

БОТАНИКА

УДК 582.5:581.52

doi: 10.17223/19988591/47/3

Н.Ю. Егорова¹, В.Н. Сулейманова^{1,2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства
и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, г. Киров, Россия

² Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров, Россия

Оценка состояния ценопопуляций *Suqripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка

Приведена оценка состояния ценопопуляций *Suqripedium calceolus* L. (сем. *Orchidaceae* Juss.) на выходах известняковых пород по склонам долины р. Вятка по демографическим и морфологическим характеристикам. Установлено, что онтогенетическая структура ценопопуляций *S. calceolus* нормальная, неполночленная, правостороннего или бимодального типов. Отмечены незначительные колебания количественного соотношения разных онтогенетических состояний. Представлен анализ структуры изменчивости морфологических признаков. Описаны онтогенетические тактики и стратегии выживания вида в условиях рассматриваемого фрагмента ареала. По характеру проявления согласованности в организации морфологической структуры растений для вида выявлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Показаны результаты комплексной оценки состояния организменных и популяционных характеристик *S. calceolus*; установлено, что большинство исследуемых ценопопуляций находится в состоянии, «близком к угрожаемому», и нуждаются в сохранении местообитаний.

Ключевые слова: *Suqripedium calceolus* L.; *Orchidaceae*; ценопопуляция; виталитет; изменчивость морфологических признаков.

Введение

Одной из основных задач сохранения биоразнообразия является инвентаризация и мониторинг состояния популяций редких и нуждающихся в охране видов растений. На сегодняшний день многие представители семейства *Orchidaceae* находятся под угрозой исчезновения, что обуславливает необходимость выявления на национальном и международном уровнях наиболее значимых угроз их природным популяциям [1, 2]. В свою очередь определение причин уязвимости видов этого семейства невозможно без исследований демографических параметров популяций, репродуктивной биологии, онтогенеза, идентификации единиц сохранения и других аспектов [3].

Cypripedium calceolus L. (семейство *Orchidaceae*) – евразийский бореальный вид. В Кировской области известны более 50 местообитаний вида; охраняется на территории заповедника «Нургуш», а также в ряде памятников природы в южных регионах области, занесен в Красную книгу Кировской области (III категория) [4]. *C. calceolus* также включен в Красные книги 59 регионов Российской Федерации [5] и имеет международный статус охраны: III (VU); в IUCN Red List Category (Europe): NT; EU Wildlife Trade Regulation: A. Вид включен в Приложение II к Конвенции СИТЕС, Приложение I к Бернской конвенции и в Приложения II и IV к Директиве Европейского союза о местообитаниях [6].

Исследования популяционной биологии *C. calceolus* различной степени подробности приведены для некоторых фрагментов ареала вида: Южный Урал [7], Центральная Россия [8–10], Северо-Западный регион [11], Восточная и Западная Европа [12–17]. В Кировской области комплексное изучение состояния популяций этого вида ранее не выполнялось. Имеющиеся сведения о распространении *C. calceolus* не достаточны для организации постоянного мониторинга, и принятия эффективных мер по его сохранению и охране на территории области.

Цель данного исследования – изучить демографические и морфологические показатели и провести оценку состояния ценопопуляций *C. calceolus* на выходах известняковых пород по склонам долины р. Вятка.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 2014 г. в 5 ценопопуляциях (ЦП) *C. calceolus* (табл. 1), расположенных в подзоне южной тайги Кировской области (Слободской район).

Таблица 1 [Table 1]

Местонахождения изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus*
[Locations of the studied *Cypripedium calceolus* coenopopulations]

№ ЦП [CP No]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
CP 1	Окр. п. Первомайский, верхняя часть крутого склона южной экспозиции коренного берега р. Вятка [Vicinity of Pervomaisky village, the upper part of the steep slope of the southern exposure on the Vyatka river bedrock valley]	58°41'267 N 050°10'110 E	Ельник разнотравный [Spruce herb forest]
CP 2	Окр. д. Успенское, верхняя часть крутого склона юго-западной экспозиции коренного берега р. Вятка [Vicinity of Uspenskoye village, the upper part of the steep slope of the southwestern exposure on the Vyatka river bedrock valley]	58°40'808 N 050°09'884 E	Ельник травяной [Spruce herb forest]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ ЦП [CP No]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
CP 3	Окр. д. Успенское, средняя часть пологого холма восточной экспозиции коренного берега р. Вятка [Vicinity of Uspenskoye village, the middle part of a gentle hill of the eastern exposure on the Vyatka river bedrock valley]	58°41'128 N 050°11'094 E	Сосняк травяной [Pine herb forest]
CP 4	Окр. д. Бакули, крутой склон юго-восточной экспозиции (около 30%) коренного берега р. Вятка [Vicinity of Bakuli village, a steep slope of the southeast exposure (about 30%) on the Vyatka river bedrock valley]	58°41'201 N 050°11'425 E	Ельник с примесью пихты и сосны травяной [Spruce herb forest mixed with fir and pine]
CP 5	Окр. д. Бакули, крутые склоны, (1–7 м) техногенного характера коренного берега р. Вятка [Vicinity of Bakuli village, steep slopes (1-7 m) of technogenic character on the Vyatka river bedrock valley]	58°41'269 N 050°11'183 E	Зарастающие сосной, елью, осиной и разнотравьем отвалы старого отработанного известкового карьера [Dumps of an old depleted limestone quarry overgrown with pine, spruce, aspen and herbs]

При изучении ЦП использовали общепринятые методики [18–21]. Для анализа онтогенетической структуры применяли следующие характеристики: индекс возрастности (Δ), индекс эффективности (ω), классификация «дельта-омега» [22–24].

На каждой учетной площади определяли следующие морфометрические параметры генеративных особей: высоту побега, число цветков, число листьев, длину, ширину и число жилок 1-го листа (в основании побега) срединной формации. В цветке измеряли длину и ширину (по наиболее широкой части) губы и длину лопасти губы. Анализ структуры изменчивости признаков выполнен в соответствии с рекомендациями Н.С. Ростовской [25]. По особенностям соотношения общей и согласованной изменчивости выделяют 4 группы признаков. Эколого-биологические индикаторы адаптивной изменчивости организмов – признаки, отражающие согласованную изменчивость особей в неоднородной среде. Это сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности. Биологические индикаторы – «ключевые» признаки или показатели, изменения которых определяют общее состояние системы. Эти признаки характеризуются высокой согласованной изменчивостью при низкой общей изменчивости признаков. Генотипические или таксономические индикаторы, признаки с низкой общей и согласованной изменчивостью. Экологические индикаторы – это признаки,

изменчивость которых определяется преимущественно влиянием внешних факторов и изменения которых слабо согласованы с общей системой организма. Эти признаки характеризуются высокой общей изменчивостью и низкой согласованной изменчивостью признаков.

Оценка виталитетного типа ЦП проведена с использованием критерия Q [26] путем усреднения нормированных значений всех оцениваемых признаков растений по средним для всей выборки особей. Результаты ранжировались по трем классам: (а) – высокий виталитет, (b) – средний, (с) – низкий. Далее Ю.А. Злобин предлагает выделять три типа ЦП, соответствующих следующим условиям: $Q=1/2 (a+b) > c$ – процветающие; $Q=1/2 (a+b) = c$ – равновесные; $Q=1/2 (a+b) < c$ – депрессивные [26].

При оценке типов онтогенетических тактик и стратегий использовали методические разработки Ю.А. Злобина [26–27] с дополнениями А.Р. Ишбирдина с соавт. [28–30]. Для координации ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий использовали индекс виталитета ценопопуляций (IVC), т.е. коэффициент жизнениности, с использованием выравнивания средних значений параметров по ценопопуляциям, методом взвешивания [28–30]. Наибольшее значение коэффициента соответствует наилучшим условиям произрастания, наименьшее – наихудшим.

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с общепринятыми методами и подходами. Для определения статистической значимости различий использовали t -критерий Стьюдента ($p \leq 0,05$).

Оценку состояния и природоохранной значимости ценопопуляций редких видов определяли по интегрированному показателю (SC) организменных и популяционных характеристик вида [31]. Интегрированный показатель определяли по среднему показателю для всех оцениваемых параметров и оценивали по трехбалльной системе для видов низкого риска (II и III категории редкости по МСОП): 1,00–1,67 – «вызывающая меньше всего беспокойства»; 1,68–2,34 – «находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому»; 2,35–3,00 – «зависящая от сохранения».

При оценке уровня антропогенной нагрузки (слабый, средний, сильный) оперировали относительными (сопоставительными) экспертными оценками, позволяющими ранжировать по этим показателям изученные ЦП вида.

Результаты исследования и обсуждение

Склоновые участки коренного берега р. Вятка характеризуются произрастанием на дерново-карбонатных почвах разнообразных растительных сообществ. Исследованные ЦП *S. calceolus* входят в состав лесных фитоценозов (еловых с примесью пихты и сосновых травяного типа) верхней и средней части коренных склонов преимущественно южной экспозиции, а также вид отмечен в условиях техногенной среды по зарастающим отвалам обработанного известкового карьера [32]. Локализация и краткая характери-

стика изученных ЦП *C. calceolus* представлена в табл. 1. Ниже приводятся результаты определения популяционно-онтогенетических особенностей и адаптивных возможностей этого вида в различных эколого-ценотических условиях.

Вследствие особенностей своей жизненной формы *C. calceolus* формирует ЦП, представленные небольшими рассеянными компактными куртинами. Исследованные ЦП насчитывают от 100 (ЦП 3) и почти до 300 особей (ЦП 4). Численность особей в ЦП 1 равна 130 особям, ЦП 2 – 112 ос., ЦП 5 – 154 особям. Средняя плотность на единицу площади варьирует от 5,3 до 27,8 ос./кв. м (табл. 2). Онтогенетические спектры изученных ЦП – неполночленные, одновершинные с максимумом на генеративных растениях (рис. 1), что характерно для корневищных видов со сложным онтогенезом и неглубоким омоложением [33]. Доля генеративных особей варьирует от 47 до 72%.

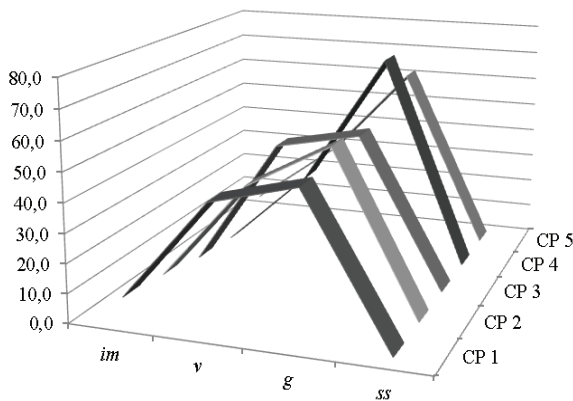


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Cyripedium calceolus* L. По оси x – онтогенетическое состояние: *im* – иматурное; *v* – виргинильное; *g* – генеративное; *ss* – субсенильное; по оси y – доля особей данного онтогенетического состояния, %, по оси z – номера ценопопуляций (1–5)

[Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Cyripedium calceolus* L. coenopopulations. On the X axis - Ontogenetic state: *im* - immature, *v* - virgin, *g* - generative, *ss* - subsenile; on the Y axis - Part of individuals of this ontogenetic state, %; on the Z axis - Number of coenopopulations (1-5)]

В прегенеративной группе доминируют виргинильные особи: доля их участия составляет от 26 до 46%. На растения иматурного онтогенетического состояния приходится от 0,34 до 8,44%. Проростки и ювенильные растения семенного происхождения не были зафиксированы. Это свидетельствует о том, что поддержание численности в исследуемых ЦП осуществляется преимущественно вегетативным способом. Отсутствие семенного возобновления связано, вероятнее всего, с эколого-фитоценотическими особенностями мест произрастания *C. calceolus*. Так, все изученные местообитания характеризуются среднесомкнутым древостоем (0,5), весьма густым травяно-кустарничковым покровом (около 60%), а также невыраженным или фрагмен-

тарным мохово-лишайниковым ярусом, тогда как для успешного семенного возобновления, по мнению Т. Kull [34], наиболее важны хорошая освещенность и увлажненность местообитания (за счет мохового покрова).

Распределение ЦП исследуемого вида согласно классификации «дельта-омега» представлено на рис. 2. На основе соотношения значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) все исследуемые ЦП *C. calceolus*, за исключением ЦП 4, относятся к зреющим. ЦП 4 характеризуется как зрелая. Отличительной особенностью данной ЦП является высокая доля особей генеративной группы (72%). Следует также отметить, что ЦП 5 находится в пограничной зоне между зреющим и переходным типом.

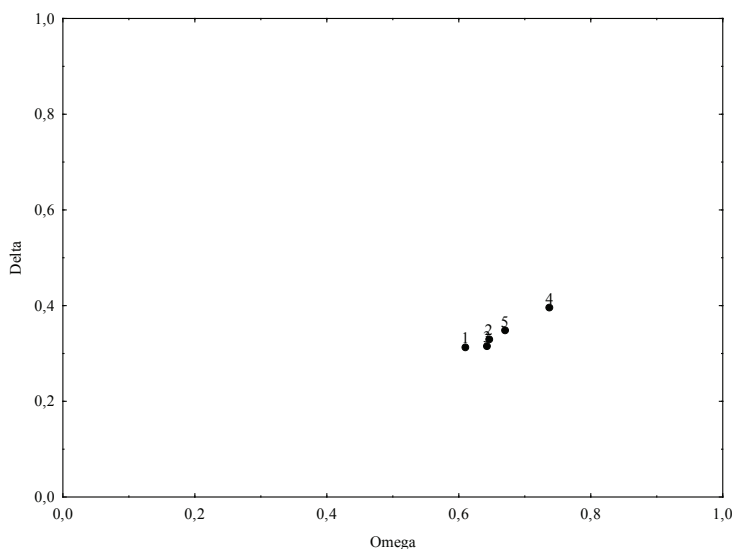


Рис. 2. Распределение ценопопуляций *Cypripedium calceolus* по классификации Л.А. Животовского (2001): по оси x – индекс эффективности (ω), по оси y – индекс возрастности (Δ)

[Fig. 2. The distribution of *Cypripedium calceolus* coenopopulations according to LA Zhitovskiy's classification (2001): on the X axis - Efficiency index (ω), on the Y axis - Age index (Δ)

Величина индекса возрастности (Δ) варьирует от 0,31 до 0,40. Индекс эффективности (ω) имеет достаточно высокие значения (0,61–0,74), что свидетельствует об устойчивом состоянии рассматриваемых ценопопуляций.

Особенности изменчивости морфологических признаков исследуемого вида представлены в немногочисленных исследованиях [7, 35]. В условиях рассматриваемого фрагмента ареала высота генеративных побегов *C. calceolus* достаточно сильно колеблется от 12,40 до 52,90 см (в среднем составляет $32,55 \pm 0,83$ см). Число листьев – относительно стабильная величина и изменяется в пределах от 4 до 6, за исключением 4 ЦП, где данный признак может достигать 7. Длина и ширина листа значительно варьируют от 5,50 до 19,80 см (в среднем – $12,52 \pm 0,23$ см) и от 2,90 до 10,50 см (в среднем

6,41±0,14 см) соответственно. При увеличении длины листа наблюдается и увеличение его ширины ($r = 0,76$).

Наиболее часто в исследуемых ЦП встречаются одно- и двухцветковые генеративные побеги. Исключением стала 4 ЦП, в которой зафиксированы побеги с 3 цветками. Длина и ширина губы изменяются от 17,5 до 43,0 и от 11,10 до 30,40 мм соответственно. В среднем длина губы составляет 31,53±0,32 мм, ширина – 20,69±0,27 мм. Длина лопасти губы является достаточно стабильным признаком (среднее значение – 16,12±0,20 мм).

На рис. 3 представлена структура изменчивости морфологических признаков *C. calceolus*. Коэффициент вариации исследуемых признаков *C. calceolus* изменяется от 11,69 до 36,07%, коэффициент детерминации колеблется от 0,08 до 0,31.

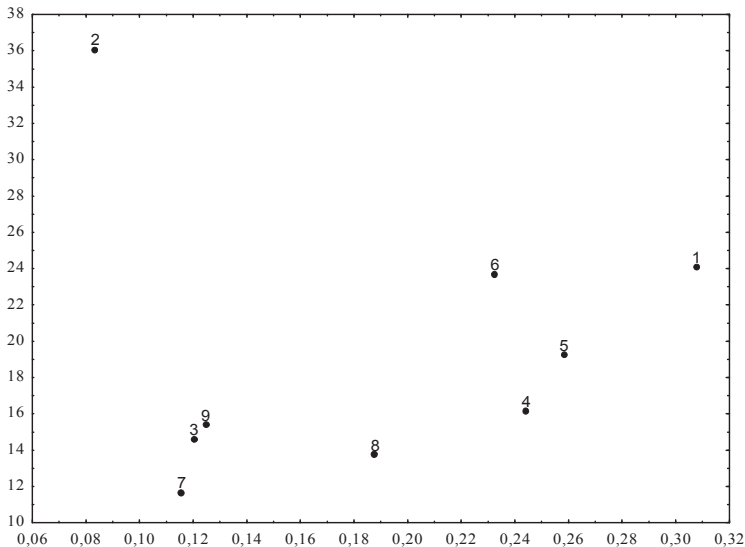


Рис. 3. Структура изменчивости морфологических признаков

Cypripedium calceolus в исследованных ценопопуляциях: по оси ординат – коэффициент вариации признака (CV), по оси абсцисс – коэффициент детерминации (r^2_{ch}):

1 – высота побега, см; 2 – число цветков, шт.; 3 – число листьев, шт.; 4 – длина листа, см; 5 – ширина листа, см; 6 – число жилок листа, шт.; 7 – длина губы, мм; 8 – ширина губы, мм; 9 – длина лопасти губы, мм

[Fig. 3. The structure of variability of *Cypripedium calceolus* morphological signs in the investigated coenopopulations: on the Y axis - Coefficient of variation (CV),

on the X axis - Coefficient of determination (r^2_{ch}): 1 - Plant height, cm; 2 - Number of flowers, pcs.; 3 - Number of leaves, pcs.; 4 - Length of the leaf, cm; 5 - Width of the leaf, cm; 6 - Number of leaf veins, pcs.; 7 - Length of the lip, mm; 8 - Width of the lip, mm; 9 - Length of the blade lip, mm]

Среди морфологических признаков *C. calceolus* эколого-биологическим индикатором адаптивной изменчивости организма является такой признак, как высота побега. Этот признак отличается высоким показателем коэффи-

циента вариации (24,08%) и коэффициента детерминации (0,31). Он наиболее изменчив и зависит от внешних факторов.

Биологическими индикаторами выступают признаки листа: длина, ширина и число жилок. Они характеризуются самыми высокими среди изученных признаков показателями коэффициента детерминации (0,23–0,26) и относительно низкими значениями коэффициента вариации (16,16–23,65%).

К генетическим индикаторам отнесены такие признаки, как число листьев и параметры цветка (длина, ширина губы и длина лопасти губы). В качестве экологического индикатора дифференцирован такой признак, как число цветков. Он наиболее изменчив и характеризуется высоким коэффициентом вариации (36,07%) при низком значении коэффициента детерминации (0,08).

Характеристики жизненности и виталитетного типа ЦП *C. calceolus* приведены в табл. 2. На градиенте ухудшения условий обитания, который выстраивали по уменьшению IVC, получен следующий ряд ЦП: 4 (1,14) → 3 (1,02) → 2 (1,01) → 1 (1,0) → 5 (0,83).

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика виталитетной структуры ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L.
[Characteristics of the vitality structure of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations]

№ ЦП [CP No]	Доля особей по классам виталитета [The proportion of individuals according to the class of vitality], %			Индекс каче- ства ЦП Q [The index of coenopopula- tion quality Q]	Индекс виталитета ЦП IVC [The index of coenopopula- tion vital- ity IVC]	Виталитет- ный тип це- нопопуляции [Vitality type of coeno- population]
	Крупные, a [Large, a]	Средние, b [Average, b]	Мелкие, c [Small, c]			
CP 1	20,59	67,65	11,76	18,5	1,00	Процве- тающая [Prospering]
CP 2	30,95	47,62	21,43	23,0	1,01	«
CP 3	28,57	57,14	14,29	20,0	1,02	«
CP 4	60,98	14,63	24,39	28,0	1,14	«
CP 5	0,0	75,61	24,39	15,5	0,83	Депрессивная [Depressive]

Оценка жизненности ЦП *C. calceolus* по индексу виталитета ценопопуляций показала, что в наиболее благоприятных условиях находится ЦП 4. Для данной ЦП установлены максимальные значения показателей виталитета (IVC = 1,14) и качества (Q = 28,0), а также наибольшее число особей с высоким виталитетом – 60,98%. Наименее благоприятные условия характеризуют ЦП 5, показатели виталитета (IVC = 0,83) и качества (Q = 15,5) здесь, напротив, минимальные.

При оценке виталитетного типа ЦП с использованием критерия Q выявлено, что почти все изученные ЦП *C. calceolus* характеризуются как про-

цветающие. Исключением стала ЦП 5, которая относится к депрессивному типу. Отличительной особенностью этой ЦП является отсутствие особей высокого виталитета (доля а) при высокой доле участия особей среднего (доля b – до 75,61%) и низкого (доля с – 24,39%) уровней виталитета.

Среди всех процветающих ЦП *C. calceolus* в наилучшем положении находится ЦП 4, с самыми высокими показателями виталитета (1,14) и Q (28); наихудшие условия складываются в ЦП 1, где показатели виталитета (1,0) и Q (18,5) более низкие.

Наиболее представлены в рассматриваемых ЦП особи со средней жизненностью – от 47,62 до 75,61% (в среднем – 52,53%). Исключением является 4 ЦП, в которой эти особи составляют 14,63% от общего числа особей. На особи с высокой жизненностью приходится от 20,59 до 60,98%. В 5 ЦП они отсутствуют. Доля участия особей с низкой жизненностью варьирует от 11,76 до 24,39%.

Исследуемый вид обладает узким набором онтогенетических тактик. Свойственными типами онтогенетических тактик являются конвергентная, дивергентная и дивергентно-конвергентная.

Анализ вариабельности морфологических признаков *C. calceolus* показал, что в основном признаки проявляют конвергентную или дивергентную тактику, т.е. в неблагоприятных условиях роста признаки всегда имеют относительно высокую или низкую изменчивость. Конвергентная тактика проявляется в уменьшении изменчивости признака при усилении стресса и выявлена для параметров цветка, таких как число цветков (рис. 4), длина, ширина губы, длина лопасти губы. Максимальная степень изменчивости числа цветков ($CV = 40,89\%$) достигается в наилучших условиях обитания ($IVC = 1,14$), при ухудшении условий среды ($IVC = 0,83$) изменчивость признака падает ($CV = 35,59\%$).

Дивергентная онтогенетическая тактика характеризует изменчивость следующих признаков: число листьев, длина и ширина листа, длина побега (рис. 5). При ухудшении условий роста изменчивость признака возрастает. Наибольшая вариабельность длины побега ($CV = 32,09\%$) отмечена при нарастании стресса ($IVC = 0,83$), при благоприятных условиях среды ($IVC = 1,14$) вариабельность признака уменьшается ($CV = 14,09\%$).

Дивергентно-конвергентная тактика установлена для изменчивости числа жилок листа (рис. 6). При этом изменчивость признака при ухудшении условий обитания сначала повышается, а затем понижается.

Онтогенетическая стратегия *C. calceolus* соответствует смешанному типу с чередованием стрессовой и защитной составляющих. Первоначально при ухудшении условий роста до умеренного уровня происходит снижение морфологической целостности, что отражается в понижении значений коэффициента детерминации до 0,13% (рис. 7). Дальнейшее усиление стресса включает защитные механизмы регуляции взаимообусловленности развития морфологических структур, компенсирующие неблагоприятные экологиче-

ские и ценогические воздействия [36], что находит отражение в повышении индекса морфологической интеграции до 0,21. Сходный тип онтогенетической стратегии отмечают у *C. calceolus* М.М. Ишмуратова и А.Р. Ишбирдин [7] в условиях Южного Урала.

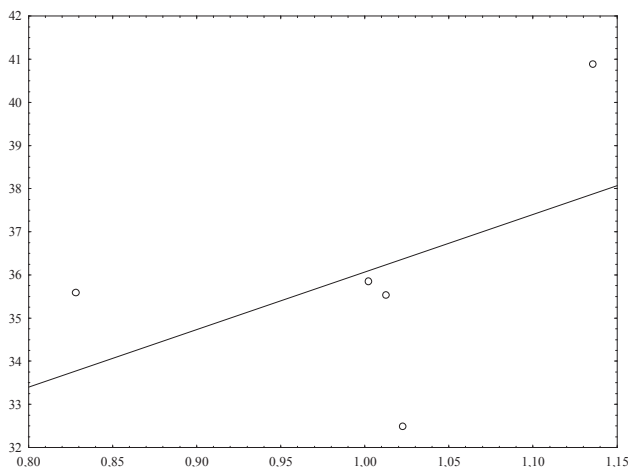


Рис. 4. Изменчивость числа цветков *Cypripedium calceolus* на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC)

[Fig. 4. The variability of the number of *Cypripedium calceolus* flowers on the gradient of deterioration of habitat conditions: on the Y axis - Coefficient of variation (CV), on the X axis - Index of coenopopulation vitality (IVC)]

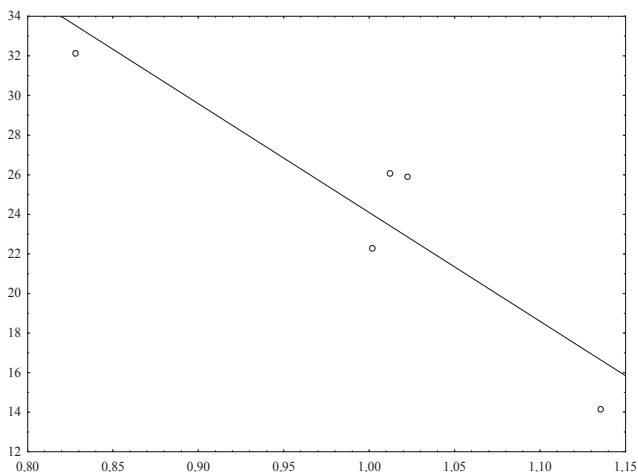


Рис. 5. Изменчивость длины генеративного побега *Cypripedium calceolus* на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC)

[Fig. 5. The variability of the plant height of *Cypripedium calceolus* on the gradient of deterioration of habitat conditions: on the Y axis - Coefficient of variation (CV), on the X axis - Index of coenopopulation vitality (IVC)]

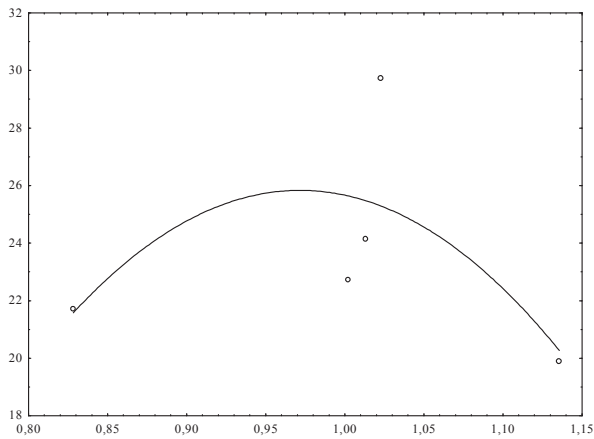


Рис. 6. Изменчивость числа жилок листа *Cypripedium calceolus* на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC)
 [Fig. 6. The variability of the number of leaf veins of *Cypripedium calceolus* on the gradient of deterioration of habitat conditions: on the Y axis - Coefficient of variation (CV), on the X axis - Index of coenopopulation vitality (IVC)]

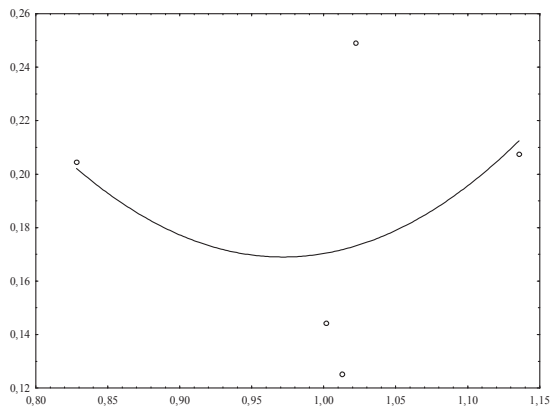


Рис. 7. Тренд онтогенетической стратегии ценопопуляций *Cypripedium calceolus*: по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2_{ch}), по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC)
 [Fig. 7. Trend of ontogenetic strategy of coenopopulations of *Cypripedium calceolus*: on the X axis - Index of coenopopulation vitality (IVC), on the Y axis - Coefficient of determination signs (r^2_{ch})]

Диапазон среднего значения интегрированного показателя (SC) состояния рассматриваемых ЦП *C. calceolus* находится в пределах от 1,6 до 2,4 (табл. 3).

Наименее благоприятным состоянием характеризуется ЦП 1 (средний балл SC = 2,4), для которой характерна самая низкая доля генеративных особей.

Таблица 3 [Table 3]

**Показатели природоохранной значимости и состояние изученных ценопопуляций
Cypripedium calceolus
[Indicators of environmental significance and status of the studied populations
of *Cypripedium calceolus*]**

№ ЦП [CP No]	IVC (A)	R^2_{ch} (B)	Доля генеративных особей (C) [Proportion of generative individuals], %	Плотность (D) [The coenopopulation density, ind./m ²]	Уровень антропогенной нагрузки (E) [Level of anthropogenic load]	Параметры оценки состояния [Parameters of status assessment]					Средний балл SC [The average score SC]
						A	B	C	D	E	
CP 1	1,00	0,14	47,69	16,3	Средний [Average]	2	3	3	2	2	2,4
CP 2	1,01	0,13	54,46	5,3	«	2	3	3	1	2	2,2
CP 3	1,02	0,25	52,00	25,0	«	2	1	3	1	2	1,8
CP 4	1,14	0,21	72,70	18,3	«	1	2	1	2	2	1,6
CP 5	0,83	0,20	61,69	27,8	«	3	2	2	1	2	2

Примечание. А – индекс виталитета ценопопуляций (IVC), В – выраженность защитной стратегии, С – доля генеративных особей, %, D – плотность, ос./м², E – уровень антропогенной нагрузки, SC – интегрированный показатель состояния ценопопуляций.

[*Note.* A - Index of coenopopulation vitality (IVC), B - Severity of the protective strategy (R^2_{ch}), C - Proportion of generative individuals, %, D - Coenopopulation density, ind./m², E - Level of anthropogenic load, SC - Integrated indicator of the state of coenopopulations]

Данная ЦП относится к категории «зависящих от сохранения» и в большей степени нуждается в ведении определенных мер для ее сохранения. Остальные ЦП (2–5) находятся в состоянии, «близком к угрожаемому». Наиболее критическим состоянием среди ЦП этой группы характеризуется ЦП 2, угрозу которой несет ее малочисленность. Наименьшее беспокойство вызывают ЦП 3 и 4 (средний балл SC составляет 1,8 и 1,6 соответственно). Удовлетворительное состояние этих ЦП обусловлено высоким уровнем жизненности, плотности и генеративности.

Выводы

1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *C. calceolus* нормальная, неполночленная, с преобладанием особей генеративной группы. По классификации «дельта-омега» исследуемые ЦП отличаются небольшим разнообразием: большинство характеризуются как зреющие, а ЦП 4 является зрелой.

2. Для целей ускоренной экспресс-оценки состояния ценопопуляций *C. calceolus* могут быть использованы выделенные биологические индикаторы – признаки листа (длина, ширина, число жилок). При выявлении и оценке воздействия средовых факторов (эколого-ценотические условия) на

состояние особей и ценопопуляций в большей степени значимы экологические (число цветков) и эколого-биологические признаки (высота побега). Наиболее полная оценка состояния ценопопуляций при организации длительного мониторинга может быть получена при использовании всех трех групп индикаторов.

3. Наиболее благоприятные условия для *C. calceolus* складываются в условиях ельника с примесью пихты и сосны травяного (ЦП 4). В наименее благоприятных условиях произрастают растения на техногенно нарушенном субстрате старого отработанного известкового карьера, зарастающего сосной, елью, осиной и разнотравьем (ЦП 5).

4. Исследуемый вид обладает узким набором онтогенетических тактик: конвергентная, дивергентная и дивергентно-конвергентная.

5. По характеру проявления согласованности в организации морфологической структуры растений для вида установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Подобный тип онтогенетической стратегии соответствует SR типу рудерально-стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии.

6. Большинство исследуемых ЦП находится в состоянии, «близком к угрожаемому», ЦП 1 зависит от сохранения.

Литература

1. Fay M.F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // Bot. Stud. 2018. Vol. 59, № 1. E16. doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z
2. Wraith J., Pickering C. A continental scale analysis of threats to orchids // Biological Conservation. 2019. Vol. 234. PP. 7–17. doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.015
3. Ефимов П.Г. Сохранение Орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2, № 1. С. 50–58.
4. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. / под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров : Кировская областная типография, 2014. 336 с.
5. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Тов. науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
6. Rankou H., Bilz M. *Cypripedium calceolus*, Lady's Slipper Orchid. The IUCN Red List of Threatened Species 2014. doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T162021A43316125
7. Ишмурагова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В., Набиуллин М.И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщение 2: Корневищные виды // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 2. С. 18–37.
8. Марков М.В., Тихомирова Е.Д. Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. «География и геоэкология». 2016. № 2. С. 176–192.
9. Kharugin 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 (3). PP. 417–431. doi: 10.15517/lank.v17i3.31577
10. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Аргус, 1996. 207 с.

11. Пучнина Л.В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. 2 (Suppl. 1). С. 125–150. doi: 10.24189/ncr.2017.023
12. Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // Journal of Ecology. Biological flora of the British Isles. 1999. № 87. PP. 913–924. doi: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
13. Nicole F., Brzosko E., Till-Bottraud I. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: Longevity, stability and persistence // Journal of Ecology. 2005. № 93. PP. 716–726. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
14. Hein Ch., Meysel F. Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Management des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) in Sachsen-Anhalt // Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 2010. № 27 (1). PP. 6–50.
15. Korczynski M., Krasicka-Korczynski E. Dynamics of Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus* L.) population at Lake Kwiecko (West Pomerania) // Biodiv. Res. Conserv. 2014. № 36. PP. 53–60. doi: 10.2478/biorc-2014-0026
16. Czerepko J., Gawrys R., Ciesla A., Sokołowski K. Environment conditions influence on protection status of lady's slipper orchid *Cypripedium calceolus* L. in managed forests // Sylwan. 2014. № 58 (11). PP. 867–874.
17. Gajewski Z., Marcisz D. Evaluation of the present condition of the *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) population in the Ojców National Park // Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica. 2014. № 21 (1). PP. 3–14.
18. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова и др.; под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1976. 215 с.
19. Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения / А.Г. Богданова, Н.М. Григорьева, В.Н. Егорова и др.; под ред. Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1977. 131 с.
20. 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. : Наука, 1988. 184 с.
21. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. 1993. Т. 98, № 5. С. 100–108.
22. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
23. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. doi: 10.1023/A:1009536128912
24. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. доклады высш. шк. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
25. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2002. 308 с.
26. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
27. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
28. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар: Коми научный центр Уральского отделения РАН, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
29. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА: материалы

- VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
30. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. «Биология». 2005. № 1. С. 85–98.
 31. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Коценке состояния и природоохранной значимости ценопопуляций редких видов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия видов. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского гос. ун-та, 2004. С. 150–151.
 32. Чиркова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л., Лугинина Е.А. Эколого-фитоценологическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. «Биология и экология». 2011. Вып. 24. № 32. С. 117–126.
 33. 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.
 34. 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. PP. 27–38.
 35. Блинова И.В. Особенности географической изменчивости ряда наземных европейских орхидных // Экология. 2012. Т. 34, № 2. С. 106–111
 36. Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических аспектах экологоценологических стратегий травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар: Коми научный центр Уральского отделения РАН, 2004. Ч. 1. С. 98–99.

Поступила в редакцию 04.03.2019 г.; повторно 28.05.2019 г.;
принята 15.08.2019 г.; опубликована 27.09.2019 г.

Авторский коллектив:

Егорова Наталья Юрьевна – канд. биол. наук, с.н.с. отдела экологии и ресурсосведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова (Россия, 610000, г. Киров, ул. Преображенская, д.79).

E-mail: n_chirkova@mail.ru

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5891-4580>

Сулейманова Венера Нуриidinовна – канд. биол. наук, с.н.с. отдела экологии и ресурсосведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова (Россия, 610000, г. Киров, ул. Преображенская, д.79); доцент кафедры экологии и зоологии, Вятский государственной сельскохозяйственной академии (Россия, 610017, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133).

E-mail: venera_su@mail.ru

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8401-1417>

For citation: Egorova NYu, Suleimanova VN. Estimation of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations on limestone deposits along the valley slopes of the Vyatka River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;47:40-58. doi: 10.17223/19988591/47/3 In Russian, English Summary

Natalya Yu. Egorova ¹, Venera N. Suleimanova ^{1,2}

¹ Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russian Federation

² Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russian Federation

Estimation of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations on limestone deposits along the valley slopes of the Vyatka River

A comprehensive research of rare and endangered species plays an important role in the conservation of biological diversity. *Cypripedium calceolus* L. (fam. Orchidaceae Juss.) is a rare species included in the Red Data Book of Kirov region. It needs biological control in its territory. The aim of this study was to investigate the ontogenetic structure and morphometric parameters, and to identify the vital structure of *C. calceolus* cenopopulations in Kirov region.

In 2014, we examined the state of five *C. calceolus* cenopopulations (CP) on limestone deposits along the Vyatka river valley slopes (southern taiga subzone, Kirov region, Russia) (See Table 1). To study the conditions of coenopopulations, we used approaches and methods of plant population biology (Uranov, 1975; Coenopopulations ..., 1976, 1977, 1988; Zaugol'nova et al. 1993; Zhukova, 1995). Ontogenetic spectra were typified according to the "delta-omega" classification (Zhivotovsky, 2001), determining age (Δ) and efficiency (ω) indices. In each habitat, we laid transects which were then divided into plots where individuals at different ontogenetic state were registered. The coenopopulation vitality structure was investigated using the method of calculating the IVC index (Ishbirdin and Ishmuratova, 2004) and the method of calculating the Q index (Zlobin, 1989, 2009). The variability and correlation structure of *C. calceolus* populations was studied according to classification of NS Rostova (2001). To study morphometric characteristics of plants we considered their height, the number of leaves and flowers, the size of the leaf (length and width), the number of leaf veins, the size of the lip (length and width), the length of the blade lip. We analyzed up to 30 generative individuals in each CP.

It was defined that ontogenetic structure of all 5 coenopopulations was normal, incomplete, right-side type with maximum on generative plants. The proportion of generative plants varies from 47 to 72%. Virginile individuals dominate in pregenerative group, 26 to 46%. Immature plants take 0.34 to 8.44% (See Fig. 1). Seedlings and juvenile plants of seed origin were not marked, which proves that population quantity of the studied CPs is promoted vegetatively. We marked insignificant fluctuations of quantitative proportions of different ontogenetic states. Based on the ratio of age index (Δ) and efficiency (ω), all studied *C. calceolus* coenopopulations, excluding CP4, are defined as ripening. CP4 is characterized as mature (See Fig. 2). Based on the analyses of morphological parameters of variability structure it was determined that the least variable parameters of *C. calceolus* are the number of leaves, the size of the lip (length and width), and the length of the blade lip; generative sprout height varies the most. The number of flowers can serve as an ecological indicator (See Fig. 3). Analyses of vitality structure allowed revealing that the most favorable conditions for *C. calceolus* form in spruce herbaceous forests with fir and pine (CP 4), where maximum vitality index (IVC=1.14) and quality parameter (Q=28.0) were marked, as well as the largest number of individuals with high vitality, up to 60.98% (See Table 2). The least favorable conditions form on an anthropogenically transformed substrate of an old limestone open-cut overgrowing with pine, spruce, aspen and mixed herbs (CP5), where IVC and Q reach minimum values of 0.83 and 15.5, correspondingly. CP vitality type estimated

by Q-criteria showed that almost all CPs are prosperous (excluding CP5, which is defined as depressed). The studied species has a narrow set of ontogenetic tactics: convergent, divergent, and divergent-convergent (See Fig. 4-6). The type of coherence in morphological structure of the plant revealed a stress-protective ontogenetic strategy (See Fig. 7). Complex estimation of organismic and populational characteristics of *C. calceolus* showed that most of the studied CPs are “Near Threatened” and need habitat protection measures (See Table 3). CP 1 depends on conservation.

The paper contains 7 Figures, 3 Tables and 36 References.

Key words: *Cypripedium calceolus* L.; Orchidaceae; coenopopulation; vitality; variability of morphological parameters.

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Fay MF. Orchid conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first century? *Bot. Stud.* 2018;59(1):e16. doi: [10.1186/s40529-018-0232-z](https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z)
2. Wraith J, Pickering C. A continental scale analysis of threats to orchids. *Biological Conservation.* 2019;234:7-17. doi: [10.1016/j.biocon.2019.03.015](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.015)
3. Efimov P.G. Sokhraneniye Orkhidnykh (Orchidaceae Juss.) kak odna iz zadach okhrany bioraznoobraziya [Conservation of Orchidaceae Juss. as one of the objectives of biodiversity protection]. *Biosfera.* 2010;2(1):50-58. In Russian
4. *Krasnaya kniga Kirovskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red List of Kirov region: Animals, plants and mushrooms]. 2nd ed. Baranova OG, Lachokha EP, Ryabov VM, Sotnikov VN, Tarasova EM, Tselishcheva LG, editors. Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2014. 336 p. In Russian
5. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (Biology, ecology and protection)]. Moscow: KMK Publ. House; 2014. 437 p. In Russian
6. Rankou H, Bilz M. 2014. *Cypripedium calceolus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014:e.T162021A43316125. doi: [10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T162021A43316125](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T162021A43316125)
7. Ishmuratova MM, Suyundukov IV, Ishbirdin AR, Zhirnova TV, Nabiullin MI. Sostoyanie tsenopopulyatsiy nekotorykh vidov sem. Orchidaceae na Yuzhnom Urale. Soobshchenie 2. Kornevishchnye vidy [A state of coenopopulations of some species of the family Orchidaceae in the South Urals. Report 2. Rhizome species]. *Rastitel'nye resursy = Plant resources.* 2003;39(2):18-37. In Russian
8. Markov MV, Tikhomirova ED. Population analysis of the rare endangered orchid species *Cypripedium calceolus* in staritsa district of Tver region. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Geografiya i geoekologiya.* 2016;2:176-192. In Russian
9. Khapugin AA, Chugunov GG, Vargot EV. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: A case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia). *Lankesteriana.* 2017;17(3):417-431. doi: [10.15517/lank.v17i3.31577](https://doi.org/10.15517/lank.v17i3.31577)
10. Puchnina LV. Status of *Calypto bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research: Zapovednaâ Nauka.* 2017;2(Suppl.1):125-150. doi: [10.24189/ncr.2017.023](https://doi.org/10.24189/ncr.2017.023) In Russian, English Summary
11. Tatarenko IV. Orhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy ohrary [Orchids of Russia: Life forms, biology, strategy of preservation]. Moscow: Argus Publ.; 1996. 207 p. In Russian
12. Kull T. *Cypripedium calceolus* L. *J Ecology. Biological flora of the British Isles.* 1999;87:913-924. doi: [10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x)
13. Nicole F, Brzosko E, Till-Bottraud I. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: Longevity, stability and persistence. *J Ecology.* 2005;93:716-726. doi: [10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x)

14. Hein Ch, Meysel F. Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Management des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) in Sachsen-Anhalt. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 2010;27(1):6-50.
15. Korczynski M, Krasicka-Korczynski E. Dynamics of Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus* L.) population at Lake Kwiecko (West Pomerania). *Biodiv. Res. Conserv.* 2014;36:53-60. doi: [10.2478/biocr-2014-0026](https://doi.org/10.2478/biocr-2014-0026)
16. Czerepko J, Gawrys R, Ciesla A, Sokołowski K. Environment conditions influence on protection status of lady's slipper orchid *Cypripedium calceolus* L. in managed forests. *Sylvan.* 2014;158(11):867-874.
17. Gajewski Z, Marcisz D. Evaluation of the present condition of the *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) population in the Ojców National Park. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica.* 2014;21(1):3-14.
18. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 216 p. In Russian
19. *Tsenopopulyatsii rasteniy (razvitie i vzaimootnosheniya)* [Plant coenopopulations (Development and relationship)]. Serebryakova TI, editor. Moscow: Basic Nauka Publ.; 1977. 131 p. In Russian
20. *Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерki populyatsionnoy biologii)* [Plant coenopopulations (studies about population biology)]. Serebryakova TI and Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
21. Zaugol'nova LB, Denisova LV, Nikitina SV. Podkhody k otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsiy rasteniy [Approaches to assessing the state of plant coenopopulations]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1993;98(5):100-108. In Russian
22. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIN "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
23. Zhivotovskiy LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology.* 2001;32(1):1-5. doi: [10.1023/A:1009536128912](https://doi.org/10.1023/A:1009536128912)
24. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki.* 1975;2(134):7-33. In Russian
25. Rostova NS. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost' [Correlations: Structure and variability]. St. Petersburg: St. Petersburg Univ. Publ.; 2002. 308 p.
26. Zlobin YuA. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy: ucheb.-metod. posobie [Principles and methods of studying cenotic populations of plants: Study guide]. Kazan: Kazan State University Publ.; 1989. 146 p. In Russian
27. Zlobin YuA. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: Current state and points of growth]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2009. 263 p. In Russian
28. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. Adaptivnyy morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rasteniy [Adaptive morphogenesis and ecological and cenotic life strategies of herbaceous plants]. In: *Metody populyatsionnoy biologii* [Methods of population biology. Proc. of the VII All-Russian Population Seminar (Syktyvkar, Russia, 16-21 February, 2004)]. Syktyvkar: Syktyvkar State University Publ.; 2004. Vol. 2. pp. 113-120. In Russian
29. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke vitaliteta tsenopopulyatsiy *Rhodiola iremelica* Boriss. po razmernomu spektru [On assessing the vitality of *Rhodiola iremelica* Boriss. cenopopulations according to the size spectrum]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy populyatsionnoy biologii. Uchenye zapiski nizhnetagil'skoy sotsial'no-*

- pedagogicheskoy akademii: materialy VI Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara* [Fundamental and applied problems of population biology. Scientific notes of Nizhny Tagil social and pedagogical academy. Proc. of the VI All-Russian Population Seminar]. Nizhny Tagil: Nizhnetagil'skaya gosudarstvennaya sotsial'no-pedagogicheskaya akademiya Publ.; 2004. pp. 80-85. In Russian
30. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM, Zhirnova TV. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Strategies of life seedlings of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State nature reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta N. I. Lobachevsky. Ser: Biology*. 2005;1(9):85-98. In Russian
 31. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke sostoyaniya i prirodookhrannoy znachimosti tsenopopulyatsiy redkikh vidov [On assessing the state and environmental significance of coenopopulations of rare species]. In: *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya vidov* [Principles and methods of species biodiversity conservation]. Yoshkar-Ola: Mar.gos.un-ta Publ.; 2004. pp. 150-151.
 32. Chirkova NYu, Suleimanova VN, Egoshina TL, Luginina EA. Ecological phytocenosis and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in conditions of southern taiga forests in Kirov region. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2011;24(32):117-126. In Russian
 33. Fardeeva MB, Chizhikova NA, Krasil'nikova OV. Mnogoletnyaya dinamika ontogeneticheskoy i prostranstvennoy struktury tsenopopulyatsiy *Cypripedium calceolus* L. [Long-Term Dynamics of Ontogenetic and Spatial Structure in *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations]. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Estestvennye nauki*. 2010;152(3):159-173. In Russian
 34. Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical J of the Linnean Society*. 1998;126:27-38. doi: [10.1111/j.1095-8339.1998.tb02513.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02513.x)
 35. Blinova IV. Intra- and interspecific morphological variation of some European terrestrial orchids along a latitudinal gradient. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(2):111-116. doi: [10.1134/S1067413612020051](https://doi.org/10.1134/S1067413612020051)
 36. Ishmuratova MM, Ishbirdin AR. Ob ontogeneticheskikh aspektakh ekologotsenoticheskikh strategiy travyanistykh rasteniy [Ontogenetic aspects of eco-cenotic strategies of herbaceous plants]. In: *Metody populyatsionnoy biologii* [Methods of population biology. Proc. of the VII All-Russian Population Seminar (Syktyvkar, Russia, 16-21 February, 2004)]. Syktyvkar: Syktyvkar State University Publ.; 2004. Vol. 1. pp. 98-99. In Russian

*Received 4 March 2019; Revised 28 May 2019;
Accepted 15 August 2019; Published 27 September 2019*

Author info:

Egorova Natalya Yu, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79 Preobrazhenskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.

E-mail: n_chirkova@mail.ru

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5891-4580>

Suleimanova Venera N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79 Preobrazhenskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation; Assoc. Prof., Department of Ecology and Zoology, Vyatka State Agricultural Academy, 79 Oktyabrsky Pr., Kirov 610017, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8401-1417>