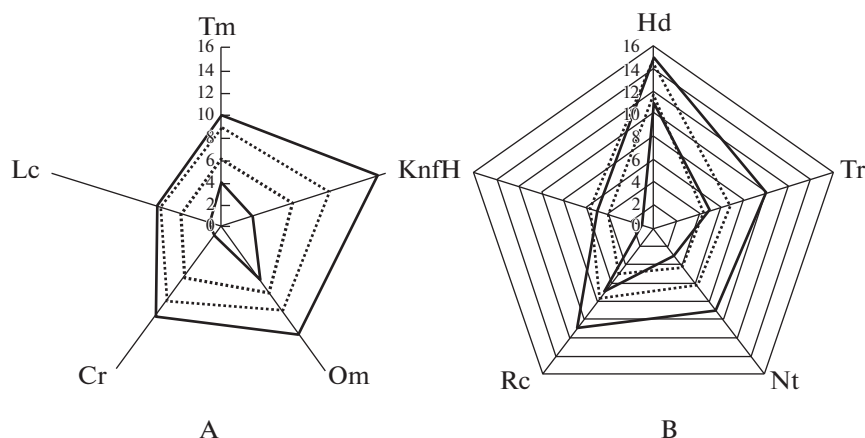


Рис. 2. Фрагмент экологической ниши *Dactylorhiza fuchsii* на территории ГПЗ “Былина” Кировской области (по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)).

А — климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; В — почвенные шкалы.

... экологическая позиция изученных видов в фитоценозе по шкалам;

— экологическая позиция вида по шкалам.

Fig. 2. Part of *Dactylorhiza fuchsii* ecological niche in “Bylina” State Nature Reserve in Kirov Region (by D.N. Tsyganov’s scales, 1983).

A — climatic scale and light-shading scale; B — soil scales.

... ecological position of studied species in community on scales;

— ecological position of the species on scales.

ропейские хвойные леса на бедных, кислых почвах.

Союз *Piceion excelsae* — мезофильные и гигрофильные темнохвойные леса на бедных кислых почвах. Подсоюз — *Eu-Piceonion* (мезофильные темнохвойные таежные леса на бедных кислых почвах). Подсоюз *Melico-Piceonion* — мезофильные темнохвойные таежные леса на относительно более богатых кислых почвах, с участием неморальных видов класса *Querco-Fagetea*. Союз *Dicrano-Pinion* (Подсоюз *Dicrano-Pinenion*) — сосняки на кислых почвах с доминированием мхов в нижнем ярусе.

Класс *Querco-Fagetea* — мезофильные и мезоксерофильные широколиственные листопадные леса на богатых почвах в зоне умеренного климата. Порядок *Fagetalia sylvaticae* — мезофильные широколиственные леса. Союз *Querco roboris-Tilion cordatae* — мезофильные широколиственные и смешанные леса Восточной Европы, описанные на Европейской части России и Латвии. Порядок *Quercetalia roboris* — европейские мезофильные дубовые и буковые леса на кислых почвах с присутствием видов классов *Querco-Fagetea* и *Vaccinio-Piceetea*, а также хорошо развитым ярусом на почвенных мхов.

Класс *Molinio-Arrhenatheretea* — это вторичные послелесные луга умеренной зоны Евразии, формирующиеся на месте широколиственных лесов на достаточно богатых незасоленных почвах. По-

рядок *Molinietalia* — влажные луга на минеральных почвах.

В составе травяно-кустарничкового яруса обследованных фитоценозов зафиксировано 123 вида сосудистых растений. Среди них преобладают следующие: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus arcticus*, *Fragaria vesca*, *Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*, *Oxalis acetosella*, *Asarum europaeum*.

Для *D. fuchsii* определены ступени шкал для каждой ценопопуляции и построена диаграмма, демонстрирующая фрагмент экологической ниши вида, границы исследуемых фитоценозов и границы экологического ареала вида по всем факторам (рис. 2, табл. 2).

В результате обработки описаний фитоценозов были получены следующие характеристики местообитания *D. fuchsii* во всех изученных ценопопуляциях по десяти шкалам Д.Н. Цыганова (табл. 2). *D. fuchsii* на территории заказника по отношению к комплексу всех экологических шкал относится к мезобионтным (МБ) видам ($It_{общее} = 0.51$). Вид имеет средний уровень лабильности по отношению к рассматриваемым экологическим факторам.

По совокупности климатических факторов и фактору освещенности-затенения *D. fuchsii* принадлежит к гемизврибионтным (ГЭБ) и эврибионтным (ЭБ) видам соответственно. Полученные данные хорошо согласуются с результатами исследования других авторов (Ellenberg et al.,

Таблица 2. Характеристика экологических условий местообитания *Dactylorhiza fuchsii* на территории ГПЗ “Былина” Кировской области**Table 2.** Characteristics of ecological conditions of *Dactylorhiza fuchsii* habitats in “Bylina” State Nature Reserve in Kirov Region

Экологическая шкала Ecological scale		Экологическая позиция вида по шкале/Species ecological position on scale	PEV	REV	min—max изученных ЦП видов min—max of studied populations of different communities	K. ec. eff. %	It	It общее It total
Климатичес- кие шкалы Climatic scales	Tm (17)	4—10	0.41	0.16	6.17—8.95	39.95	0.61 ГЭБ HEB	0.51 МБ MB
	Kn (15)	3—15	0.87	0.23	6.94—10.39	26.48		
	Om (15)	6—12	0.47	0.13	7.46—9.45	28.31		
	Cr (15)	1—10	0.67	0.18	5.70—8.45	27.44		
Почвенные шкалы Soil scales	Hd (23)	11—15	0.22	0.12	11.92—14.55	52.24	0.40 ГСБ HSB	
	Tr (19)	5—10	0.32	0.13	4.38—6.87	41.14		
	Nt (11)	3—9	0.64	0.19	4.36—6.40	29.18		
	Rc (13)	7—11	0.38	0.20	5.12—7.66	51.65		
	fH (11)	1—5	0.45	0.14	4.01—5.54	31.07		
Шкала освещенности- затенения Light-shading scales	Lc (9)	1—6	0.67	0.22	3.70—5.70	33.33	0.67 ЭБ EB	

Примечание. PEV — потенциальная экологическая валентность; REV — реализованная экологическая валентность; K. ec. eff. — коэффициент эффективности, %; It — индекс толерантности; ГЭБ — гемиеврибионт; ГСБ — гемистенобионт; МБ — мезобионт; ЭБ — эврибионт.

Note. PEV — potential ecological valence; REV — realized ecological valence; K. ec. eff. — efficacy coefficient, %; It — tolerance index; HEB — hemieurybiont; HSB — hemistenobiont; MB — mesobiont; EB — eurybiont.

1991; Vakhrameeva, 2000), которые также отмечают широкую экологическую амплитуду *D. fuchsii*. Например, М.Г. Вахрамеева с соавторами (Vakhrameeva et al., 1994) отмечали, что ЦП этого вида встречаются как на полном свете, так и в полутени; произрастают как на сухих, так и влажных почвах, обитают на щелочных почвах, богатых основаниями, иногда на слабокислой, но никогда — на очень кислой почве.

Коэффициент экологической эффективности (K. ec. eff) колеблется не значительно. Максимально реализуют свои потенции ЦП *D. fuchsii* по термоклиматической шкале (K. ec. eff. = 39.95%). Минимальные значения K. ec. eff. отмечены для шкалы континентальности климата (26.48%).

Экологические условия изученных местообитаний большинства **климатических шкал** являются средними от потенциально возможных (рис. 2А). Диапазон по шкале освещенности (Lc) смещен к полуоткрытым пространствам и светлым лесам (3.70—5.70 балла). По шкале континентальности климата (Kn) территория исследования относится к зоне умеренно-континентального климата (субматериковый, материковый вид) с диапазоном 6.94—10.39 балла. По термоклиматической шкале (Tm) *D. fuchsii* на территории ГПЗ “Былина” обитает в узких диапазонах от мезобореаль-

ной (6.17 балла) до неморальных (8.95 балла) климатических условий. ЦП вида на исследуемой территории обитают в условиях от субаридного (Om = 7.46 балла) до субгумидного (Om = 9.45 балла) климата с варьированием по криоклиматической шкале (Cr) от довольно суровых (5.70 балла) до умеренных зим (8.45 балла).

По отношению к комплексу **почвенных факторов** *D. fuchsii* является гемистенобионтным (ГСБ) видом (It = 0.40) (табл. 2). Коэффициент экологической эффективности (K. ec. eff) в рассматриваемых шкалах варьирует от 29.18 балла (по шкале богатства почв азотом) до 52.24 балла (по шкале увлажнения почв) и 51.65 балла (по шкале кислотности почв). Следует отметить, что по нескольким почвенным шкалам диапазон изученных местообитаний выходит за потенциально возможные границы (рис. 2Б). Так, например, по шкале кислотности (Rc) диапазон смещен в сторону кислых почв (5.12—7.66 балла); по шкале переменности почв (fH) в сторону умеренно переменного увлажнения (4.01—5.54 балла); по шкале солевого режима (Tr) в сторону бедных почв (гликосубмезотрофная группа) (4.38—6.87 балла), что является подтверждением значительного адаптивного потенциала вида. ЦП данного вида могут произрастать в диапазоне от бедных (4.36 балла) до доста-

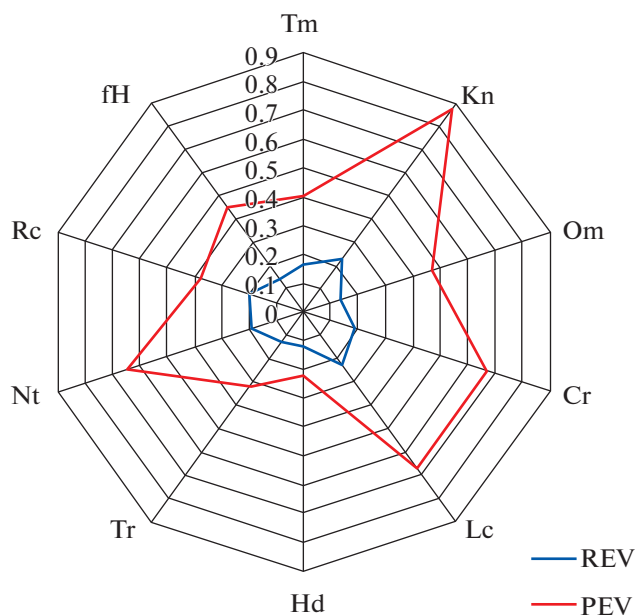


Рис. 3. Потенциальная и реализованная экологические валентности изученных ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* на территории ГПЗ “Былина” Кировской области.

Fig. 3. Potential and realized ecological valences of studied *Dactylorhiza fuchsii* populations in “Bylina” State Nature Reserve in Kirov Region.

точно обеспеченных почв азотом (6.40 балла) при увлажнении (Hd) от сухолесолугового (11.92) до сыровато-лесолугового (14.55).

Для характеристики геометрического образа фундаментальной и реализованной экологических ниш, использованы диаграммы, построенные с использованием PEV и REV (Wittaker, 1980; Pianka, 1981). Экологическое пространство ЦП *D. fuchsii* (рис. 3) характеризуется широким потенциальным диапазоном по большинству рассматриваемых факторов.

Почвенный фактор по шкале увлажнения (Hd) и шкале солевого режима (Tr) является лимитирующим (PEV = 0.22 и 0.32 соответственно), вид по данным шкалам является стеновалентным. *D. fuchsii* по шкалам Tm, Om, Rc, fH является гемистеновалентным, по шкале Nt — гемиеввалентным, по шкалам Kn, Cr — эввалентным видом.

Оценка экологических условий местообитаний по шкалам Г. Элленберга *D. fuchsii* по факторам увлажнения почв (Fe), богатству почв азотом (N), кислотности почв (R), освещенности (L) — континентальности климата (K) и фактору урбанизации (U) представлена на рис. 4.

В результате оценки экологических условий местообитания *D. fuchsii*, выявлено, что популяции предпочитают условия от полутени (5-я ступень

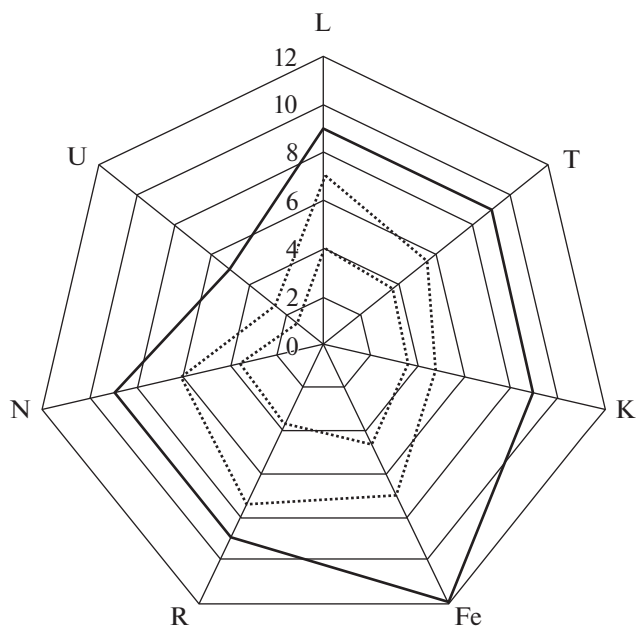


Рис. 4. Диаграмма экологического пространства *Dactylorhiza fuchsii* по шкалам Г. Элленберга (1974).

... экологическая позиция вида в регионе исследования;

— экологическая позиция вида по шкалам Г. Элленберга.

Fig. 4. *Dactylorhiza fuchsii* ecological space chart by Ellenberg's scales (1974).

... species ecological position in the studied region;

— species ecological position by Ellenberg scales.

пень шкалы) до полусвета (7-я ступень). По отношению к шкале континентальности климата *D. fuchsii* выступает как слабо субконтинентальный вид (5-я ступень шкалы). *D. fuchsii* обитает на почвах умеренно богатых питательными веществами (5-я ступень шкалы), предпочитает почвы от кислых (3 ступень шкалы) до слабокислых (7-я ступень). По отношению к шкале влажности почв, предпочитает почвы от средневлажных (5-я ступень шкалы) до влажных, хорошо пропитанных влагой, но не сырых (7-я ступень шкалы). По отношению к фактору урбанизации вид — умеренный урбанофоб (2-я ступень шкалы), обитает преимущественно вне поселений. Представленная оценка экологических условий местообитаний по шкалам Г. Элленберга согласуется с результатами исследований некоторых видов сем. Orchidaceae на территории Кировской (Chirkova et al., 2011; Egorova et al., 2014).

Для выявления антропоотолерантности растительных сообществ с *D. fuchsii* использовали показатель гемеробии. При оценке уязвимости вида было установлено, что в условиях средней тайги во всех ЦП с *D. fuchsii* преобладают о (олиго-) и m (мезо-) гемеробные виды (42 и 37.1% соответ-

ственно), то есть виды, испытывающие незначительное и умеренное влияние человека. В-гемеробные виды составили 17.3%. Незначительную долю составили а-гемеробные виды (1%), не выносящие антропогенного воздействия и не устойчивые к незначительным спорадическим влияниям. С-р-гемеробы (сорные виды природных и антропогенных сообществ, переносящие регулярные сильные нарушения) составили 2.1 и 0.5%.

В целом, незначительная доля б-с-р-гемеробов говорит о достаточно низкой устойчивости *D. fuchsii* к антропогенному воздействию. Преобладание о-т-гемеробов указывает на способность вида испытывать незначительное и умеренное влияние человека. Относительная устойчивость вида к антропогенному воздействию и способность выдерживать слабые рекреационные нагрузки подтверждались в работах и других исследователей (Vakhrameeva, Varlygina, 1996).

В онтогенезе *D. fuchsii* были выделены все онтогенетические состояния от ювенильных (j) до сенильных (s). Возрастные спектры ЦП *D. fuchsii* за годы наблюдений в большинстве случаев нормальные неполночленные (правосторонние).

Возрастной спектр ценопопуляций в первый год наблюдений был бимодальным с двумя пиками, один из которых приходился на имматурные особи (37.7%), а другой пик — на генеративные особи (30.3%). В 2014 г. наблюдали изменение структуры ценопопуляций в генеративно-ориентированном направлении (доля генеративных особей составила 49%). К 2016 г. отмечен возрастной спектр так же в генеративно-ориентированном направлении, доля генеративных особей составляла (64.4%). В 2017 г. возрастной спектр был генеративно-ориентированным (57.8%). В 2018 г. возрастной спектр был бимодальным с двумя пиками на имматурном (17.5%) и генеративном (62.7%) онтогенетических состояниях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях среднетаежной зоны Кировской области ценопопуляции *Dactylorhiza fuchsii* приурочены к бореальным хвойным лесам, относящимся к классу Vaccinio-Piceetea, мезофильным и мезоксерофильным широколиственным лесам, относящимся к классу Quercus-Fagetea, и к вторичным послелесным лугам умеренной зоны Евразии, формирующимся на месте широколиственных лесов на достаточно богатых незасоленных почвах, относящимся к классу Molinio-Arrhenatheretea.

В травяно-кустарничковом ярусе исследованных фитоценозов с участием *D. fuchsii* отмечено 123 вида сосудистых растений, что составляет 8% от общего числа видов сосудистых растений в Кировской области.

В условиях региона исследований *D. fuchsii* осваивает достаточно широкий диапазон экологического пространства, как по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова, так и по шкалам Г. Элленберга. По отношению к комплексу всех экологических шкал Д.Н. Цыганова *D. fuchsii* относится к мезобионтным видам (It=0.51).

Экологическое пространство *D. fuchsii* характеризуется широким потенциальным диапазоном по большинству рассматриваемых факторов, что позволяет виду занимать местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями среды. Диапазон изученных местообитаний выходит за потенциально возможные границы по нескольким почвенным шкалам: по шкале кислотности диапазон смещен в сторону кислых почв; по шкале переменности почв в сторону умеренно переменного увлажнения; по шкале солевого режима в сторону бедных почв.

D. fuchsii в регионе исследования по показателю гемеробности является видом с низкой устойчивостью к антропогенному воздействию, но переносящим незначительное и умеренное влияние человека.

В онтогенезе *D. fuchsii* были выделены все онтогенетические состояния от ювенильных (j) до сенильных (s). В возрастных спектрах ценопопуляций исследуемого вида преобладали имматурные и генеративные особи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания 0766-2014-0002 “Разработка системы мониторинга биологических ресурсов охотничьего хозяйства для совершенствования методов их сохранения и рационального использования” (этап 18.1; пункт Программы ФНИ 18) Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора В.М. Житкова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aver'yanov] Аверьянов Л.В. 2000. Орхидные (Orchidaceae) Средней России. — Turczaninowia. 1: 30–53.
- [Blinova] Блинова И.В. 1998а. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae). — Бот. журн. 83 (12): 83–91.
- [Blinova] Блинова И.В. 1998б. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера. — Бот. журн. 83 (1): 85–89.
- [Borovikov] Боровиков В.П. 2001. STATISTICA для студентов и инженеров. М. 301 с.
- [Buchenko] Быченко Т.М. 2008а. Методы популяционного мониторинга редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: учебное пособие. Иркутск. 164 с.

- [Bychenko] Быченко Т.М. 2008b. Экологическое разнообразие ценопопуляций орхидных Прибайкалья. — В сб.: материалы III Всерос. научной конф. “Принципы и способы сохранения биоразнообразия”. Йошкар-Ола; Пушино. С. 313–316.
- [Chirkova et al.] Чиркова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л., Лугинина Е.А. 2011. Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Сем. Orchidaceae) в условиях южно-таежных лесов Кировской области. — Вестник Тверского гос. ун-та. Серия “Биология и экология”. 24: 117–126.
- [Egorova et al.] Егорова (Чиркова) Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л. 2014. Состояние ценопопуляций *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) в Кировской области. — Раст. ресурсы. 50 (3): 398–414.
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen. 97 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Volkmar W., Willg W., Dirk P. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica. 18 (1). 248 p.
- Frank D., Klotz S. 1990. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale). 167 p.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2002. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М. 526 с.
- [Il'ina, Dorogova] Ильина В.Н., Дорогова Ю.А. 2014. О положении ценопопуляций копеечника Гмелина (*Hedysarum gmelinii* Ledeb.) в экологическом пространстве (в условиях бассейна Средней Волги). — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 14. 1 (7): 1745–1749.
- [Il'ina] Ильина В.Н. 2019. Особенности структуры ценоценозов популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo (Orchidaceae). — Международный научно-исследовательский журнал. 10 (88): 88–91.
- [Ipatov] Ипатов В.С. 1998. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб. 93 с.
- [Kapustina et al.] Капустина Н.В., Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л. 2015. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo на территории ГПЗ “Былина”. — Вестник Оренбургского государственного университета. 6: 17–24.
- [Kapustina] Капустина Н.В. 2018. Эколого-фитоценотическая характеристика *Platanthera bifolia* (L.) Rich на территории ГПЗ “Былина” Кировской области. — Самарский научный вестник. Т. 7. 1 (22): 45–50.
- [Krasnaya kniga...] Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. 2014. Киров. 336 с.
- [Metody izucheniya...] Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
- [Neshataev] Нешатаев Ю.Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. СПб. 192 с.
- [Ovesnov] Овеснов С.А. 1997. Конспект флоры Пермской области. Пермь. 252 с.
- [Pianka] Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М. 400 с.
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. 1964. М. Т. 3. 530 с.
- [Programma...] Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. 1986. М. 34 с.
- [Tarasova] Тарасова Е.М. 2005. Флора государственного природного заказника “Былина”. Киров. 248 с.
- [Tatarenko] Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. 207 с.
- The Plant List (TPL) <http://www.theplantlist.org/>
- [Tsenopopuiyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 197 с.
- [Vakhrameeva et al.] Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. 437 с.
- [Vakhrameeva et al.] Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. 1991. Орхидеи нашей страны. М. 244 с.
- [Vakhrameeva et al.] Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. 1994. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 99 (4): 75–82.
- [Vakhrameeva, Varlygina] Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. 1996. Вопросы устойчивости и охраны и популяций орхидных. — Вестник МГУ. 16 (3): 30–35.
- [Vakhrameeva] Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55–86.
- [Wittaker] Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 327 с.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 424 с.
- Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 1992. 2 Aufl. Göttingen. 258 p.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 2005. Экологическое разнообразие ценопопуляций модельных видов растений в Национальном парке “Марий Чодра” — В кн.: Биоразнообразие растений в экосистемах Национального парка “Марий Чодра”. Ч. 2. Йошкар-Ола. 196 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография. Йошкар-Ола. 368 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценоценозов популяций растений. Казань. 146 с.
- [Zubkova] Зубкова Е.В. 2011. О некоторых особенностях диапозонных экологических шкал растений Д.Н. Цыганова. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 13 (5): 48–53.

PECULIARITIES OF GROWING CONDITIONS OF *DACTYLORHIZA FUCHSII* (ORCHIDACEAE) IN “BYLINA” STATE NATURE RESERVE (KIROV REGION)

N. V. Kosolapova^{a,c,#}, T. L. Egoshina^{b,c,##}, and E. A. Luginina^{b,c}

^a Federal Williams Research Center for Forage Production & Agroecology
Nauchnyi Gorodok, Bld. 1, Lobnya, Moscow Region, 141055, Russia

^b Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
Preobrazhenskaya Str., 79, Kirov, 610000, Russia

^c Vyatka State Agricultural Academy
Oktyabrskii Ave., 133, Kirov, 610017, Russia

#e-mail: natalika.vasil@yandex.ru

##e-mail: etl@inbox.ru

In conditions of medium taiga subzone of Kirov region *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo is confined to Vaccinio-Piceetea, Querco-Fagetea, Molinio-Arrhenatheretea classes. Communities with *D. fuchsii* were described. The paper presents data on ecological space of the species in conditions of Kirov Region by D.N. Tsyganov's and G. Ellenberg's scales. *D. fuchsii* has a wide potential range for most of the studied parameters, and the range of studied habitats exceeds potential borders in some soil scales. In reference to the complex of all D.N. Tsyganov's scales *D. fuchsii* is a mesobiont species ($It = 0.51$). The species is hemi-eurybiont based on the combinations of climatic factors ($It = 0.61$), eurybiont – by light-shade factor ($It = 0.67$), and hemi-stenobiont – by the complex of soil factors ($It = 0.40$). Anthropotolerance of plant communities with *D. fuchsii* was estimated by hemeroby criteria. Oligo- and meso-hemerobic species dominate in all *D. fuchsii* plant communities. In the investigation of *D. fuchsii* ontogeny we defined the states ranging from juvenile to senile. During the whole period of studies age specters of *D. fuchsii* populations were predominantly normal, incomplete (right-sided) with prevalence of immature and generative individuals.

Keywords: *Dactylorhiza fuchsii*, Orchidaceae, Vaccinio-Piceetea, Querco-Fagetea, Molinio-Arrhenatheretea, orchids, plants ecological scales, Kirov Region, “Bylina” State Nature Reserve, hemeroby, onthogeny

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment 0766-2014-0002 “Development of monitoring system of game management biological resources in order to improve conservation methods and rational use” (stage 18.1; item 18 of FNI Program) of Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming.

REFERENCES

- Aver'yanov L.V. 2000. Orchids (Orchidaceae) of Middle Russia. – Turczaninowia. 1: 30–53 (In Russ.).
- Blinova I.V. 1998a. Peculiarities of morphogenesis of some pip orchids (Orchidaceae). – Botanicheskii zhurnal. 83 (12): 83–91 (In Russ.).
- Blinova I.V. 1998b. Ontogenetic peculiarities of some pip orchids (Orchidaceae) of Russian High North. – Botanicheskii zhurnal. 83 (1): 85–89 (In Russ.).
- Borovikov V.P. 2001. STATISTICA dlya studentov i inzhenerov [STATISTICA for students and engineers]. Moscow. 301 p. (In Russ.).
- Bychenko T.M. 2008a. Metody populyatsionnogo monitoringa redkikh i ischezayushchikh vidov rastenii Pribaikalya [Methods of population monitoring of rare and endangered plants species of the Baikal region]. Irkutsk. 164 p. (In Russ.).
- Bychenko T.M. 2008b. Ekologicheskoye raznoobraziye tse-nopopulyatsii orkhidnykh Pribaikal'ya [Ecological diversity of orchids communities in Baikal region]. – In: Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: Materialy III Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii. Yoshkar-Ola; Pushchino. P. 313–316 (In Russ.).
- Chirkova N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L., Luginina E.A. 2011. Ecological-pyotocenotic and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in conditions of southern taiga forests of Kirov region. – Vestnik Tverskogo Univ. 24: 117–126 (In Russ.).
- Chirkova N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L. 2014. State of *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) coenopopulations in Kirov region. – Rastitelnye Resursy. 50 (3): 398–414 (In Russ.).
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen. 97 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Volkmar W., Willg W., Dirk P. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica. 18 (1). 248 p.
- Frank D., Klotz S. 1990. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale). 167 p.
- Gubanov I.A., Kiselyova K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2002. Illustrirovannyi opredelitel' rastenii Srednei Rossii: paprotniki, khvoshchi, golosemennye, pokrytosemennye (odnodol'nye) [Illustrated guide to plants of Middle Russia: ferns, shavegrass, gymno-

- sperms, metaspores (monocotyle)] Т. 1. Moscow. 526 p. (In Russ.).
- Il'ina V.N., Dorogova Yu.A. 2012. On the state of *Hedysarum gmelinii* Ledeb. populations in ecological space (in conditions of middle Volga basin). — *Izvestiya. Samarskogo nauch. centra RAN.* 14 (1): 1745–1749 (In Russ.).
- Il'ina V.N. 2019. Features of the structure of coenotic populations of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo (Orchidaceae). — *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal.* 10 (88): 88–91 (In Russ.).
- Ipatov V.S. 1998. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskiye rekomendatsii [Plant communities description. Guidelines]. St. Petersburg. 93 p. (In Russ.).
- Kapustina N.V., Egorova N.Yu., Egoshina T.L. 2015. State of *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo populations within the area of the State Nature Reserve “Bylina”. — *Vestnik Orenb. Gos. Univ.* 6: 17–24 (In Russ.).
- Kapustina N.V. 2018. Ecological-phytocoenotic characteristics of *Platanthera bifolia* (L.) Rich in the State Nature Reserve “Bylina”. — *Samarskii nauch. vestnik.* 1 (22): 45–50 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kirovskoi oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby [Red Data book of Kirov region: animals, plants, fungi]. 2014. Kirov. 336 p. (In Russ.).
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv [Methods of investigation of forest communities]. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russ.).
- Neshataev Yu.N. 1987. Methody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods of geobotanical data analyses]. Leningrad. 192 p. (In Russ.).
- Ovesnov S.A. 1997. Konspekt flory Permskoi oblasti [Perm regional flora list]. Perm. 252 p. (In Russ.).
- Pianka E.E. 1981. Evolyutsionnaya ekologiya [Evolutionary ecology]. Moscow. 400 p. (In Russ.).
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Т. 3. 1964. Moscow, Leningrad. 530 p. (In Russ.).
- Programma i metodika nablyudeniya za tsenopopulyatsiyami vidov rastenii Krasnoi knigi SSSR [Program and methods of observation of plant species populations from the Red Book of USSR]. 1986. Moscow. 34 p. (In Russ.).
- Tarasova E.M. 2005. Flora gosudarstvennogo prirodnogo zakaznika “Bylina” [Flora of the State nature reserve “Bylina”]. 248 p. (In Russ.).
- Tatarenko I.V. 1996. Orkhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany [Orchids of Russia: life forms, biology, conservation]. Moscow. 207 p. (In Russ.). The Plant List (TPL) <http://www.theplantlist.org/>
- Tsenopopulyatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii) [Plants coenopopulations (population biology reviews)]. 1988. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Tsyganov D.N. 1983. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in the sub zone of coniferous-broad-leaved forests]. 197 p. (In Russ.).
- Wittaker R. 1980. Soobshchestva i ekosistemy [Communities and ecosystems]. Moscow. 327 p. (In Russ.).
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. 2014. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya, okhrana) [Orchids of Russia (biology, ecology, conservation)]. Moscow. 437 p. (In Russ.).
- Vakhrameeva M.G., Denisova L.V., Nikitina S.V., Samsonov S.K. 1991. Orkhidei nashei strany [Orchids of our country]. Moscow. 244 p. (In Russ.).
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Bychenko T.M. 1994. Ecological characteristics of some eurasian orchids. — *Bulleten MOIP Otd. Biol.* 99 (4): 75–82 (In Russ.).
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I. 1996. Problems of orchids stability and conservation in Moscow region. — *Vestnik MGU.* 16 (3): 30–35 (In Russ.).
- Vakhrameeva M.G. 2000. Genus *Dactylorhiza*. — *Biol. flora Moskovskoi oblasti.* 14: 55–86 (In Russ.).
- Zaitsev G.N. 1984. Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike [Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow. 424 p. (In Russ.).
- Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG, 1992. 258 p. (In Germ.).
- Zhukova L.A. 2005. Ekologicheskoye raznoobrazie tsenopopulyatsii model'nykh vidov rastenii v natsional'nom parke “Marii Chodra” [Ecological diversity of coenopopulations of model plant species in national park “Mary Chodra”]. — In: *Bioraznoobrazie rastenii v ekosistemakh Natsionalnogo parka “Marii Chodra”.* Yoshkar-Ola. 196 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmukhametova N.V., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A. 2010. Ekologicheskiye shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rastenii [Ecological scales and methods of analyses of plants ecological diversity]. Yoshkar-Ola. 368 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 1989. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii [Principles and methods of studies of plants coenotic populations]. Kazan. 146 p. (In Russ.).
- Zubkova E.V. 2011. On some peculiarities of D.N. Tsyganov's range ecological scales. — *Izvestia Samarskogo nauch. centra.* 13 (5): 48–53 (In Russ.).