

УДК 582.675:581.526 (471.342)

## ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (*ORCHIDACEAE*) В ДОЛИНЕ РЕКИ ВЯТКА

Н.Ю. Егорова<sup>1</sup>, В.Н. Сулейманова<sup>2</sup>, Т.Л. Егошина<sup>3</sup>

Представлены результаты исследований фитоценологических и демографических параметров ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в хвойных фитоценозах, занимающих разные позиции в сукцессионных рядах долины р. Вятка. Приведены данные по изменению численности и онтогенетического состава в ценопопуляциях вида за период с 2008 по 2016 г. Отмечено увеличение численности в исследуемых ценопопуляциях, что, вероятно, связано с повышением температуры августа и сентября предшествующего года. Показано, что все изученные ценопопуляции нормальные неполночленные. Стабильным участием во все годы наблюдения характеризуются часто доминирующие виргинильные и генеративные особи. Менее постоянны в онтогенетических спектрах иматурные растения. Среди рассматриваемых ценопопуляций доминирует правосторонний тип. Преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей; большинство ценопопуляций характеризуются как умеренно самоподдерживающиеся. По классификации с использованием индекса замещения среди рассматриваемых ценопопуляций отмечается преобладание перспективных ценопопуляций. Исключение составила ценопопуляция 2, которая в течение всего периода наблюдений отличалась слабой эффективностью самоподдержания и неустойчивостью. Требуется принятие мер по сохранению этой ценопопуляции. По классификации «дельта-омега» преобладает молодой тип ценопопуляций.

**Ключевые слова:** *Cypripedium calceolus*, Кировская область, ценопопуляция, демографическая структура, *Orchidaceae*, мониторинг.

Для разработки принципов и критериев охраны редких видов, а также выявления механизмов адаптации к антропогенным преобразованиям среды необходимы исследования биологии и экологии видов на всем протяжении ареала.

В Кировской обл. сведения по редким видам носят фрагментарный характер и представлены в основном материалами, отражающими местонахождения видов (Баранова, 2000; Тарасова, 2007), выявленные в процессе флористических обследований. Лишь для некоторых видов редких растений установлены эколого-фитоценологические и популяционные параметры (Чиркова и др., 2011; Чупракова, Савиных, 2012; Егорова и др., 2014).

Семейство Орхидные (*Orchidaceae*) – одно из самых многочисленных среди однодольных (Dressler, 1981). Вследствие высокой декоративности и специфических биоэкологических особенностей семейство целиком включено во II Приложение Конвенции по международной торговле видами дикой флоры и фауны, находящимися под угрозой исчезновения.

*Cypripedium calceolus* L. (семейство *Orchidaceae*) – северо-евразийско-континентальный вид (Денисова, Вахрамеева, 1978). Распространен в лесной зоне европейской части России, на юге Сибири и Дальнего Востока, включая о. Сахалин (Аверьянов, 1999). Ареал *C. calceolus* охватывает большую часть Европы, включая Скандинавию, Англию и Балканский полуостров,

<sup>1</sup> Егорова Наталья Юрьевна – ст. науч. сотр. отдела экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, канд. биол. наук (n\_chirkova@mail.ru); <sup>2</sup> Сулейманова Венера Нуритдиновна – ст. науч. сотр. отдела экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, канд. биол. наук, доцент кафедры экологии и зоологии ФГБОУ ВПО Вятской государственной сельскохозяйственной академии (venera\_su@mail.ru); <sup>3</sup> Егошина Татьяна Леонидовна – зав. отделом экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, докт. биол. наук, профессор кафедры экологии и зоологии ФГБОУ ВПО Вятской государственной сельскохозяйственной академии (etl@inbox.ru).

не встречается в Средиземноморье, северном и северо-восточном Казахстане, Монголии, северном Китае, Японии и Корее (Аверьянов, 1999).

*S. calceolus* охраняется по всей Европе (Kell at al, 2003; Bilz at al, 2011; IUCN, 2012a,б), включен в Приложение к Резолюции № 4 Постоянного комитета Бернской конвенции (1998) как вид общеевропейского значения (EIONET 2012), занесен в Красные книги МСОП (LR), Российской Федерации (2008) (III категория), всех регионов, где встречается данный вид, в том числе и в Кировской обл. (2014) (III категория), в «Изумрудную книгу Российской Федерации» (2011–2013).

На территории Кировской обл. известны более 50 местообитаний вида. *S. calceolus* охраняется на территории заповедника «Нургуш», ГПЗ федерального значения «Былина», а также в ряде памятников природы в южных районах области (Тарасова, 2005а,б).

Сведения о местообитаниях вида и его популяционных параметрах отрывочны (Чиркова и др., 2011) и недостаточны для разработки критериев охраны.

### Материалы и методы исследования

Исследования проводили в период с 2008 по 2016 г. в пяти ценопопуляциях (ЦП) вида (табл. 1), расположенных в подзоне южной тайги Кировской обл. (Слободской р-н).

Исследуемые ЦП *S. calceolus* приурочены к выходам известняковых пород в долине р. Вятка (ЦП 1–4), а также отмечены в условиях техногенной среды по зарастающим отвалам отработанного известкового карьера – ЦП 5 (окрестности дер. Бакули, Слободской р-н, Кировская обл.).

Климат исследуемой территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет 1,7 °С. Атмосферные осадки приносятся циклонами; средняя годовая сумма осадков 574 мм, их количество неодинаково по годам. За три летних месяца выпадает в среднем 200 мм осадков. Отрицательная сторона климата – большие колебания осадков по годам приводят либо к излишнему увлажнению, либо к засухам.

При изучении ЦП использовали общепринятые подходы и методики (Ценопопуляции растений, 1988). В качестве интегральных характеристик популяционной структуры использованы следующие демографические показатели: индекс возрастности ( $I_{\text{воз.}}$ ) (Уранов, 1975), индекс восстановления ( $I_{\text{в}}$ ) и замещения ( $I_3$ ) (Жукова,

1995), индекс эффективности ( $I_{\text{эф.}}$ ) (Животовский, 2001). Тип ЦП определяли по классификации Т.А. Работнова (Работнов, 1950), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (Животовский, 2001).

Статистическая обработка данных проведена в соответствии с общепринятыми методами и подходами. Данные достоверны при уровне значимости  $P \leq 0,05$ .

### Результаты исследования и их обсуждение

Исследованные местообитания вида приурочены к облесенным склонам долины р. Вятка (класс Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger, 1939) и к зарастающим ивово-сосновыми разнотравными лесами отвалам отработанного известкового карьера, где *Cypripedium calceolus* произрастает на дерново-карбонатных почвах, преимущественно тяжелосуглинистых, реже среднесуглинистых (Чиркова и др., 2011). Близкие эдафические предпочтения вида отмечали исследователи Северной и Центральной Европы (Jackowiak, 1993; Kull, 2003), Великобритании (Kull, 1999), стран Балтии (Kull, 1998), различных регионов России (Фардеева и др., 2010), в том числе северных (Пучнина, 1999; Zheleznaaya, 2015). В то же время в средней полосе России вид часто встречается на дерново-подзолистых и торфяно-болотистых почвах (Моисеева, 1970). Л.В. Аверьянов (1999) отмечает, что вид в северной части ареала встречается почти исключительно в местах выхода известняков на почвах, богатых кальцием, в южной части ареала поселяется на нейтральных и слабокислых, но плодородных почвах и торфяниках. Зачастую *Cypripedium calceolus* встречается на низинных и даже переходных болотах и в северной части ареала (Тетерюк, 2003; Баранова, Пузырев, 2012). Вероятно, различия в показателях эдафической приуроченности могут свидетельствовать о широте адаптивного потенциала вида.

Древесный ярус исследуемых фитоценозов представлен в основном *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. В древостое насаждений с преобладанием *Picea abies* значительна (до 20–30%) примесь *Abies sibirica*. Возраст древостоя в сообществах варьирует от 25 до 80 лет, высота – от 4 до 28 м, сомкнутость крон – от 0,1 до 0,6. Подрост, как правило, разреженный или средней густоты, состоит из *Picea abies*, *Abies sibirica*. В подлеске отмечены 12 видов: *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus*, *Atragene sibirica*,

Т а б л и ц а 1

Характеристика исследуемых местообитаний *Cyripedium calceolus*

Номер ЦП	Тип фитоценоза	Таксационные параметры древесного яруса			
		формула древостоя	сомкнутость крон	возраст древостоя, лет	высота древостоя, м
1	ельник разнотравный	7ЕЗП	0,6	75	22
2	ельник травяной	8Е2П	0,4	70	24
3	сосняк травяной	6С2П1Е1Ос	0,4	70	22
4	ельник с примесью пихты и сосны травяной	6Е2П2С	0,5	80	26
5	сосняк с ивой разнотравный на отвалах отработанного известкового карьера	5С5И	0,1–0,3	25	2–4

*Rosa acicularis*, *Yuniperus communis*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, *Rhamnus cathartica*, *Salix caprea*, *Chamaecytisus ruthenicus*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) варьирует от 25–30% (ЦП 3, 5) до 60% (ЦП 1, 2, 4). Всего зарегистрировано 45 видов высших сосудистых растений. В ТКЯ наряду с лесными видами (*Solidago virgaurea*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum*, *Galium odoratum*) со значительным обилием присутствуют луговые и рудеральные виды (*Galium mollugo*, *Festuca pratensis*, *Heracleum sibiricum*, *Leucanthemum vulgare*, *Taraxacum officinale* и др.). Константными для всех изученных местообитаний являются следующие виды: *Rubus saxatilis*, *Melica nutans*, *Asarum europaeum*, *Fragaria vesca*, *Viola canina*. В сосняке с ивой (разнотравном на отвалах старого отработанного известкового карьера, ЦП 5) помимо *Cyripedium calceolus* произрастают и другие представители сем. *Orchidaceae* – *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, *Epipactis atrorubens*. Отличительная особенность ТКЯ исследованных фитоценозов с *Cyripedium calceolus* – наличие неморальных видов растений (*Rhamnus cathartica*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis* и др.). Мохово-лишайниковый ярус либо представлен небольшими пятнами, образованными зелеными мхами (ЦП 1, 2, 5), либо отсутствует (ЦП 3, 4).

В целом исследованные популяции характеризуются меньшей эколого-фитоценотической вариабельностью, чем расположенные в чуть

более южной части ареала (Khapugin et al, 2017; Ильина, 2018).

В исследуемых ЦП распределение особей неравномерно. Встречаются как единичные побеги *C. calceolus*, так и многочисленные куртины, включающие в среднем 15 растений разных онтогенетических групп. В наиболее крупном скоплении (популяционном локусе) зафиксированы 154 парциальных побега.

Динамика демографической структуры и типов ЦП *C. calceolus* за рассматриваемый период представлена в табл. 2.

Мониторинг состояния численности в период с 2008 по 2016 г. позволил выявить общую для всех ЦП тенденцию увеличения данного показателя более чем в два раза. Установлена положительная коррелятивная связь между численностью особей в популяциях *C. calceolus* (ЦП 1, 2, 4) и суммой среднемесячных температур августа и сентября предшествующего года ( $r = 0,64-0,93$ ).

Рост численности популяций *C. calceolus* зарегистрирован также в северных фрагментах его ареала (Blinova, 2008). Как отмечает Л.В. Пучнина (2017), одна из причин повышения численности особей *C. calceolus* заключается в увеличении продолжительности вегетационного периода, что оказывает влияние на активность вегетативного размножения *C. calceolus* за счет пробуждения спящих почек в следующем году. И.В. Блинова (2008) связывает возрастание численности вида с потеплением климата в последние десятилетия. В то же время исследователи из более южных регионов отмечают, что мелкомасштабные флуктуации численности *C. calceolus* могут быть вызваны экзо-

генными факторами, а климатические характеристики года влияют на динамику численности менее существенно (Фардеева и др., 2010).

Анализ онтогенетической структуры ЦП вида *C. calceolus* показал, что все изученные ЦП являются нормальными неполночленными. Стабильным участием во все годы наблюдения характеризуются часто доминирующие виргинильные и генеративные особи. Менее постоянны в онтогенетических спектрах иматурные растения, отсутствующие в отдельные годы проведения исследований.

Самоподдержание обследованных ЦП *C. calceolus* осуществляется преимущественно вегетативным способом. Семенное возобновление отмечено лишь на начальном этапе формирования ЦП 5, в условиях фитоценоза с несомкнутым ТКЯ и отсутствием мохово-лишайникового покрова. Одна из возможных причин отсутствия семенного возобновления в исследуемых ЦП заключается в фитоценологических особенностях мест произрастания *C. calceolus*. Так, изученные местообитания *C. calceolus* характеризуются среднесомкнутым древостоем (0,5), среднесомкнутым или густым травяно-кустарничковым покровом (25–60%), а также невыраженным или фрагментарным мохово-лишайниковым ярусом. Т. Кull (1998) считает, что для успешного семенного возобновления наиболее важны хорошая освещенность и увлажненность местообитания (за счет мохового покрова). Кроме того, семенное воспроизводство *C. calceolus*, по мнению некоторых исследователей (Charugin и др., 2017), может сдерживать наличие древесного подроста и подлеска.

В целом в исследуемых ЦП преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей. Вегетативное потомство обычно относится к тому же онтогенетическому состоянию, что и материнское, или немного омоложено и образовано от вегетативных и генеративных особей (Татаренко, 1996). С этим, вероятно, и связано преобладание в исследуемых ЦП онтогенетических спектров правостороннего (54,5% ЦП) и бимодального (27,3% ЦП) типов. Бимодальный спектр имеет два максимума: локальный (в группе виргинильных особей), абсолютный (в группе генеративных особей). Левосторонний тип спектра с максимумом на виргинильных особях был отмечен лишь у 18,2% ЦП.

На основе соотношения значений индексов возрастной ( $\Delta$ ) и эффективности ( $\omega$ ) прове-

дено распределение ЦП *C. calceolus* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) (табл. 2). В течение рассматриваемого периода в исследуемых ЦП отмечены 4 типа ЦП: молодые, переходные, зреющие, зрелые. Так, все ЦП с левосторонним типом спектра являются молодыми, большинство ЦП (67%) с бимодальным спектром по классификации «дельта-омега» относятся также к молодым, 33% ЦП – к зреющим.

Наиболее разнообразными типами ЦП по классификации «дельта-омега» от молодых до зрелых характеризуются ЦП *C. calceolus* с правосторонними спектрами. К преобладающему типу относятся зрелые ЦП (42%), менее распространены переходные (33%) и молодые (17%), на долю ЦП зреющего типа приходится лишь 8%.

Динамика онтогенетической структуры ЦП 1 выглядит следующим образом: в 2008 и 2010 гг. преобладает левосторонний спектр. С 2010 г. увеличивается доля особей генеративной группы, что проявляется в бимодальности онтогенетического спектра, который сохраняется на протяжении всего цикла. Демографические показатели на протяжении всего периода наблюдений характеризуются как низкие – молодая ЦП (табл. 2). Однако в 2016 г. индексы возрастности и эффективности повышаются и ЦП переходит в статус зреющей. Тип динамики волнообразный.

Отличительная особенность ЦП 2 состоит в неизменно высокой доле особей генеративного периода (54,5–88,1%) и правостороннем онтогенетическом спектре. Колебания числа особей и увеличение доли прегенеративной фракции в отдельные годы (2010, 2014) способствовало омоложению ЦП и переходу к зреющему типу. Тип динамики флуктуационный.

В ЦП 3 в первый год наблюдения (2008) была высока доля особей прегенеративной фракции (60,7%). ЦП характеризуется как молодая с левосторонним спектром. В 2010–2014 гг. спектр изменился на правосторонний, а тип ЦП – на зрелый. В 2016 г. вновь происходит волна омоложения и спектр становится бимодальным, а ЦП – зреющей. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

В 2008 г. в ЦП 4 весьма значительна доля генеративной фракции (95,8%), спектр правосторонний. Показатели индексов ( $\Delta = 0,492$ ;  $\omega = 0,830$ ) характеризуют ее как зрелую. В 2010 г. в результате омоложения ЦП и появления новых молодых растений спектр приобретает левосторонний характер.

Т а б л и ц а 2

Динамика демографических характеристик и типов ценопопуляций *Surgireium saiceolus*

Номер ЦП	Год	Численность, ос.	Онтогенетические группы, %			$I_b$	$I_3$	$I_{воз.} (\Delta)$	$I_{эф.} (\omega)$	Тип спектра	Тип ЦП («дельта-омега»)
			im	v	g						
1	2008	66	0,0	69,7	30,3	2,300	2,300	0,235	0,553	левосторонний	молодая
	2010	155	0,0	60,0	40,0	1,500	1,500	0,272	0,595	левосторонний	молодая
	2012	177	16,4	41,8	41,8	1,431	1,431	0,271	0,559	бимодальный	молодая
	2014	196	7,1	46,9	45,9	1,233	1,233	0,297	0,595	бимодальный	молодая
	2016	130	7,7	42,3	50,0	1,048	1,048	0,313	0,610	бимодальный	зреющая
	2008	42	0,0	11,9	88,1	0,135	0,135	0,455	0,806	правосторонний	зрелая
2	2010	98	0,0	42,9	57,1	0,750	0,750	0,337	0,670	правосторонний	переходная
	2012	94	1,2	24,5	74,4	0,369	0,369	0,422	0,720	правосторонний	зрелая
	2014	89	2,2	40,4	57,3	0,776	0,776	0,344	0,656	правосторонний	переходная
	2016	112	5,4	39,3	55,4	0,820	0,820	0,330	0,646	правосторонний	зреющая
	2008	56	10,7	50,0	39,3	1,545	1,545	0,261	0,566	левосторонний	молодая
	2010	162	0,0	14,8	85,2	0,174	0,174	0,444	0,793	правосторонний	зрелая
3	2012	52	25,0	32,7	42,3	1,429	1,429	0,270	0,537	правосторонний	молодая
	2014	126	5,6	28,6	65,9	0,524	0,524	0,369	0,691	правосторонний	переходная
	2016	100	2,0	46,0	52,0	0,923	0,923	0,316	0,643	бимодальный	зреющая
	2008	48	0,0	4,2	95,8	0,044	0,044	0,492	0,830	правосторонний	зрелая
	2010	145	0,0	58,6	41,4	1,417	1,417	0,277	0,601	левосторонний	молодая
	2012	208	33,7	24,0	42,3	1,446	1,446	0,265	0,514	бимодальный	молодая
4	2014	253	22,1	28,9	49,0	1,040	1,040	0,290	0,582	правосторонний	молодая
	2016	293	0,3	27,0	72,7	0,376	0,376	0,396	0,737	правосторонний	зрелая
	2014	144	19,4	43,1	37,5	1,667	1,667	0,248	0,537	бимодальный	молодая
	2016	154	8,4	29,9	61,7	0,621	0,621	0,348	0,669	правосторонний	переходная

сторонний характер, а ЦП характеризуется как молодая (показатели индекса возрастности снижаются до 0,265–0,290) вплоть до 2016 г. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

Формирование ЦП 5 в условиях зарастающего сосной и ивой отработанного известкового карьера началось из локуса семенного происхождения, удаленного от других ЦП в 2010 г. На момент обнаружения ЦП была представлена двумя генеративными и одним вегетативным парциальным побегом. В 2014 г. наряду с увеличением общей численности, значительно возросла доля особей генеративной группы, достигнув 37,5%. Спектр бимодальный. Невысокие показатели индексов возрастности и эффективности ( $\Delta = 0,248$ ;  $\omega = 0,537$ ) позволили считать эту ЦП молодой. К 2016 г. в ЦП произошли существенные изменения: отмечено доминирование в онтогенетическом спектре представителей генеративной группы. Спектр приобрел правосторонний характер. Увеличившиеся показатели индексов возрастности и эффективности ( $\Delta = 0,348$ ;  $\omega = 0,669$ ) способствовали перемещению ЦП в ЦП переходного типа.

Появление довольно многочисленных популяций *C. calceolus* в условиях антропогенно трансформированных местообитаний неоднократно отмечалось в литературе и ранее (Вахрамеева и др., 1997; Быченко, 2004). Европейские исследователи рекомендуют охрану таких местообитаний (Whigham, Willems, 2003; Moog et al., 2005).

Для оценки эффективности самоподдержания ЦП приведены индексы восстановления и замещения. Индекс восстановления, оценивающий число потомков, приходящихся на одну генеративную особь, варьирует от 0,04 до 2,30. В первый год наблюдения (2008) ЦП 1 характеризовалась как эффективно самоподдерживающаяся. В последующие годы (в соответствии с условными границами возможностей самоподдержания) (Животовский, Османова, 2019) ЦП 1 относят к умеренно самоподдерживающимся; ЦП 2 отличается неизменно слабой эффективностью самоподдержания. В остальных це-

нопопуляциях наблюдается колебание между умеренной и слабой эффективностью самоподдержания.

По индексу замещения (Жукова, 1995; Жукова, Полянская, 2013), среди исследуемых ценопопуляций выделены 2 типа популяций: неустойчивые ( $I_3 < 1$ ) и перспективные ( $I_3 > 1$ ). Популяции угасающего типа ( $I_3 = 0$ ) во все годы наблюдений не выявлены. Так, ЦП 1 в течение всего рассматриваемого периода характеризовалась как перспективная, а ЦП 2 как неустойчивая. В остальных ЦП наблюдался постепенный переход от одного типа к другому или чередование типов.

### Заключение

Все изученные ЦП *Cypripedium calceolus* приурочены к лесным фитоценозам, подвергающимся разной степени антропогенной нагрузки, со среднесомкнутым проективным покрытием видов травяно-кустарничкового яруса и не выраженным или незначительно выраженным мхово-лишайниковым покровом.

Результаты многолетних наблюдений за состоянием ЦП *Cypripedium calceolus* демонстрируют различные варианты динамики демографической структуры вида, в том числе и по годам в пределах одной ЦП. Демографические параметры характеризуются высокой вариабельностью и достоверно зависят от климатических условий предшествующего вегетационного сезона.

Преобладающим типом спектра среди рассматриваемых ценопопуляций является правосторонний. ЦП с данным типом спектра отличаются наибольшим разнообразием по классификации «дельта-омега» – от молодых до зрелых.

В исследуемых ЦП преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей. Большинство ЦП характеризуются слабой или умеренной эффективностью самоподдержания.

Все исследованные ЦП, за исключением ЦП 2, являются перспективными. ЦП 2 характеризуется как неустойчивая и требует разработки мер по ее сохранению.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Аверьянов Л.В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. Барнаул, 1999. Вып. 2. С. 5–40 [Aver'yanov L.V. Rod bashmachok – *Cypripedium* (Orchidaceae) na territorii Rossii // Turczaninowia. Barnaul, 1999. Vyp. 2. S. 5–40].
- Баранова О.Г. Картограммы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск, 2000. 182 с. [Baranova O.G. Kartogrammy rasprostraneni-

- ya redkikh rastenii v Vyatsko-Kamskom mezhdurech'і. Izhevsk, 2000. 182 s.].
- Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). М.; Ижевск, 2012. 212 с. [Baranova O.G., Puzyrev A.N. Konspekt flory Udmurtskoi Respubliki (sosudistye rasteniya). M.; Izhevsk, 2012. 212 s.].
- Блинова И.В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. № 39 (1). С. 28–35 [Blinova I.V. Populyatsii orkhidnykh na severnom predele ikh rasprostraneniya v Evrope (Murmanskaya oblast'): vliyaniye klimata // Ekologiya. 2008. № 39 (1). S. 28–35].
- Быченко Т.М. Изучение ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья на техногенно нарушенных территориях // Сб. материалов региональной науч.-практ. конференции «Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе». Благовещенск, 2004 Т.1. С. 175–179 [Bychenko T.M. Izuchenie tsenopopulyatsii nekotorykh vidov orkhidnykh Yuzhnogo Pribaikal'ya na tekhnogenno narushennykh territoriyakh // Sb. materialov regional'noi nauch.-prakt. konferentsii «Problemy ekologii i ratsional'nogo ispol'zovaniya prirodnykh resursov v Dal'nevostochnom regione». Blagoveshchensk, 2004 T. 1. S. 175–179].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Загульский М.Н., Блинова И.И. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 35–43 [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V., Litvinskaya S.A., Zagul'skii M.N., Blinova I.I. Vidy evraziyskikh nazemnykh orkhidnykh v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya i nekotorye problemy ikh okhrany // Byul. MOIP. Otd biol. 1997. T. 102. Vyp. 4. S. 35–43].
- Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 68–70 [Denisova L.V., Vakhrameeva M.G. Rod Bashmachok (Venerin bashmachok) // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. M., 1978. Vyp. 4. S. 68–70].
- Егорова (Чиркова) Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егوشина Т.Л. Состояние ценопопуляций *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) в Кировской области // Растительные ресурсы. 2014. Вып. 3. С. 398–414 [Egorova (Chirkova) N.Yu., Suleimanova V.N., Egozhina T.L. Sostoyaniye tsenopopulyatsii *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) v Kirovskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 2014. Vyp. 3. S. 398–414].
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 (DOI: 10.1023/A:1009536128912) [Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii // Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7 (DOI: 10.1023/A:1009536128912)].
- Животовский Л.А., Османова Г.О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола, 2019. 128 с. [Zhivotovskii L.A., Osmanova G.O. Populyatsionnaya biogeografiya rastenii. Ioshkar-Ola, 2019. 128 s.].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений. Вестн. Тверского гос. ун-та. 2013. 32. № 3. С. 160–171. [Zhukova L.A., Polyanskaya T.A. O nekotorykh podkhodakh k prognozirovaniyu perspektiv razvitiya tsenopopulyatsii rastenii. Vestn. Tverskogo gos. un-ta. 2013. 32. № 3. S. 160–171].
- Изумрудная книга Российской Федерации. Территории особого природоохранного значения Европейской России. Предложения по выявлению. Ч. 1. М., 2011–2013. 308 с. [Izumrudnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Territorii osobogo prirodookhrannogo znacheniya Evropeiskoi Rossii. Predlozheniya po vyyavleniyu. Ch. 1. M., 2011–2013. 308 s.].
- Ильина В.Н. Онтогенетическая структура ценогенетических популяций некоторых редких представителей сем. Orchidaceae в условиях антропогенного пресса (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 4 (1). С. 34–39 (DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10088) [Il'ina V.N. Ontogeneticheskaya struktura tsenoticheskikh populyatsii nekotorykh redkikh predstavitelei sem. Orchidaceae v usloviyakh antropogennogo pressa (Samarskaya oblast') // Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 2018. T. 27. № 4 (1). S. 34–39 (DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10088)].
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров, 2014. 336 с. [Krasnaya kniga Kirovskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby. / pod red. O.G. Baranovoi, E.P. Lachokhi, V.M. Ryabova, V.N. Sotnikova, E.M. Tarasovoi, L.G. Tselishchevoi. Kirov, 2014. 336 s.].
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М., 2008. С. 855 [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Rasteniya i griby. M., 2008. S. 855].
- Моисеева А.Б. О произрастании *Cypripedium calceolus* в Березинском заповеднике. Ботаника. Исследования. Минск, Вып. 12. С. XX [Moiseeva A.B. O proizrastanii *Cypripedium calceolus* v Berezinskom zapovednike. Botanika. Issledovaniya. Minsk, Vyp. 12. S. XX].
- Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Семейство Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84 (9). С. 75–81 [Puchnina L.V. Sostoyaniye tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* (Semeistvo Orchidaceae) v karstovykh landshaftakh Severa Evropeiskoi Rossii // Bot. zhurn. 1999. T. 84 (9). S. 75–81].
- Пучнина Л.В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. 2 (Suppl. 1): 125–150 (DOI: 10.24189/ncr.2017.023) [Puchnina L.V. Sostoyaniye populyatsii *Calypso bulbosa* i *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) v Pinezhskom zapovednike // Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka. 2017. 2 (Suppl. 1): 125–150 (DOI: 10.24189/ncr.2017.023)].

- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. 1950. Т. 3. № 6. С. 179–196 [Работнов Т.А. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh. Tr. BIN AN SSSR. 1950. T. 3. № 6. S. 179–196].
- Тарасова Е.М. Сосудистые растения государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, 2005а. 163 с. [Tarasova E.M. Sosudistye rasteniya gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Nurgush». Kirov, 2005a. 163 s.].
- Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров, 2007. 440 с. [Tarasova E.M. Flora Vyatskogo kraia. Ch. 1. Sosudistye rasteniya. Kirov, 2007. 440 s.].
- Тарасова Е.М. Флора Государственного природного заказника «Былина». Киров, 2005б. 222 с. [Tarasova E.M. Flora Gosudarstvennogo prirodnogo zakaznika «Bylina». Kirov, 2005b. 222 s.].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Тетерюк Л.В. Башмачок настоящий // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург. 2003. С. 28–42. [Tetryuk L.V. Bashmachok nastoyashchii // Biologiya i ekologiya redkikh rastenii Respubliki Komi. Ekaterinburg, 2003. S. 28–42].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov. Biol. nauki. 1975. № 2. С. 7–34].
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП. 1969. Т. 79. № 1. С. 119–135 [Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsii mnogoletnikh rastenii. Byul. MOIP. 1969. T. 79. № 1. S. 119–135].
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2010. Т. 152. Кн. 3. С. 159–173 [Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Krasil'nikova O.V. Mnogoletnyaya dinamika ontogeneticheskoi i prostranstvennoi struktury tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* L. // Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki. 2010. T. 152. Kn. 3. S. 159–173].
- Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др.; под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 184 с. [Tsenopopulyatsii rastenii: ocherki populyatsionnoi biologii / L.B. Zaugol'nova, L.A. Zhukova, A.S. Komarov i dr.; pod red. T.I. Serebryakovoi, T.G. Sokolovoi. M., 1988. 184 s.].
- Чиркова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егوشина Т.Л., Лугинина Е.А. Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология, 2011. Вып. 24. № 32. С. 117–126 [Chirkova N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L., Luginina E.A. Ekologo-fitotsenoticheskaya i demograficheskaya kharakteristika tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* L. v usloviyakh yuzhnotaezhnykh lesov Kirovskoi oblasti // Vestn. TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya, 2011. Vyp. 24. № 32. S. 117–126].
- Чупракова Е.И., Савиных Н.П. Биоморфология и особенности ценопопуляций *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в подзоне южной тайги // Вестн. Тверского государственного ун-та. Сер. Биология и экология. 2012. № 28. С. 102–118 [Chuprakova E.I., Savinykh N.P. Biomorfologiya i osobennosti tsenopopulyatsii *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) v podzone yuzhnoi taigi // Vestn. Tverskogo gosudarstvennogo un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2012. № 28. S. 102–118].
- Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, 2011.
- Blinova I.V. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. N 1. P. 26–33 (DOI: 10.1134/S1067413608010050).
- Dressler R.L. The orchids natural history and classification. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1981. 332 p.
- EIONET. Online report on Article 17 of the Habitats Directive: conservation status of habitat types and species of Community interest (2001–2006). Paris: European Topic Centre on Biological Diversity for the European Commission (DG Environment). 2012. Available at: <http://biodiversity.eionet.europa.eu/article17>.
- IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 2012 a. iv + 32 pp.
- IUCN. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 2012 b. iii + 41 pp.
- Jackowiak B. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Poznaniu (Atlas of distribution of vascular plants in Poznań). Pr. Zakł. Takson. Rośl. 1993. UAM Pozn. 2.
- Kell R.L., Barrett P.J., Cribb P. Orchid conservation. Kota Kinabalu, Sabah: Natural history publications (Borneo), 2003. P. 113–136.
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Vargot E.V. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: a case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia) // Lankesteriana. 2017. Vol. 17. N 3. P. 417–431 (DOI: 10.15517/lank.v17i3.31577).
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecology. Biological flora of the British Isles. 1999. N 87. P. 913–924 (DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x).
- Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Orchid population biology conservation and challenges / ed. by S. Wait. // Botanical J. of the Linnean Society. 1998. Vol. 126. P. 27–38.
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. Interpretating population trends through short-term and long-term monitoring / T. Rytteri, Ü. Kukk, T. Kull, A. Jäkäläniemi, M. Reitalu (Eds.), *Monitoring of threatened vascular plants in Estonia and Finland – methods and experiences*. Vammalan Kirjapaino Oy, Vammala: Finnish Environment Institute. 2003. P. 71–75.
- Moog D., Stefanie Kahmen S., Poschlod P. Application of CSR- and LHS-strategies for the distinction of differently managed grasslands // Basic and Applied Ecology. 2005. Vol. 6. P. 133–143.



Whigham D.F, Willems J.H. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation. Kota Kinabalu, Sabah, 2003. *Orchid Conservation*. P. 137–158.

Zheleznaya E. Results of a study of *Cypripedium* in several regions of Siberia (Russia). *European Journal of Environmental Sciences*. 2015. Vol. 5. N 2. P. 134–141 (DOI: 10.14712/23361964.2015.86).

Поступила в редакцию 11.10.2019  
Принята к публикации 25.02.2020

**THE DYNAMICS OF THE DEMOGRAPHIC STRUCTURE  
OF POPULATIONS OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (ORCHIDACEAE)  
IN THE VALLEY OF THE RIVER VYATKA**

*N.Yu. Egorova*<sup>1</sup>, *V.N. Suleimanova*<sup>2</sup>, *T.L. Egoshina*<sup>3</sup>

The paper presents the results of coenotic and demographic parameters study of *Cypripedium calceolus* L. populations in coniferous plant communities that occupy different positions in succession lines of river Vyatka valley. Census and study of ontogenetic spectres of the species in 2008–2016 show that populations have increased probably due to temperature rise in August and September of antecedent year. All studied populations are normal and incomplete. Virginile and generative individuals are stable and often dominate. Less constant are immature plants which are absent in some years of observation. Dominating spectre type of the populations is right-sided. Vegetative reproduction is characterised by poor rejuvenation which defines populations as moderately self-renewable. Index of substitution states that prospective populations prevail in the study, excluding population 2 which was unstable and ineffective in self-renewal during the whole study period (and needs conservation measures). Delta-omega classification shows that young populations prevail in the study.

**Key words:** *Cypripedium calceolus*, Kirov region, population, demographic structure, *Orchidaceae*, monitoring.

<sup>1</sup> Egorova Natalya Yurievna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (n\_chirkova@mail.ru);  
<sup>2</sup> Suleimanova Venera Nuritdinovna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Department of Ecology and zoology, Vyatka State Agricultural Academy (venera\_su@mail.ru);  
<sup>3</sup> Egoshina Tatyana Leonidovna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Department of Ecology and zoology, Vyatka State Agricultural Academy (etl@inbox.ru).