

## Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в Кировской области

© 2022. Н. Ю. Егорова<sup>1,2</sup>, к. б. н., с. н. с., доцент,  
В. Н. Сулейманова<sup>1,2</sup>, к. б. н., с. н. с., доцент, Е. В. Рябова<sup>3</sup>, к. б. н., зав. кафедрой,

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт  
охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова,  
610000, Россия, г. Киров, ул. Преображенская, д. 79,

<sup>2</sup>Вятский государственный агротехнологический университет,  
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский пр-т, д. 133,

<sup>3</sup>Вятский государственный университет,  
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

e-mail: n\_chirkova@mail.ru, venera\_su@mail.ru, ryapitschi@yandex.ru

Представлены результаты изучения демографических параметров 10 ценопопуляций (ЦП) *Cypripedium calceolus* L. в подзоне южной тайги Кировской области (Слободской, Афанасьевский, Лебяжский районы). Установлено, что в местообитаниях с *C. calceolus* основной фон растительных группировок формируют представители бореальной и неморальной эколого-ценологических групп. Лимитирующими экологическими факторами, оказывающими влияние на распространение вида, являются освещённость и кислотность почвы. Преобладающим типом онтогенетического спектра в изученных ЦП является генеративно-ориентированный. По классификации «дельта–омега» исследуемые ЦП представлены стареющим и переходным типами. По жизненному состоянию большинство ЦП являются процветающими, за исключением изученных на отвалах отработанного известкового карьера (ЦП 5, 7), которые отнесены к депрессивному типу. Комплексная оценка состояния *C. calceolus* показала, что популяции находятся в состоянии «близком к угрожаемому» или «зависящем от сохранения».

**Ключевые слова:** *Cypripedium calceolus* L., ценопопуляция, демографическая характеристика, онтогенетический спектр, эколого-ценологическая группа, Кировская область.

## Ecological and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations in the Kirov region

© 2022. N. Y. Egorova<sup>1,2</sup>, ORCID: 0000-0002-5891-4580  
V. N. Suleymanova<sup>1,2</sup>, ORCID: 0000-0001-8401-1417, E. V. Ryabova<sup>3</sup>, ORCID: 0000-0002-0125-5772

<sup>1</sup>Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming,  
79, Preobrazhenskaya St., Kirov, Russia, 610000,

<sup>2</sup>Vyatka State Agrotechnological University,  
133, Oktyabrsky Prospekt, Kirov, Russia, 610017,

<sup>3</sup>Vyatka State University,  
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

e-mail: n\_chirkova@mail.ru, venera\_su@mail.ru, ryapitschi@yandex.ru

The results of studying the ecological and demographic parameters of 10 cenopopulations (CP) of *Cypripedium calceolus* L. in the subzone of the southern taiga in the Kirov region (Slobodskoy, Afanasievsky, Lebyazhsky districts) are presented. In habitats with *C. calceolus*, the main background of plant groupings is formed by representatives of boreal and non-morale ecological-cenotic groups. The limiting factors affecting the spread of the species are the illumination and acidity of the soil. The generative-oriented type of the ontogenetic spectrum is predominant. According to the “delta–omega” classification, the studied CPs are represented by aging and transitional types. According to the vital state, most CPs are thriving, with the exception of CP 5, 7. A comprehensive assessment of the state of *C. calceolus* showed that the populations are in a state “close to threatened” or “dependent on conservation”.

**Keywords:** *Cypripedium calceolus* L., cenopopulation, demographic characteristics, ontogenetic spectrum, ecological-cenotic group, Kirov region.

Семейство Orchidaceae – одно из интереснейших с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений [1]. Несмотря на то, что представители этого семейства являются объектом пристального внимания многих исследователей, вопросы, касающиеся локального влияния эколого-ценотических условий местообитания на популяции орхидей, требуют более детального изучения. Такие исследования важны для сохранения локального биологического разнообразия [2] и прогнозирования поведения вида в изменяющихся условиях среды.

Объект нашего исследования – *Cypripedium calceolus* L. (венерин башмачок настоящий). Вид имеет голарктический ареал, но повсеместно редок и малочислен, поэтому охраняется на территории Российской Федерации [3], включён в приложение II Конвенции СИТЕС [4]. В Кировской области имеет III категорию статуса редкости Международного союза охраны природы, известно более 50 местообитаний вида [5]. Однако комплексное изучение популяционных параметров *C. calceolus* и их мониторинг охватывает лишь отдельные популяции [6], что недостаточно для разработки региональных критериев охраны.

Цель настоящей работы – изучение эколого-демографических параметров ценопопуляций *C. calceolus* в различных эколого-ценотических условиях подзоны южной тайги в пределах Кировской области.

### Материалы и методы исследования

Исследования проведены в 2020 г. в 10 ЦП *C. calceolus* (табл. 1), расположенных в подзоне южной тайги Кировской области (ЦП 1–7 – в Слободском, ЦП 8 и 9 – в Афанасьевском, ЦП 10 – в Лебяжском районах).

Описание исследованных растительных сообществ проводили в соответствии с общепринятыми геоботаническими методами и подходами [7]. Латинские названия сосудистых растений приведены по [8]. Анализ эколого-ценотической структуры растительных сообществ с *C. calceolus* осуществляли с использованием подхода, предложенного в работе [9].

Условия местообитаний *C. calceolus* оценивали индикаторными методами с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [10]. Онтогенез *C. calceolus* описан в [11]. В онтогенетической структуре ЦП выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные

(v), генеративные (g). Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли индексы генеративности ( $I_{ген.}$ ) и возобновляемости ( $I_{возобн.}$ ), рассчитанные по [12]. Тип ЦП определяли по классификации «дельта-омега» [13], с учётом поправок, предложенных в [14] на основе индексов возрастности ( $\Delta$ ) и эффективности ( $\omega$ ) [13, 15].

Для координации ЦП по градиенту комплексного фактора благоприятности условий применяли индекс виталитета ЦП (IVC) [16]. Виталитетную структуру ценотических популяций анализировали с помощью интегрального показателя качества популяций – Q [17]. Оценку состояния и природоохранной значимости ЦП редкого вида определяли по интегрированному показателю организменных и популяционных характеристик вида – SC [16]. Статистическую обработку данных проводили в MS Excel 2010, PAST 3.15 [18].

### Результаты и обсуждение

Изученные местообитания *C. calceolus* приурочены к облесённым склонам коренных берегов рек Вятка и Кама, где исследуемый вид встречается как в условиях естественных хвойных насаждений, так и техногенной среды выведенного из эксплуатации карьера по добыче известняка, находящегося в стадии вторичной сукцессии и формирования лесных формаций (ЦП 5–7). В лесных насаждениях на момент исследования *C. calceolus* хозяйственная деятельность не осуществлялась; отмечены следы рубок ухода 10–20 летней давности. В сложении древесного яруса фитоценозов с исследуемым видом принимают участие *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb. Возраст древостоя в сообществах варьирует от 25 до 80 лет, высота – от 18 до 23 м, сомкнутость крон – от 0,1 до 0,7. Подрост, как правило, разреженный, состоит из *Picea abies*, *Abies sibirica*. В подлеске отмечены *Sorbus aucuparia* L., *Atragene sibirica* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L., *Lonicera xylosteum* L., *Ribes spicatum* E. Robson.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) варьирует от 25 (ЦП 8) до 65% (ЦП 9). Общее число видов сосудистых растений в изученных сообществах с *C. calceolus* изменяется от 19 до 54. С наибольшим постоянством в составе исследуемых сообществ встречаются следующие виды: 90% – *Rubus saxatilis* L., по 80% – *Fragaria vesca* L., *Orthilia secunda* (L.) House, по 70% – *Solidago virgaurea* L., по 60% –

Таблица 1 / Table 1

Местонахождение и характеристика изученных ценопопуляций *Cyripedium calceolus*  
 Location and characteristics of the studied coenopopulations of *Cyripedium calceolus*

ЦП СР	Местонахождение Location	Тип фитоценоза, формула древостоя, таксационные параметры древесного яруса Type of phytocenosis, taxation parameters of tree layer	Проективное покрытие травяно- кустарничкового яруса, % Projective coverage of grass-bush layer, %
1	Верхняя часть крутого склона южной экспозиции <b>коренного берега р. Вятка</b> / The upper part of the steep slope of the southern exposure of the root bank of the Vyatka River	Ельник <b>разнотравный, 7ЕЗП; сомкнутость</b> крон деревьев 0,5; возраст древостоя 75 лет / Spruce forest forb; density of tree crowns 0.5; stand age 75 years	60
2	Верхняя часть крутого склона юго-западной экспозиции <b>коренного берега р. Вятка</b> / The upper part of the steep slope of the south-western exposure of the root bank of the Vyatka River	Ельник травяной, 8Е2П; сомкнутость крон деревьев 0,4; возраст древостоя 70 лет / Spruce forest grassy; density of tree crowns 0.4; stand age 70 years	20
3	Средняя часть пологого холма восточной экспозиции <b>коренного берега р. Вятка</b> / The middle part of the gentle hill of the eastern exposure of the root bank of the Vyatka Rive	Сосняк <b>травяной, 6С2П1Е1Ос; сомкнутость</b> крон деревьев 0,4; возраст древостоя 70 лет / Grassy pine forest; density of tree crowns 0.4; stand age 70 years	60
4	Крутой склон юго-восточной экспозиции (около 30%) <b>коренного берега р. Вятка</b> / The steep slope of the southeastern exposure (about 30%) of the root bank of the Vyatka River	Ельник с примесью пихты и сосны травяной, 6Е2П2С; сомкнутость крон деревьев 0,5–0,6; возраст древостоя 80 лет / Spruce forest with an admixture of fir and pine grassy; density of tree crowns 0.5–0.6; stand age 80 years	35
5	Крутые склоны (1–7 м) на <b>коренном берегу р. Вятка</b> / Steep slopes (1 to 7 m) on the root bank of the Vyatka River	Сосняк с <b>ивой разнотравный на отвалах отработанного известкового карьера</b> , 5С5И; сомкнутость крон деревьев 0,1–0,3; возраст древостоя 25 лет / Pine forest with mixed willow on the dumps of an exhausted lime quarry; density of tree crowns 0.1–0.3; stand age 25 years	25
6	Крутые склоны (1–7 м) на <b>коренном берегу р. Вятка</b> / Steep slopes (1 to 7 m) on the root bank of the Vyatka River	Сосняк <b>грушанково-зеленомошный, 8С2Е+Ос+ИВД; сомкнутость</b> крон деревьев 0,2; возраст древостоя 35–40 лет / Wintergreen-green moss pine forest; density of tree crowns 0.2; stand age 35–40 years	40
7	Крутые склоны (1–7 м) на <b>коренном берегу р. Вятка</b> / Steep slopes (1 to 7 m) on the root bank of the Vyatka River	Опушка <b>сосняка с примесью ивы бобово-травяного, 5С5И; сомкнутость</b> крон деревьев 0,2; возраст древостоя 35 лет / <b>Edge of a pine forest with an admixture of willow legume-grass</b> ; density of tree crowns 0.2; stand age 35 years	35
8	Крутой склон <b>северо-западной экспозиции правого берега р. Кама</b> / The steep slope of the northwestern exposure of the right bank of the Kama River	Сосняк с примесью ели <b>неморально-травяной, 6С4Е+П; сомкнутость</b> крон деревьев 0,6–0,7; возраст древостоя 70 лет / Pine forest with an admixture of spruce, nemoral-herbal; density of tree crowns 0.6–0.7; stand age 70 years	25

9	Крутой склон северо-западной экспозиции правого берега р. Кама / The steep slope of the northwestern exposure of the right bank of the Kama River	Пихтарник с примесью ели кислично-чернично-травяной, 6ПЗЕ1С; сомкнутость крон деревьев 0,4–0,5; возраст древостоя 70 лет / Fir forest with an admixture of spruce, sour-bilberry-herbal; density of tree crowns 0.4–0.5; stand age 70 years	65
10	Коренной склон южной экспозиции правого берега р. Вятки / The root slope of the southern exposure of the right bank of the Vyatka River	Берёзово-еловый разнотравно-кисличный лес с примесью пихты, 6ЕЗБП; сомкнутость крон деревьев 0,6; возраст древостоя 70 лет / Birch-spruce forb-oxalis forest with an admixture of fir; density of tree crowns 0.6; stand age 70 years	40

*Veronica chamaedrys* L., *Viola canina* L. s. str., *Melica nutans* L., *Galium mollugo* L., *Asarum europaeum* L., по 50% – *Atragea sibirica* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Viola mirabilis* L. Мохово-лишайниковый ярус фрагментарный (покрытие до 45%) – ЦП 1–5, либо сплошной (до 90%) – ЦП 6, в качестве содоминантов выступают *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.

В эколого-ценотических спектрах исследуемых сообществ выделены 6 эколого-ценотических групп (ЭЦГ) (рис. 1). Для большинства изученных фитоценозов с *C. calceolus*, за исключением ЦП 6 и 7, характерно преобладание бореальных видов (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *O. secunda*, *A. sibirica*, *R. saxatilis*, *S. virgaurea*, *Galium boreale* L.), на долю которых приходится от

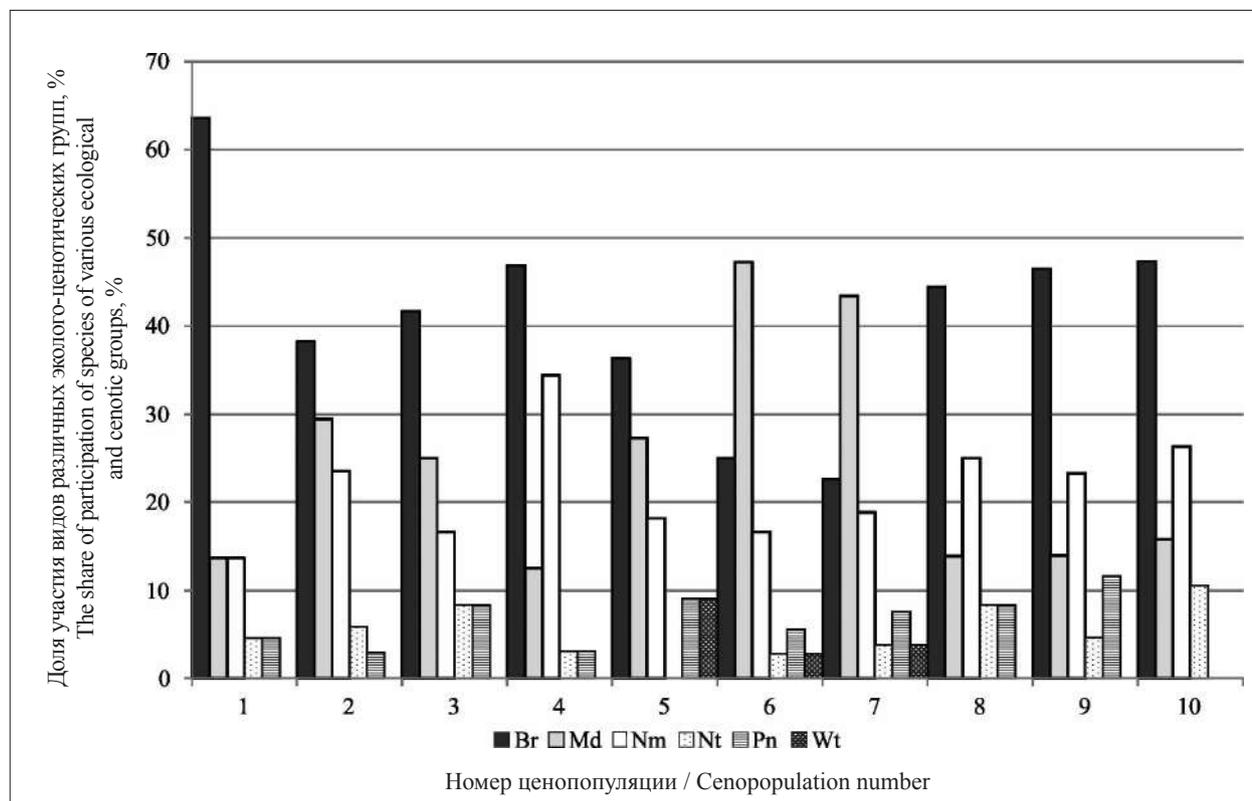
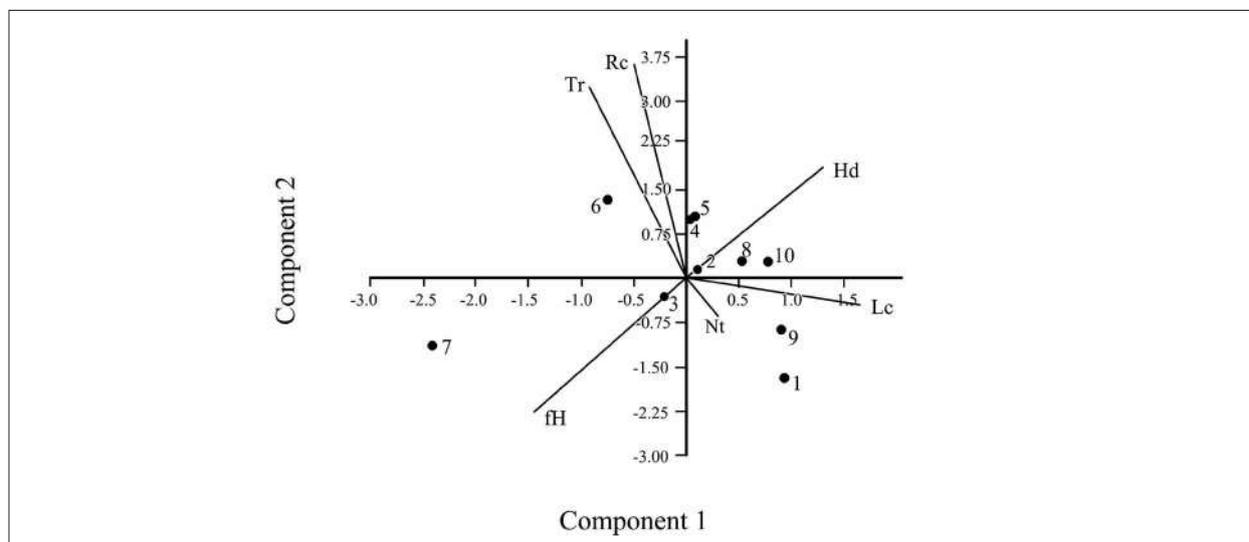


Рис. 1. Эколого-ценотические спектры сосудистых растений в изученных фитоценозах с *Cyripedium calceolus* L. Условные обозначения: Br – бореальная, Md – луговая и лугово-опушечная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Pn – боровая, Wt – водно-болотная (гигрофильная)

Fig. 1. Ecological and cenotic spectra of vascular plants in the studied phytocenoses with *Cyripedium calceolus* L. Note: Br – boreal, Md – meadow and meadow-pubescent, Nm – not moral, Nt – nitrophilic, Pn – boric, Wt – wetland (hygrophilic)



**Рис. 2.** Положение исследованных биотопов с *Cypripedium calceolus* в системе первых двух главных компонент (PCA – Principal Components Analysis):

Hd – увлажнение, Nt – богатство почв азотом, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность, fH – переменность увлажнения, Lc – освещённость

**Fig. 2.** The position of the studied biotopes with *Cypripedium calceolus* in the system of the first two main components (PCA – Principal Components Analysis): Hd – moisture, Nt – soil nitrogen richness, Tr – soil salt regime, Rc – acidity, fH – moisture variability, Lc – illumination

38 до 64% видового состава. Относительно широко представлена группа неморальных видов (*V. mirabilis*, *Lathyrus pisiformis* L., *M. nutans*, *Paris quadrifolia* L., *A. europaeum*, *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), включающая от 13,6 до 34,4% от общего числа видов. Высокая доля в флористическом составе рассматриваемых растительных сообществ характерна для представителей луговой и лугово-опушечной группы (от 12,5 до 47,2% от общего числа видов). Это такие виды как *V. canina*, *Lathyrus sylvestris* L., *G. mollugo*, *V. chamaedrys*, *Pimpinella saxifraga* L., *Lathyrus pratensis* L.

Максимальное число видов данной ЭЦГ отмечено в ЦП 6 и 7. Эти ЦП изучены в условиях антропогенно-трансформированных биотопов, где луговые и лугово-опушечные виды поселились на пионерной стадии развития фитоценозов и сохраняются в сложных растительных группировках на отвалах в течение длительного временного периода. Несколько меньшее количество видов (от 2,9 до 11,6% от общего числа видов) насчитывает боровая группа (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Pilosella officinarum* F. Schultz, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). В ЦП 10 виды боровой ЭЦГ не выявлены. Предпоследнее место по количеству занимают нитрофильные виды (*Poa sylvicola* Guss., *Mentha arvensis* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Urtica dioica* L., *Veratrum lobelianum* Bernh.),

составляющие в различных фитоценозах от 0 (ЦП 5) до 10,5% (ЦП 10). Гигрофильные виды (*Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin., *G. conopsea*, *Valeriana officinalis* L.) отмечены только в ЦП 5–7, где доля их участия составляет от 2,8 до 9,1%.

*Cypripedium calceolus* в рассматриваемых биотопах произрастает на кислых и слабо-кислых почвах (Rc = 6,25–7,35 баллов), по шкале трофности почвы местообитаний соответствуют типам от небогатых до довольно богатых (от 5,40 до 6,28 баллов), по обеспеченности азотом – типу бедных (от 5,10 до 5,70 баллов). Влагообеспеченность находится в диапазоне от сухо-лесолугового до влажно-лесолугового режимов (11,4–12,9 балла) и характеризуется типом увлажнения от слабо переменного до умеренно переменного (от 4,77 до 6,39 баллов). Реализованный диапазон по шкале освещённости-затенения (Lc) расположен в границах от 3,39 до 4,87 баллов: условия полуоткрытых пространств – светлых лесов.

Согласно дифференциации биотопов с *C. calceolus* методом главных компонент, полученных по экологическим шкалам [10], выявлены 2 значимых компонента (рис. 2). Наиболее сильное влияние из рассмотренных факторов на распространение вида оказывают освещённость (63%) и кислотность почвы (15%), которые определяют 78% общей изменчивости.

Таблица 2 / Table 2

Популяционно-демографические показатели исследуемых ценопопуляций *Cypripedium calceolus*  
Population and demographic indicators of the studied cenopopulations of *Cypripedium calceolus*

ЦП CP	Онтогенетическое состояние, особи Ontogenetic state, individuals				Численность, ос. Numbers, specimens	Плотность, ос./м <sup>2</sup> Density, individuals/м <sup>2</sup>	$D_e$	$I_{\text{возоб.}}^{\cdot}$ %	$I_{\text{ген.}}^{\cdot}$ %	$\Delta$	$\omega$	$\Delta\omega$
	j	im	v	g								
1	25	0	58	44	127	31,8	16,3	73,6	26,4	0,203	0,515	переходная transitional
2	0	3	31	54	88	3,4	2,6	39,0	61,0	0,350	0,770	стареющая aging
3	0	0	115	28	143	9,5	5,9	65,1	34,9	0,252	0,622	переходная transitional
4	0	0	62	146	208	6,1	5,5	30,7	69,3	0,383	0,822	стареющая aging
5	28	136	133	64	361	17,2	10,0	62,4	37,6	0,245	0,579	переходная transitional
6	0	2	9	35	46	4,2	3,9	10,2	89,8	0,460	0,936	стареющая aging
7	0	19	100	147	266	9,2	6,8	44,2	55,8	0,330	0,737	
8	0	0	16	27	43	2,7	2,2	37,2	62,8	0,370	0,801	
9	0	4	26	115	145	3,6	3,2	19,3	80,7	0,426	0,886	переходная transitional
10	0	153	342	267	762	1,1	0,6	65,0	35,0	0,238	0,575	

Примечание:  $I_{\text{возоб.}}^{\cdot}$  – индекс возобновляемости (%);  $I_{\text{ген.}}^{\cdot}$  – индекс генеративности (%);  $\Delta$  – индекс возрастности;  $\omega$  – индекс эффективности;  $D_e$  – эффективная плотность особей (ос./м<sup>2</sup>); плотность – общая плотность, (ос./м<sup>2</sup>). Онтогенетические состояния: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), генеративные (g).

Note:  $I_{\text{возоб.}}^{\cdot}$  – index of renewability (%);  $I_{\text{ген.}}^{\cdot}$  – generativity index (%);  $\Delta$  – age index;  $\omega$  – efficiency index;  $D_e$  – effective density of individuals (os./m<sup>2</sup>); density – total density, (os./m<sup>2</sup>). Ontogenetic states: juvenile (j), immature (im), virginal (v), generative (g).

В исследуемых ЦП особи *C. calceolus* распределены неравномерно. Наиболее часто встречаются как единичные побеги, так и немногочисленные группы, представленные 2–3 особями. Многочисленные куртины, включающие 19–24 растений разных онтогенетических групп, редки. Самый крупный популяционный локус из 67 экземпляров описан в ЦП 5. В изученных ЦП выделены от 5 до 40 групповых скоплений вегетативных и генеративных особей *C. calceolus*.

Численность *C. calceolus* в пределах рассматриваемых ЦП варьирует от 43 до 762 особей (табл. 2). Более крупные популяции, до нескольких тысяч побегов, отмечают исследователи на территории Архангельской области [19]. Так же значительное увеличение численности *C. calceolus* наблюдается на техногенно-преобразованных территориях [20] вследствие снижения конкуренции со стороны других видов на таких участках. Общая и эффективная плотность особей *C. calceolus* в большинстве исследованных ЦП характеризуется невысокими значениями (1,1–17,2 и 0,6–16,3 особей/м<sup>2</sup> соответствен-

но). Максимальные показатели плотности установлены в ЦП 1 – 31,8 особей/м<sup>2</sup> (табл. 2). Все изученные ЦП *C. calceolus* являются нормальными, неполночленными. В онтогенетической структуре конкретных ЦП выделены два типа спектров – левосторонний и правосторонний (табл. 2). Левосторонний спектр формируется в ЦП 1, 3, 5 и 10, где максимум приходится на имматурные – 37,7% (ЦП 5) или виргинильные особи (ЦП 1, 3, 10 – 45,7, 80,4 и 44,9% соответственно). В большинстве ЦП формируется правосторонний тип спектра, с абсолютным максимумом на генеративных особях (55,3–79,3%). В ЦП 1 и 5 выявлены особи ювенильного онтогенетического состояния, где на их долю приходится 19,7 и 7,8% соответственно. Исследователи из других регионов также отмечают преобладание в ЦП *C. calceolus* онтогенетического спектра правостороннего типа [21] и незначительную долю участия в составе ювенильных и имматурных особей.

Оценка исследованных ЦП по классификации «дельта–омега» (табл. 2) показала, что большинство ЦП являются стареющими

Таблица 3 / Table 3

Характеристика виталитетной структуры *Cyripedium calceolus*  
 Characteristics of the vitality structure of *Cyripedium calceolus*

ЦП CP	Доля особей по классам виталитета, % The proportion of individuals of the class of vitality, %			Индекс качества ЦП Q The index of coenopopulation quality Q	Виталитетный тип ценопопуляции Vitality type of coenopopulation
	крупные large, a	средние average, b	мелкие small, c		
1	30,00	63,33	6,67	46,67	процветающая / prospering
2	13,33	66,67	20,00	40,00	
3	14,81	62,96	22,22	38,89	
4	13,33	63,33	23,33	38,33	
5	0,00	16,67	83,33	8,33	депрессивная / depressive
6	0,00	80,00	20,00	40,00	процветающая / prospering
7	0,00	20,00	80,00	10,00	депрессивная / depressive
8	59,26	40,74	0,00	50,00	процветающая / prospering
9	66,67	33,33	0,00	50,00	
10	16,67	50,00	33,33	33,33	

Таблица 4 / Table 4

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

ЦП CP	A	B	C	D	E	Параметры оценки состояния Parameters of status assessment					Средний балл SC The average score SC
						A	B	C	D	E	
1	1,08	0,45	34,6	127	средний average	2	2	3	3	2	2,4 – зависящая от сохранения conservation dependent
2	0,97	0,27	61,4	88		2	1	1	3	2	1,8 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому / in a near- threatened state
3	0,98	0,47	19,6	143		2	3	3	3	2	2,6 – зависящая от сохранения conservation dependent
4	1,02	0,46	70,2	208		2	2	1	3	2	2,0 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому / in a near- threatened state
5	0,79	0,19	17,7	361	сильный strong	3	3	3	2	3	2,8 – зависящая от сохранения conservation dependent
6	0,97	0,26	76,1	46		2	3	1	3	3	2,4 – зависящая от сохранения conservation dependent
7	0,78	0,44	55,3	266		3	2	2	3	3	2,6 – зависящая от сохранения conservation dependent
8	1,19	0,35	62,8	43	средний average	1	2	1	3	2	1,8 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому / in a near- threatened state
9	1,25	0,45	79,3	145		1	2	1	3	2	1,8 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому / in a near- threatened state
10	0,96	0,6	35,0	762		2	1	3	1	2	1,8 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому / in a near- threatened state

Примечание: A – индекс виталитета ценопопуляций (IVC), B – выраженность защитной стратегии, C – доля генеративных особей, %, D – численность, ос., E – уровень антропогенной нагрузки, SC – интегрированный показатель состояния ценопопуляций.

Note: A – the index of coenopopulation vitality (IVC), B – the severity of the protective strategy ( $R^2_{ch}$ ), C – proportion of generative individuals, %, D – number of individuals, ind., E – level of anthropogenic load, SC – integrated indicator of the state of coenopopulations.



taeva V.Yu., Stavrova N.I., Yarmishko V.T., Yarmishko M.A. Methods of investigation of forest communities. Sankt-Peterburg: Research Institute of Chemistry of Saint Petersburg University Press, 2002. 240 p. (in Russian).

8. Plants of the World Online [Internet resource] <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed: 03.04.2022).

9. Smirnova O.V., Khanina L.G., Smirnov V.E. Ecological and cenotic groups in the vegetation cover of the forest belt of Eastern Europe // Eastern European forests: history in the Holocene and modernity. Book 1. Moskva, 2004. P. 165–175 (in Russian).

10. Tsyganov D.N. Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broadleaved forests. Moskva: Nauka, 1983. 198 p. (in Russian).

11. Fardeeva M.B. Ontogeny of *Cypripedium calceolus* L. Ontogenetic atlas of medicinal plants. Yoshkar-Ola: MarGU, 2002. V. 3. P. 114–120 (in Russian).

12. Kovalenko I.M. Structure of populations of dominants of the grass-shrub tier in forest phytocenoses of the Desnyansky-Starogutsky National Nature Park. I. Ontogenetic structure // Ukrainian Botanical Journal. 2005. V. 62. No. 5. P. 707–714 (in Ukrainian).

13. Zhivotovsky L.A. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations // Ecology. 2001. No. 1. P. 3–7 (in Russian).

14. Vilyaeva N.A. The state of populations of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. (Orchidaceae) in the Smolenskoye Lake National Park // Bulletin of the Russian University of Friendship of Peoples. Ecology and Life Safety Series. 2014. No. 4. P. 5–10 (in Russian).

15. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes // Scientific reports of the Higher School. Biological sciences. 1975. No. 2. P. 7–34 (in Russian).

16. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. To assess the state and value of conservation of cenopopulations rare species // Principles and methods of species biodiversity conservation. Yoshkar-Ola: Publishing House of the Mari State University. 2004. P. 150–151 (in Russian).

17. Zlobin Yu.A. Population ecology of plants: current state and points of growth. Sumy: Universitetskaya kniga, 2009. 263 p. (in Russian).

18. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. No. 1. Article No. 4.

19. Puchnina L.V. Status of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in the Pinega Nature Reserve // Nature Conservation Research. 2017. V. 2 (Suppl. 1). P. 125–150 (in Russian). doi: 10.24189/nrcr.2017.023

20. Zheleznaya E.L. Factors affecting the dynamics of orchid populations // Systematic and floristic studies of Northern Eurasia: Materialy II Mezhdunarodnoy konferentsii. Moskva: MPGU, 2018. V. 1. P. 212–216 (in Russian).

21. Fardeeva M.B., Lukyanova Yu.A., Shafigullina N.R. Rare orchids in the National Park “Nizhnyaya Kama” and adjacent territories in the north of Tatarstan (European part of Russia), their habitats and state of populations // Ekosistemy. 2020. No. 23. P. 166–182 (in Russian). doi: 10.37279/2414-4738-2020-23-166-182