

RESEARCH ARTICLES

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) И ИХ БИОТОПИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ (РОССИЯ)

Н. Ю. Егорова^{1,2} , В. Н. Сулейманова^{1,2} 

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

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Россия
e-mail: n_chirkova@mail.ru, venera_su@mail.ru

Поступила: 31.03.2020. Исправлена: 21.10.2020. Принята к опубликованию: 30.10.2020.

Cypripedium calceolus – одно из наиболее изученных растений семейства Orchidaceae как в мире, так и в России. В настоящее время *C. calceolus* относится к видам, находящимся под угрозой исчезновения в большинстве стран в пределах своего ареала. Во многих странах этот таксон крайне редок и включен в Красные списки и Красные книги. На сегодняшний день исследования, направленные на выявление жизненных стратегий этого уязвимого растения, определяющих его эколого-ценотическую приуроченность, фрагментарны. Цель настоящей работы – выявление и оценка организменных и популяционных параметров *C. calceolus* в различных эколого-ценотических условиях южно-таежной подзоны в пределах Кировской области (Россия) для разработки методов и подходов популяционного мониторинга вида. На территории исследования эдафические условия *C. calceolus* по шкале увлажнения почв соответствуют режимам от сухо-лесолугового до влажно-лесолугового; по фактору солевого режима почв – небогатым почвам; по кислотности почв – кислым и слабокислым почвам; по богатству почв азотом – бедным азотом почвам; по переменнойности увлажнения – почвам с относительно устойчивым и слабопеременным увлажнением. Установлено статистически достоверное влияние биотопических особенностей на признаки листа: ширина (27.78%) и число жилок (7.17%). Спектр воздействий условий вегетационного периода на морфологические параметры *C. calceolus* более широк. Стабильными биологическими индикаторами в течение рассматриваемого периода являются длина листа, число жилок листа, таксономическими – число листьев, длина губы, длина лопасти губы, экологическими – число цветков. Остальные признаки (высота побега, ширина листа, ширина губы) меняют уровень изменчивости и попадают в разные группы индикаторов. Виталитетный анализ *C. calceolus* показал, что в течение исследуемого периода среди рассматриваемых ценопопуляций наиболее распространены процветающие. За годы наблюдения в еловых (*Picea abies*) лесах отмечена положительная тенденция улучшения состояния растений в них, что отразилось и на природоохранном статусе.

Ключевые слова: виталитет, климатический фактор, мониторинг, орхидные, природоохранная значимость, редкий вид, экологическая шкала

Введение

Cypripedium calceolus L. – одно из наиболее изученных растений семейства Orchidaceae как в мире (Kull, 1999; Rasmussen & Pedersen, 2011; Davis, 2018; Kolanowska & Jakubskabusse, 2020), так и в России (Блинова, 2003; Фардеева и др., 2010; Вахрамеева и др., 2014; Zheleznaaya, 2015; Kharugin et al., 2017; Фатерыга и др., 2019). Географический диапазон *C. calceolus* относительно широк и включает Европу (кроме крайнего севера и юга), Средиземноморье, Малую Азию, запад Восточной Сибири, Дальний Восток России и юг острова Сахалин (Devilliers-Terschuren, 1999; Delforge, 2006; Rankou & Bilz, 2014). Ранее этот вид от-

личался значительным распространением. Но количество его природных популяций существенно сократилось вследствие чрезмерного коллекционного сбора и деградации естественных местообитаний (Kull, 1999).

В настоящее время *C. calceolus* относится к таксонам, находящимся под угрозой исчезновения в большинстве стран в пределах своего ареала (Devilliers-Terschuren, 1999). Вид включен в Приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры (СИТЕС), Приложение I к Бернской конвенции (Antonelli et al., 2009; Rankou & Bilz, 2014). Во многих странах этот вид крайне редок. Так, в Хорватии, Чехии, Венгрии, Испании *C. calceolus* класси-

фицируется как вид, находящийся под угрозой исчезновения. В Австрии, Белоруссии, Дании, Франции, Германии, Литве, Словакии, Швейцарии он рассматривается как уязвимый таксон (Eřovsky, 1995; Devilliers-Terschuren, 1999; Fay et al., 2009; Rankou & Bilz, 2014). Как редкий вид занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) (категория редкости 3), Красную книгу Кировской области (категория редкости 3) (2014) и Красные книги многих других регионов России (Kharugin et al., 2020; Plantarium, 2020).

Основой разработки мероприятий по охране и сохранению редких видов является оценка их состояния в современных растительных сообществах на организменном и популяционном уровнях. Несмотря на большое число публикаций, посвященных *C. calceolus*, работы в области популяционной биологии данного вида весьма немногочисленны. Так, в России наиболее детальные исследования состояния популяций ведутся на территории европейской части (Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016; Пучнина, 2017; Kharugin et al., 2017; Егорова, Сулейманова, 2019), Южного Урала (Ишмуратова и др., 2019). Исследования в данном направлении также проводятся в Европе (Kull, 1999; Nicolè et al., 2005; Hein & Meysel, 2010; Korczynski & Krasicka-Korczynski, 2014; Czerepko et al., 2014; Gajewski & Marcisz, 2014). Имеющиеся на сегодняшний день данные многолетнего мониторинга популяций данного вида, направленные на выявление жизненных стратегий этого уязвимого растения, определяющие его эколого-ценотическое распределение, по-прежнему, отрывочны (Фардеева и др., 2010; Пучнина, 2017; Ишмуратова и др., 2019).

Цель настоящей работы – выявление и оценка организменных и популяционных параметров *C. calceolus* в различных эколого-ценотических условиях южно-таежной подзоны в пределах Кировской области с целью разработки методов и подходов популяционного мониторинга вида.

Материал и методы

Исследовали пять ценопопуляций (ЦП) *C. calceolus* (рис. 1), расположенные в различных растительных сообществах в пределах южно-таежной подзоны (Кировская область, Слободской район) в 2008, 2016, 2019 гг. (табл. 1). Данные, представленные в данном исследовании за 2016 г., частично опубликованы ранее (Егорова, Сулейманова, 2019).



Рис. 1. *Cypripedium calceolus* в Кировской области (Россия).
Fig. 1. *Cypripedium calceolus* in the Kirov Region (Russia).

Кировская область занимает северо-восточную часть Восточно-Европейской (Русской) равнины, простирается на 570 км с севера на юг от 56.05° N до 61.066667° N и на 440 км с запада на восток от 41.283333° E до 53.933333° E. Регион расположен на значительном удалении от морей: на расстоянии 600–800 км от северных морей и более чем на 1000 км от западных и южных. Расстояние около 300 км отделяет Кировскую область от Уральских гор.

На территории Кировской области выражена широтная зональность. Выделяются подзоны тайги: средне-таежная на севере региона и южно-таежная в центральной части и зона смешанных и широколиственных лесов (Гордеева, 2016). Исследуемая территория относится к южно-таежной подзоне и характеризуется умеренно-континентальным климатом. Среднегодовая температура воздуха составляет 2.4°C, средняя годовая сумма осадков – 627 мм. За три летних месяца выпадает в среднем более 300 мм осадков. Одной из отрицательных сторон климата являются значительные колебания осадков по годам, что приводит к излишнему увлажнению или к засухе в разные годы. Метеоусловия анализируемых периодов отличаются существенной изменчивостью (рис. 2).

Таблица 1. Характеристика изученных ценопопуляций (ЦП) *Cyripedium calceolus*
Table 1. Characteristics of the studied *Cyripedium calceolus* habitats (ЦП)

ЦП	Местонахождение	Тип растительного сообщества, таксационные параметры древесного яруса	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %
1	Окрестности п. Первомайский, верхняя часть крутого склона южной экспозиции коренного берега р. Вятка (58.757510° N, 50.197225° E)	Ельник разнотравный (7Е3П; сомкнутость крон древостоя – 0.5; возраст древостоя 75 лет)	60
2	Окрестности д. Успенское, верхняя часть крутого склона юго-западной экспозиции коренного берега р. Вятка (58.891111° N, 50.395556° E)	Ельник травяный (8Е2П; сомкнутость крон древостоя – 0.4; возраст древостоя 70 лет)	20
3	Окрестности д. Успенское, средняя часть пологого холма восточной экспозиции коренного берега р. Вятка (58.718889° N, 50.209444° E)	Сосняк травяный (6С2П1Е1Ос; сомкнутость крон древостоя – 0.4; возраст древостоя 70 лет)	60
4	Окрестности д. Бакули, крутой склон юго-восточной экспозиции (около 30%) коренного берега р. Вятка (58.739167° N, 50.301389° E)	Ельник травяный с примесью <i>Picea sibirica</i> и <i>Pinus sylvestris</i> (6Е2П2С; сомкнутость крон древостоя – 0.5–0.6; возраст древостоя 80 лет)	35
5	Окрестности д. Бакули, крутые склоны, (1–7 м) техногенного характера коренного берега р. Вятка (58.758056° N, 50.234167° E)	Зарастающие <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Populus tremula</i> и разнотравьем отвалы старого отработанного известкового карьера (5С5И; сомкнутость крон древостоя – 0.1–0.3; возраст древостоя 25 лет)	25

Примечание: Расшифровка формул древостоя: С – *Pinus sylvestris* L., Е – *Picea abies* (L.) Karst., П – *Abies sibirica* Ledeb., Ос – *Populus tremula* L., И – *Salix caprea* L.

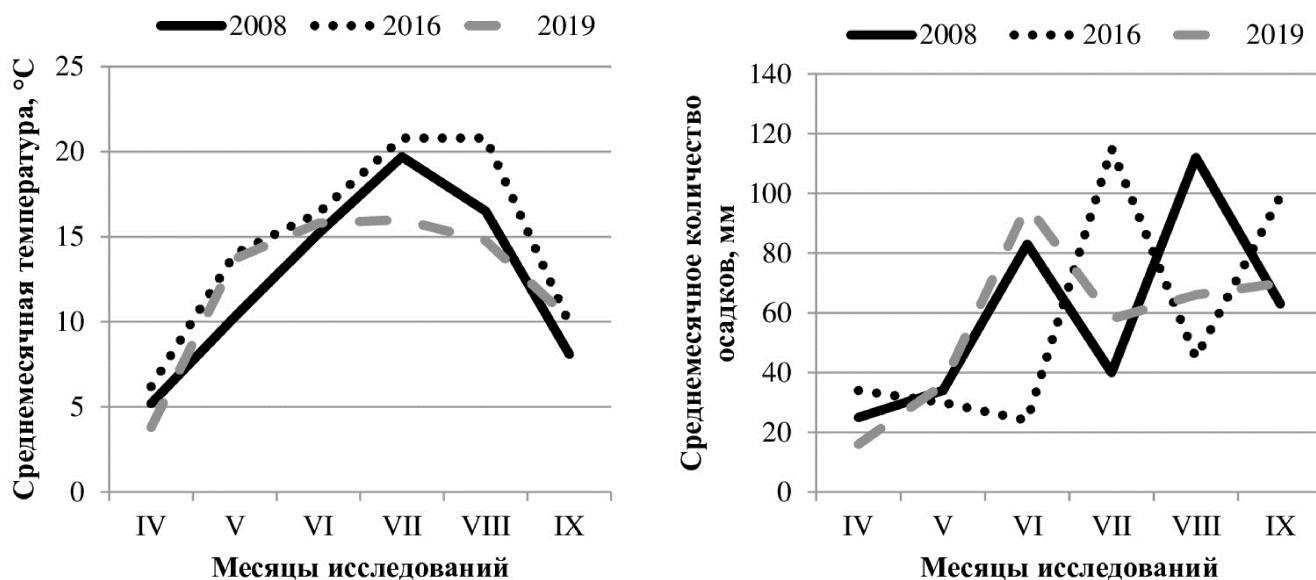


Рис. 2. Метеорологические показатели вегетационного периода *Cyripedium calceolus* в исследованных местообитаниях в 2008, 2016, 2019 гг. Обозначения: А – среднемесячная температура воздуха; В – среднемесячное количество осадков.
Fig. 2. Meteorological indicators of the growing seasons in the studied *Cyripedium calceolus* habitats in 2008, 2016, 2019. Designations: А – average monthly air temperature; В – average monthly precipitation amount.

Среднемесячные температуры активной вегетации и цветения (май – июнь) исследуемого вида в 2008 г. отличаются более низкими значениями (12.75°C) по сравнению с 2016 г. (15.20°C) и 2019 г. (14.75°C). Количество выпавших осадков в летне-весенний период 2008 г. и 2019 г. (117 мм и 132 мм соответственно) свидетельствует о достаточно хорошей влагообеспеченности местообитаний *C. calceolus*. В 2016 г. сезон характеризовался более засушливыми условиями. Сумма поступивших осадков составила 54 мм (рис. 2).

Описание исследованных растительных сообществ осуществляли в соответствии с общепринятыми геоботаническими методами и подходами (Андреева и др., 2002). Латинские названия растений приведены согласно базе

данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>).

Оценка экологических условий местообитаний проведена по составу видов в сообществах с использованием метода средневзвешенной середины интервала по шести амплитудным шкалам Цыганова (1983): Hd – увлажнения почв, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения. Для выявления количественной оценки использования каждого фактора исследуемым видом применяли методические разработки и подходы Жуковой и др. (2010).

Анализ структуры изменчивости признаков выполнен согласно Ростовской (2002). Для анализа

использовали такие показатели, как средний коэффициент вариации – общая изменчивость (CV), средний коэффициент детерминации – согласованная изменчивость признаков (R^2_{ch}). По особенностям соотношения общей и согласованной изменчивости выделены четыре группы признаков: эколого-биологические индикаторы адаптивной изменчивости организмов (признаки, отражающие согласованную изменчивость особей в неоднородной среде); биологические индикаторы («ключевые» признаки или показатели, изменения которых определяют общее состояние системы); генотипические или таксономические индикаторы; экологические индикаторы (признаки, изменчивость которых определяется преимущественно влиянием внешних факторов и изменения которых слабо согласованы с общей системой организма).

В анализе использовались только особи генеративного онтогенетического состояния (g_1 – молодые, g_2 – зрелые). У них определяли следующие морфометрические параметры: высота побега, число цветков, число листьев, длину, ширину и число жилок первого листа (в основании побега) срединной формации. В цветке измеряли длину и ширину (по наиболее широкой части) губы и длину лопасти губы. Для измерений в каждой ЦП случайным образом отбирались не менее 30 генеративных особей. В случае меньшего количества особей, рассматривали все растения генеративного онтогенетического состояния.

Оценку виталитетного типа ЦП осуществляли согласно Злобину (1989, 2009), основанной на разделении особей во всех ЦП на три класса (a – высокий виталитет, b – средний и c – низкий). Определение диапазона класса среднего виталитета «b» проводили на основе статистической оценки среднего значения признака для всех сравниваемых ЦП за один год с расчетом – ошибки средней арифметической:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{N}}.$$

Виталитетный тип ЦП определяли с использованием критерия Q (Злобин, 1989, 2009), выделяя следующие типы:

процветающие ЦП:

$$Q = \frac{1}{2(a+b)} > c;$$

равновесные ЦП:

$$Q = \frac{1}{2(a+b)} = c;$$

депрессивные ЦП:

$$Q = \frac{1}{2(a+b)} < c.$$

Для уточнения степени процветания или депрессивности ЦП использовали индекс, согласно Ишбирдину и др. (2005):

$$I_q = \frac{(a+b)}{2c}.$$

Для ординации ЦП по градиенту комплексного фактора благоприятности условий применяли индекс виталитета (IVC) ЦП, т.е. коэффициент жизнестойкости, с использованием выравнивания средних значений параметров по ЦП методом взвешивания (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а). Наибольшее значение коэффициента жизнестойкости соответствует наилучшим условиям произрастания, а наименьшее значение – наихудшим.

Оценку состояния и природоохранной значимости ЦП *C. calceolus* определяли по интегрированному показателю (SC) организменных и популяционных характеристик вида (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б). Интегрированный показатель вычисляли по среднему показателю для всех оцениваемых параметров и оценивали по трехбалльной системе для видов низкого риска (II и III категории редкости, согласно Ишбирдину, Ишмуратовой, 2004б): 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».

Для оценки вклада основных экологических факторов (условий местообитания и условий года вегетации) использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Обработка и анализ данных проводили с использованием Microsoft Office Excel 2010, PAST 3.15 (Hammer et al., 2001) и Statistica 10.

Результаты

В результате обработки геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам Цыганова (1983) получены балловые характеристики исследуемых местообитаний (табл. 2). Согласно шкале увлажнения почвы (Hd), изученные биотопы *C. calceolus* относятся к типам режима от сухолесолугового до влажно-лесолугового (12.33–12.96 баллов). В экологических рядах солевого режима почв (Tr), богатства почв азотом (Nt) вид занимает местообитания соответствующие небогатым почвам (5.40–6.24 баллов), бедным азотом (5.10–5.44 баллов). Согласно шкале кислотности почв (Rc), реализованный диапазон смещен на 0.75 балла в сторону более кислых почв от потенциального значения и колеблется от кислых

(6.25 балла) до слабо кислых почв (7.35 балла). Это согласуется с данными, приводимыми Вахрамеевой и др. (2014) для средней полосы Европейской России. Согласно шкале переменной увлажненности почвы (Fh), на исследуемой территории реализованная экологическая позиция *C. calceolus* находится в пределах 4.77–5.95 баллов. Таким образом, она соответствует режиму от относительно устойчивого до слабо переменного увлажнения. Реализованный диапазон по шкале освещенности-затенения (Lc) расположен в границах от 4.17 до 4.86 баллов: условия полуоткрытых пространств – светлых лесов. На произрастание *C. calceolus* как под пологом леса при сомкнутости крон 0.6–0.8, так и на открытых местах указывали и исследователи из других регионов (Моисеева, 1970; Мельникова, Вахрамеева, 1998; Вахрамеева и др., 2014; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

По шкале богатства почв азотом установлено минимальное значение коэффициента экологической эффективности (Кес. eff.) – 7.84%. Максимально реализует свои потенции вид на исследуемой территории по шкале освещения – затенения (Кес. eff. – 23.84%).

Морфометрические параметры генеративных и вегетативных органов *C. calceolus* представлены в табл. 3. В исследованных ЦП высота надземного побега *C. calceolus* изменяется в пределах от 12.4 см до 67.7 см. Более высокие особи выявлены в ЦП 4. В этом местообитании среднее значение высоты растений здесь составляет 43.5 ± 0.67 см. Данный тип местообитания отличается высокой сомкнутостью древесного яруса (0.5–0.6). Наименьшие параметры высоты репродуктивного побега установлены для растений ЦП 5 (22.5 ± 0.81 см), исследуемой в условиях разреженного древесного

полога. Число листьев колеблется от трех до восьми. Максимальные средние значения данного признака зарегистрированы в ЦП 1 и ЦП 5 (5.0 листьев и 5.1 листьев, соответственно). В ЦП 2 и ЦП 4 средний показатель числа листьев составляет 4.8 шт. и 4.7 шт., соответственно. Несколько меньше (4.3 листьев) – в ЦП 3. Длина листа варьирует от 3.8 см до 25.0 см. Ширина листа изменяется от 1.8 см до 14 см. В условиях высокой освещенности местообитания при сомкнутости крон древостоя 0.1–0.3 (ЦП 5) параметры листа имеют более низкие значения по сравнению с таковыми при более сильном затенении (сомкнутость крон древостоя более 0.4) в ЦП 1, ЦП 2, ЦП 3, ЦП 4 (табл. 3).

На генеративном побеге *C. calceolus* чаще всего формируется один цветок, реже два. Это согласуется с данными, приводимыми исследователями из других регионов (Марков, Тихомирова, 2016; Пучнина, 2017; Созинов, Maciulevičienė, 2017). В ЦП 4 отмечены особи с тремя цветками. Средние значения числа цветков достаточно близки во всех исследуемых ЦП. Параметры губы цветка варьируют в следующих пределах: длина от 1.7 см до 2.6 см, ширина от 1.1 см до 5.3 см. Наиболее крупные цветки сформировались у особей в ЦП 2 и ЦП 4. В целом, установленные значения морфометрических параметров близки к указанным в литературе (Аверьянов, 1999; Вахрамеева и др., 2014; Хапугин и др., 2014; Герасимович, 2018; Kull, 1999; Brzosko, 2002; Arciszewska, 2003).

Уровень изменчивости рассматриваемых признаков варьирует от низкого до повышенного (табл. 3). Ни один из изученных признаков не проявляет высокий или очень высокий уровень изменчивости. Это свидетельствует о высокой интегрированности ростовых процессов.

Таблица 2. Характеристика растительных сообществ с *Cypripedium calceolus* по экологическим шкалам Цыганова (1983)
Table 2. Characteristics of plant communities with *Cypripedium calceolus* according to Tsyganov (1983)'s ecological scales

ЦП	Тип фитоценоза	Экологические шкалы					
		Hd	Tr	Nt	Rc	Fh	Lc
1	Ельник разнотравный	12.45	5.40	5.44	6.25	4.95	4.86
2	Ельник травяной	12.33	6.08	5.28	6.83	5.07	4.59
3	Сосняк травяной	12.96	6.24	5.39	6.64	5.95	4.44
4	Ельник с примесью <i>Abies sibirica</i> и <i>Pinus sylvestris</i> травяной	12.65	6.07	5.28	7.35	5.38	4.69
5	Сосняк с <i>Salix caprea</i> разнотравный на отвалах отработанного известкового карьера	12.57	6.07	5.10	6.93	4.77	4.17
Экологическая позиция вида, согласно Цыганову (1983)		9–15	5–9	1–7	7–11	–	3–7
PEV / REV		0.30 / 0.03	0.26 / 0.04	0.64 / 0.05	0.38 / 0.09	– / 0.06	0.56 / 0.13
Кес. eff., %		11.17	16.89	7.84	22.24	–	23.84

Примечание: ЦП – ценопопуляция; PEV – потенциальная экологическая валентность; REV – реализованная экологическая валентность; Кес. eff. – коэффициент эффективности (%); экологические факторы: Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Nt – богатство почв азотом, Rc – кислотность почв, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

Таблица 3. Морфометрические параметры вегетативных и генеративных органов *Cypripedium calceolus*
Table 3. Morphometric parameters of vegetative and generative organs of *Cypripedium calceolus*

Признак	ЦП 1		ЦП 2		ЦП 3		ЦП 4		ЦП 5	
	M ± m min-max	CV, %	M ± m min-max	CV, %	M ± m min-max	CV, %	M ± m min-max	CV, %	M ± m min-max	CV, %
Высота генеративного побега, см	35.43 ± 0.87 (19.1–51.3)	21.6	35.91 ± 0.89 (18.1–59.0)	25.0	37.41 ± 1.01 (18.9–67.7)	26.7	43.47 ± 0.67 (27.0–58.0)	16.5	22.49 ± 0.81 (12.4–34.7)	27.9
Число листьев, шт.	5.0 ± 0.11 (3–6)	19.4	4.84 ± 0.12 (3–8)	25.1	4.45 ± 0.10 (3–7)	21.7	4.71 ± 0.11 (3–7)	23.7	5.05 ± 0.10 (4–6)	14.7
Длина листа, см	13.23 ± 0.24 (5.6–17.5)	15.7	14.72 ± 0.31 (6.4–25.0)	21.2	14.45 ± 0.29 (6.5–22.0)	19.6	14.65 ± 0.27 (8.0–23.0)	19.5	7.91 ± 0.23 (3.8–12.5)	22.9
Ширина листа, см	7.05 ± 0.16 (4.4–10.4)	19.7	7.08 ± 0.19 (2.5–12.2)	27.1	7.88 ± 0.21 (1.8–12.7)	26.6	9.13 ± 0.17 (5.5–14.0)	19.9	4.24 ± 0.14 (2.1–7.4)	24.8
Число жилок, шт.	14.31 ± 0.44 (9–23)	26.7	14.16 ± 0.39 (7–27)	27.7	12.63 ± 0.39 (8–22)	30.0	14.70 ± 0.41 (8–24)	28.9	11.25 ± 0.34 (7–18)	23.7
Число цветков на побеге, шт.	1.23 ± 0.05 (1–2)	34.5	1.23 ± 0.04 (1–2)	34.2	1.06 ± 0.02 (1–2)	22.8	1.22 ± 0.04 (1–3)	35.8	1.30 ± 0.06 (1–2)	35.5
Длина губы, см	3.39 ± 0.05 (1.7–4.6)	12.8	3.44 ± 0.06 (2.1–5.0)	15.8	3.22 ± 0.05 (2.4–3.9)	10.5	3.37 ± 0.05 (2.6–6.4)	16.6	2.85 ± 0.04 (2.1–3.7)	11.5
Ширина губы, см	2.38 ± 0.08 (1.5–5.3)	29.5	2.44 ± 0.09 (1.4–5.2)	35.3	2.03 ± 0.04 (1.5–2.6)	13.0	2.50 ± 0.07 (1.3–5.2)	30.1	1.71 ± 0.03 (1.1–2.2)	13.4
Длина лопасти губы, см	1.68 ± 0.03 (1.2–2.1)	12.5	1.66 ± 0.05 (1.1–4.5)	24.8	1.67 ± 0.03 (1.1–2.0)	12.3	1.77 ± 0.02 (1.0–2.2)	11.9	1.72 ± 0.02 (1.3–2.2)	10.0

Примечание: ЦП – ценопопуляция; CV – коэффициент вариации признака; min – минимальное значение признака; max – максимальное значение признака; M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического.

Обсуждение

Результаты ординации исследованных ЦП *C. calceolus* по средним значениям рассматриваемых биометрических параметров методом главных компонент представлены на рис. 3. Анализ полученных результатов позволил выявить два значимых компонента, которые объясняют соответственно 97.75% и 2.08% вариации в матрице данных. Максимальную факторную нагрузку по первой главной компоненте имеет такой признак как высота побега (0.90); по второй главной компоненте – длина листа (0.92). Первая компонента в большей степени отражает изменения растений по высоте побега, вторая – по размерам листа.

Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, выявлено влияние условий местообитаний, условий вегетационного сезона и их совместного воздействия на морфо-биологические признаки *C. calceolus* (табл. 4). Показатели влияния фактора тип биотопа варьируют от 0.6% до 47.7%. Достоверно значимое влияние типа местообитания установлено для признаков листа: ширины (27.78%) и числа жилок (7.17%). По остальным изученным морфологическим параметрам значение силы влияния фактора статистически недостоверно. Низкие значения силы влияния данного фактора, вероятно, обусловлены эдафической схожестью рассматриваемых биотопов (табл. 2), приуроченных к хвойным лесам по склонам коренного берега р. Вятки.

Условия вегетационного сезона оказывают более выраженное влияние на вегетативную сферу: число листьев (94.85%), число жилок листа (91.55%), длину (77.76%) и ширину (62.88%) листа. Несколько ниже воздействие рассматриваемого фактора на признаки цветка, длину лопасти губы (86.94%), ширину губы (63.62%). Уровень факторизации по совместному влиянию факторов изменяется от 1.3% до 44.9%. Суммарный вклад обоих факторов не имеет статистической значимости.

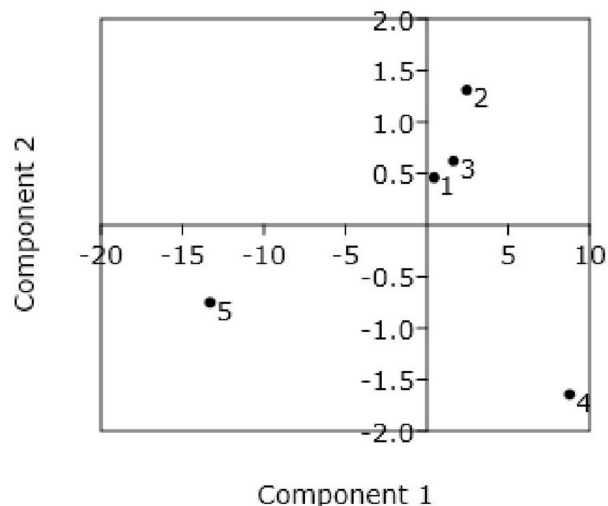


Рис. 3. Результаты ординации изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus* в Кировской области (Россия) по средним значениям морфологических признаков методом главных компонент.

Fig. 3. Ordination of the studied *Cypripedium calceolus* populations in the Kirov Region (Russia) on the basis of the average values of morphological features using the Principal Component Analysis.

Таблица 4. Оценка влияния условий местообитаний и вегетационного периода на морфометрические параметры *Cypripedium calceolus* в ценопопуляциях**Table 4.** Assessment of the habitat condition influence and vegetation period on morphometric parameters of *Cypripedium calceolus* in the studied populations

Морфометрические параметры		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Сила влияния факторов, %	А	37.7	47.8	0.6	9.6	27.8*	7.2*	12.5	13.4	10.7
	В	17.4	25.7	94.8*	77.8*	62.9*	91.5*	51.7	63.6*	86.9*
	АВ	44.9	26.5	4.5	12.7	9.3	1.3	35.8	23	2.3
1 ЦП	2008	31.3	1.3	3.8	14.4	8	9.6	3.4	3.5	–
	2016	31.6	1.3	4.9	13.1	6.3	15.1	3.2	2	1.6
	2019	40.8	1.2	5.8	12.7	7.3	16	3.5	2	1.8
2 ЦП	2008	41.2	1.1	3.4	17.4	9.1	10.1	4	3.9	–
	2016	32.9	1.3	4.8	13.6	6.1	15.4	3.3	2.1	1.6
	2019	34.4	1.3	6	13.6	6.4	16.2	3.2	2	1.7
3 ЦП	2008	42.3	1	3.7	15.7	8.9	10.1	3.4	2.1	1.7
	2016	33.8	1.2	5	13.8	7	14.6	3.3	2.1	1.6
	2019	30.7	1.1	5.5	12.6	6.7	15.8	3	1.9	1.8
4 ЦП	2008	46.4	1.1	3.7	17.2	10.5	10.8	3.8	3.1	1.9
	2016	43.3	1.3	5.5	13.4	8.4	17.3	3.3	2.4	1.6
	2019	38.4	1.2	5.5	12	7.7	18.3	3	1.9	1.8
5 ЦП	2016	20.8	1.4	4.8	8.5	4.4	10.7	2.7	1.7	1.6
	2019	24.2	1.2	5.3	7.3	4.1	11.8	3	1.7	1.8

Примечание: ЦП – ценопопуляция; сила влияния факторов (%): А – условия местообитаний (ЦП 1 – ельник разнотравный, ЦП 2 – ельник травяной, ЦП 3 – сосняк травяной, ЦП 4 – ельник травяной с примесью *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris*, ЦП 5 – отвалы старого отработанного известкового карьера, зарастающие *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Populus tremula* и разнотравьем); В – условия вегетационного сезона (2008 г., 2016 г., 2019 г.); АВ – совместное влияние факторов; морфометрические параметры: 1 – высота побега (см), 2 – число цветков (шт.), 3 – число листьев (шт.), 4 – длина первого листа (см), 5 – ширина первого листа (шт.), 6 – число жилок первого листа (шт.), 7 – длина губы (см), 8 – ширина губы (см), 9 – длина лопасти губы (см); * – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.05$; «–» – данные отсутствуют.

Результаты анализа изменчивости корреляционных структур морфологических признаков *C. calceolus* представлены на рис. 4. Установлено, что среди морфологических признаков *C. calceolus*, эколого-биологическим индикатором адаптивной изменчивости организма является высота побега во все годы наблюдения, за исключением 2019 г. В 2019 г. в эту группу вошел такой признак как ширина листа. Эти признаки являются сильно варьирующими ($CV = 17.24–24.08\%$) с высоким уровнем детерминированности ($R^2_{ch} = 0.13–0.31$).

Группа биологических индикаторов постоянно включала следующие признаки: длина и число жилок листа. Ширина листа в 2008 и 2016 гг. также входила в данную группу. Однако в 2019 г. анализ результатов корреляционной структуры особей *C. calceolus* показал его смещение в группу эколого-биологических индикаторов и замещение признаком высоты побега. Признаки данной группы отличаются средним и повышенным уровнем изменчивости ($CV = 13.56–23.65\%$) и высокой согласованной изменчивостью ($R^2_{ch} = 0.13–0.24$). Они являются ключевыми

и характеризуют общий габитус и жизненное состояние особи, а также популяции в целом.

В группу таксономических признаков, т.е. относительно стабильных, автономных признаков с низкими коэффициентами вариации ($CV = 8.73–15.39\%$) и детерминации ($R^2_{ch} = 0.08–0.12$), постоянно входят три признака: число листьев, длина губы, длина лопасти губы. Признак ширина губы также включен в данную группу, за исключением 2008 г, когда он рассматривался в качестве экологического индикатора. Данные признаки *C. calceolus* являются наиболее устойчивыми к внешним воздействиям и имеют таксономическое значение. Некоторыми исследователями (например, Аверьянов, 1999) признаки цветка относятся к диагностическим признакам рода *Cypripedium*, что подтверждают и полученные нами данные.

Экологическим индикатором, в большей степени зависящим от влияния внешних факторов, в течение всего периода наблюдения постоянно выступало число цветков. Этот признак характеризуется высоким уровнем изменчивости ($CV = 23.84–36.07\%$) и низкой детерминированностью ($R^2_{ch} = 0.06–0.10$).

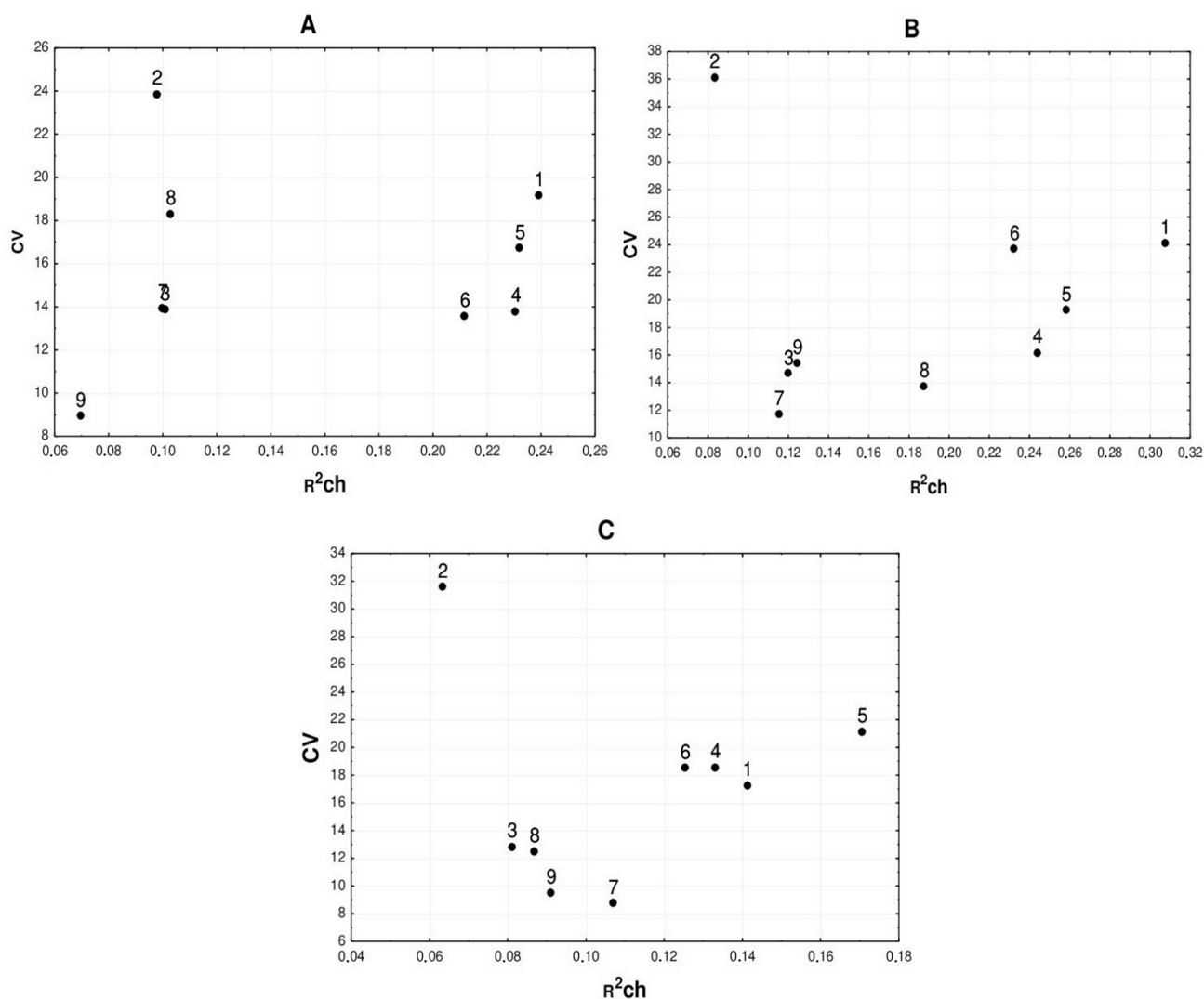


Рис. 4. Структура изменчивости морфологических признаков *Cypripedium calceolus* в исследованных ценопопуляциях. Обозначения: А – 2008 г., В – 2016 г., С – 2019 г. По оси ординат – коэффициент вариации признака (CV), по оси абсцисс – коэффициент детерминации (R^2_{ch}). Признаки: 1 – высота побега (см), 2 – число цветков (шт.), 3 – число листьев (шт.), 4 – длина первого листа (см), 5 – ширина первого листа (шт.), 6 – число жилок первого листа (шт.), 7 – длина губы (см), 8 – ширина губы (см), 9 – длина лопасти губы (см).

Fig. 4. Variation of the morphological traits of *Cypripedium calceolus* in the studied populations. Designations: А – 2008, В – 2016, С – 2019. Y axis indicates coefficient of variation (CV), X axis indicates coefficient of determination (R^2_{ch}). Morphological traits: 1 – plant height (cm), 2 – number of flowers (units), 3 – number of leaves (units), 4 – first leaf length (cm), 5 – first leaf width (cm), 6 – number of veins in the first leaf (units), 7 – lip length (cm), 8 – lip width (cm), 9 – length of the blade lip (cm).

Характеристики жизненности и виталитетного типа ЦП *C. calceolus* приведены в табл. 5. Оценка жизненности ЦП *C. calceolus* по индексу виталитета ЦП показала, что ЦП 4 находится в наиболее благоприятных условиях. Для этой ЦП отмечались максимальные значения виталитета ($IVC = 1.06–1.14$) в течение всего периода наблюдений. Наименее благоприятные условия характеризуют ЦП 5. Показатели виталитета здесь минимальные ($IVC = 0.83–0.84$). Наиболее благоприятным для роста растений, изученных в ЦП 1 и ЦП 2, оказался 2019 г. ($IVC = 1.07$ и $IVC = 1.04$ соответственно), а для особей *C. calceolus* исследованных в ЦП 3, ЦП 4 это наблюдалось в

2016 г. ($IVC = 1.02$ и $IVC = 1.14$, соответственно). Во всех типах местообитаний наименее благоприятными условиями для развития вида характеризовался 2008 г. ($IVC = 0.86–1.06$), отличающийся самым холодным периодом активной вегетации и цветения.

Виталитетный тип ЦП 1, ЦП 2, ЦП 4 на протяжении всего анализируемого периода характеризовался как процветающий. В виталитетных спектрах этих ЦП преобладающими являются особи среднего – ЦП 1, ЦП 2 (47.2–81.3%) или высшего – ЦП 4 (71.0–95.5%) классов виталитета. Особи низшего класса виталитета либо отсутствовали, либо их доля незначительна (менее 25%).

Таблица 5. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus*
Table 5. Dynamics of the vitality structure of *Cypripedium calceolus* populations

ЦП	Год	Доля особей по классам виталитета, %			Q	I _q	Виталитетный тип ценопопуляции	Индекс виталитета ценопопуляции, IVC	Средний балл SC
		a	b	c					
1	2008	18.8	81.3	0.0	8.0	–	Процветающая	0.86	2.60
	2016	13.3	70.0	16.7	12.5	2.5	Процветающая	1.00	2.60
	2019	45.2	54.8	0.0	15.5	–	Процветающая	1.07	2.00
2	2008	36.8	63.2	0.0	9.5	–	Процветающая	0.93	2.00
	2016	18.2	57.6	24.2	12.5	1.6	Процветающая	1.01	2.60
	2019	30.6	47.2	22.2	14.0	1.8	Процветающая	1.04	1.60
3	2008	4.2	47.9	47.9	12.5	0.5	Депрессивная	0.94	2.60
	2016	23.3	53.3	23.3	11.5	1.6	Процветающая	1.02	2.40
	2019	11.1	44.4	44.4	5.0	0.6	Депрессивная	0.98	2.60
4	2008	95.5	4.5	0.0	11.0	–	Процветающая	1.06	2.20
	2016	71.0	22.6	6.5	14.5	7.3	Процветающая	1.14	1.60
	2019	33.3	66.7	0.0	15.0	–	Процветающая	1.06	1.80
5	2016	0.0	26.7	73.3	4.0	0.2	Депрессивная	0.83	2.60
	2019	0.0	13.3	86.7	2.0	0.1	Депрессивная	0.84	2.20

Примечание: ЦП – ценопопуляция; доля особей по классам виталитета (%): a – крупные, b – средние, c – мелкие; Q – индекс качества ценопопуляции; I_q – показатель процветания или депрессивности ценопопуляций; SC – интегрированный показатель состояния ценопопуляций.

В 2008 и 2019 гг. в ЦП 3 отмечались равные доли участия особей среднего и низшего классов виталитета (47.9% и 44.4% соответственно) при незначительном присутствии растений высшего класса виталитета – 4.2% и 11.1% соответственно. Это способствовало распределению в данные годы ЦП в категорию депрессивных. Условия 2016 г. оказались более благоприятными для развития особей в данном биотопе. Это отразилось на увеличении доли растений высокого и среднего классов виталитета (23.3% и 53.3% соответственно) и на типе ЦП, которая стала классифицироваться как процветающая. Отличительной особенностью ЦП 5 является высокая доля участия особей «с»-класса (73.3–86.7%), отсутствие растений высшего класса виталитета и незначительное количество особей среднего виталитета (13.3–26.7%). Данная ЦП относится к депрессивному типу. Влияние условий вегетационного периода на соотношение особей разного класса виталитета и неоднородность виталитетной структуры ЦП данного вида в различных эколого-ценотических условиях отмечали и исследователи из других регионов (Фардеева, Лукоянова, 2011; Афанасьева, 2015).

Природоохранный статус ЦП 1 за анализируемый период изменился от «зависящей от сохранения» в 2008 г. и 2016 г. до «находящейся в состоянии близком к угрожаемому» в 2019 г. (табл. 5). Улучшение состояния популяции демонстрирует и увеличение IVC с 0.86 до 1.07. Подобные же изменения наблюдаются в ЦП 2. Данная ЦП сменила статус от «зависящей от сохранения» (в настоящее время) к «вызывающей

меньше всего беспокойства». В ЦП 3, ЦП 4, ЦП 5 изменения менее значимы. Так, ЦП 3 в течение всего периода исследований является «зависящей от сохранения», ЦП 4 и ЦП 5 «находятся в состоянии, близком к угрожаемому».

Заключение

На территории исследования эдафические условия *C. calceolus* соответствуют режимам увлажнения почв от сухо-лесолугового до влажно-лесолугового, кислым и слабо кислым, бедным азотом, с относительно устойчивым и слабо переменным увлажнением. Исследуемый вид отличается низкой адаптивностью к экологическим и фитоценотическим изменениям местообитаний. Приспособительная реакция к новым условиям формируется весьма медленно. Поэтому одной из приоритетных мер, направленных на снижение темпов утраты и деградации мест естественного обитания *C. calceolus*, является регулирование хозяйственной деятельности в ключевых его местообитаниях. Установлено статистически достоверное влияние биотопических и метеорологических особенностей вегетационного периода на морфологические параметры особей исследуемого вида. Стабильными биологическими индикаторами в течение рассматриваемого периода являются длина листа, число жилок листа. Таксономическими индикаторами рассматриваются число листьев, длина губы, длина лопасти губы. Экологическим индикатором является число цветков. Остальные признаки меняют уровень изменчивости (высота побега, ширина листа, ширина губы) и попадают в разные группы индикаторов. Виталитетный

анализ *C. calceolus* показал, что изученные ЦП неоднородны по своему составу. Виталитетный тип их может изменяться от процветающего до депрессивного. В течение исследуемого периода среди рассматриваемых ЦП наиболее распространены процветающие. Большинство исследуемых ЦП находятся в состоянии «близком к угрожаемому», в то время как ЦП 3 зависит от сохранения. За годы наблюдения в ЦП 1, ЦП 2 отмечена положительная тенденция улучшения состояния растений в них, что отразилось и на природоохранном статусе.

Литература

- Аверьянов Л.В. 1999. Род Башмачок – *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // *Turczaninowia*. Т. 2(2). С. 5–40.
- Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. 2002. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ. 240 с.
- Афанасьева Е.А. 2015. Ценопопуляция *Cypripedium calceolus* Sw. (*Orchidaceae*) в Южной Якутии // Охрана и культивирование орхидей. Минск. С. 17–20.
- Блинова И.В. 2003. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в разных частях ареала вида // Ботанический журнал. Т. 88(6). С. 36–47.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК. 486 с.
- Герасимович Л.В. 2018. Род *Cypripedium* L. в уникальном местообитании орхидных в Новосибирской области // Самарский научный вестник. Т. 7(4). С. 25–31.
- Гордеева З.И. 2016. Природа. Кировская область. Большая российская энциклопедия. Точка доступа: <https://bigenc.ru/geography/text/2067351>
- Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н. 2019. Оценка состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка // Вестник Томского государственного университета. Биология. №47. С. 40–58. DOI: 10.17223/19988591/47/3
- Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола. 368 с.
- Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского университета. 146 с.
- Злобин Ю.А. 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга. 263 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004а. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар. Ч. 2. С. 113–120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004б. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Нижний Тагил. С. 80–85.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Популяции в пространстве и времени. Нижний Новгород. С. 85–98.
- Ишмуратова М.М., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Ишбирдин А.Р., Суяндукоев А.Р., Несговорова О.В., Кильдиярова Г.Н., Шамигулова А.С. 2019. Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале: мониторинг на охраняемых и иных территориях, вопросы охраны // Вестник Пермского университета. Серия «Биология». Вып. 3. С. 327–344. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-327-344
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Изд. 2-е изд. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Марков М.В., Тихомирова Е.Д. 2016. Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия «География и геоэкология». №2. С. 176–192.
- Мельникова А.Б., Вахрамеева М.Г. 1998. Современное состояние башмачка настоящего в Большехехцирском заповеднике (Хабаровский край) // Бюллетень Ботанического сада им. И.С. Косенко. №7. С. 99–101.
- Моисеева А.Б. 1970. О произрастании *Cypripedium calceolus* в Березинском заповеднике // Ботаника (исследования). №12. С. 212–214.
- Пучнина Л.В. 2017. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(Suppl. 1). С. 125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023
- Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. Изд-во СПбГУ. 308 с.
- Созинов О.В., Maciulevičienė I. 2017. *Cypripedium calceolus* в Вейсейском региональном парке (Литва) и ландшафтном заказнике «Озеры» (Беларусь) // Вавиловские чтения – 2017. Саратов. С. 256–258.
- Фардеева М.Б., Лукоянова С.В. 2011. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Вестник Та-

- тарского государственного гуманитарно-педагогического университета. №2(24). С. 60–65.
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. 2010. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Т. 152(3). С. 159–173.
- Фатерыга А.В., Ефимов П.Г., Свирин С.А. 2019. Орхидеи Крымского полуострова. Симферополь: Ариал. 224 с.
- Хапугин А.А., Семчук А.А., Силаева Т.Б., Чугунов Г.Г. 2014. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) в Республике Мордовия // Поволжский экологический журнал. №3. С. 403–410.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 198 с.
- Antonelli A., Dahlberg C.J., Carlgren K.H.I., Appelqvist T. 2009. Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects // Nordic Journal of Botany. Vol. 27(4). P. 266–273. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2009.00263.x
- Arciszewska U. 2003. Struktura ekologiczna i genetyczna wyspowych populacji obuwika pospolitego (*Cypripedium calceolus*) w Biebrzańskim Parku Narodowym // Materiały VII Ogólnopolskiego Przeglądu Działalności Studenckich Kół Naukowych Przyrodników. Białystok. P. 41–46.
- Brzosko E. 2002. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 139(1). P. 67–77. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x
- Czerepko J., Gawrys R., Ciesla A., Sokołowski K. 2014. Environment conditions influence on protection status of lady's slipper orchid *Cypripedium calceolus* L. in managed forests // Sylwan. Vol. 158(11). P. 867–874.
- Davis D. 2018. Response of *Cypripedium* and *Goodyera* to disturbance in the Thunder Bay area. Ontario: Lakehead University. 48 p.
- Delforge P. 2006. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. Portland: Timber Press. 640 p.
- Devilliers-Terschuren J. 1999. Action Plan for *Cypripedium calceolus* in Europe. Strasbourg: Council of Europe Pub. 58 p.
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Gottingen. 97 p.
- Eřovsky J. 1995. Endangered plants. London: Sunburst Books. 176 p.
- Fay M.F., Bone R., Cook P., Kahandawala I., Greensmith J., Harris S., Pedersen H.Æ., Ingrouille M.J., Lexer C. 2009. Genetic diversity in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) with a focus on north-western Europe, as revealed by plastid DNA length polymorphisms // Annals of Botany. Vol. 104(3). P. 517–525. DOI: 10.1093/aob/mcp116
- Gajewski Z., Marcisz D. 2014. Evaluation of the present condition of the *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) population in the Ojcow National Park // Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica. Vol. 21(1). P. 3–14.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol. 4(1). 9 p.
- Hein C., Meysel F. 2010. Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Management des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) in Sachsen-Anhalt // Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. Vol. 27(1). P. 6–50.
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Vargot E.V. 2017. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: a case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia) // Lankesteriana. Vol. 17(3). P. 417–431. DOI: 10.15517/lank.v17i3.31577
- Khapugin A.A., Kuzmin I.V., Silaeva T.B. 2020. Anthropogenic drivers leading to regional extinction of threatened plants: insights from regional Red Data Books of Russia // Biodiversity and Conservation. Vol. 29(8). P. 2765–2777. DOI: 10.1007/s10531-020-02000-x
- Kolanowska M., Jakubska-Busse A. 2020. Is the lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) likely to shortly become extinct in Europe? – Insights based on ecological niche modelling // PLoS ONE. Vol. 15(1). Article: e0228420. DOI: 10.1371/journal.pone.0228420
- Korczynski M., Krasicka-Korczynski E. 2014. Dynamics of Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus* L.) population at Lake Kwiecko (West Pomerania) // Biodiversity: Research and Conservation. Vol. 36(1). P. 53–60. DOI: 10.2478/biorc-2014-0026
- Kull T. 1999. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // Journal of Ecology. Vol. 87. P. 913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
- Landolt E. 1977. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zurich: Stiftung Rubel. 208 p.
- Nicolè F., Brzosko E., Till-Bottraud I. 2005. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence // Journal of Ecology. Vol. 93(4). P. 716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
- Plantarium. 2020. Open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. Available from: <https://www.plantarium.ru/>
- Rankou H., Bilz M. 2014. *Cypripedium calceolus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2014:

e.T162021A43316125. Available from: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T162021A43316125.en>

Rasmussen H.N., Pedersen H.Æ. 2011. *Cypripedium calceolus* germination in situ: seed longevity, and dormancy breakage by long incubation and cold winters // *European Journal of Environmental Science*. Vol. 1(2). P. 69–70. DOI: 10.14712/23361964.2015.49

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

References

- Afanasieva E.A. 2015. Coenopopulations of *Cypripedium calceolus* Sw. (Orchidaceae) in southern Yakutia. In: *Protection and cultivation of orchids*. Minsk. P. 17–20. [In Russian]
- Andreeva E.N., Bakkal I.Yu., Gorshkov V.V., Lyanguzova I.V., Maznaya E.A., Neshataev V.Yu., Neshataeva V.Yu., Stavrova N.I., Yarmishko V.T., Yarmishko M.A. 2002. *Methods of investigation of forest communities*. Saint Petersburg: Research Institute of Chemistry of Saint Petersburg University. 240 p. [In Russian]
- Antonelli A., Dahlberg C.J., Carlgren K.H.I., Appelqvist T. 2009. Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects. *Nordic Journal of Botany* 27(4): 266–273. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2009.00263.x
- Arciszewska U. 2003. Struktura ekologiczna i genetyczna wyspowych populacji obuwika pospolitego (*Cypripedium calceolus*) w Biebrzańskim Parku Narodowym. In: *Materiały VII Ogólnopolskiego Przeglądu Działalności Studenckich Kół Naukowych Przyrodników*. Białystok. P. 41–46.
- Averyanov L.V. 1999. Genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in the Russia. *Turczaninowia* 2(2): 5–40. [In Russian]
- Blinova I.V. 2003. The ontogenetic structure and population dynamics of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in different parts of the species distribution area. *Botanicheskii Zhurnal* 88(6): 36–47. [In Russian]
- Brzosko E. 2002. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland). *Botanical Journal of the Linnean Society* 139(1): 67–77. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x
- Czerepko J., Gawrys R., Ciesla A., Sokołowski K. 2014. Environment conditions influence on protection status of lady's slipper orchid *Cypripedium calceolus* L. in managed forests. *Sylvan* 158(11): 867–874.
- Davis D. 2018. *Response of Cypripedium and Goodyera to disturbance in the Thunder Bay area*. Ontario: Lakehead University. 48 p.
- Delforge P. 2006. *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. Portland: Timber Press. 640 p.
- Devilliers-Terschuren J. 1999. *Action Plan for Cypripedium calceolus in Europe*. Strasbourg: Council of Europe Pub. 58 p.
- Egorova N.Yu., Suleimanova V.N. 2019. Estimation of *Cypripedium calceolus* L. coenopopulations on limestone deposits along the valley slopes of the Vyatka River. *Tomsk State University Journal of Biology* 47: 40–58. DOI: 10.17223/19988591/47/3 [In Russian]
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Gottingen. 97 p.
- Eřovský J. 1995. *Endangered plants*. London: Sunburst Books. 176 p.
- Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Krasilnikova O.V. 2010. Long-term dynamics of ontogenetic and spatial structure of *Cypripedium calceolus* L. populations. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta* 152(3): 159–173. [In Russian]
- Fardeeva M.B., Lukyanova S.V. 2011. Vitalitetnaya structure and various approaches to its study on the example of *Cypripedium calceolus* L. *Bulletin of the Tatar State Humanitarian-Pedagogical University* 2(24): 60–65. [In Russian]
- Fateryga A.V., Efimov P.G., Svirin S.A. 2019. *Orchids of the Crimean Peninsula*. Simferopol: Arial. 224 p. [In Russian]
- Fay M.F., Bone R., Cook P., Kahandawala I., Greensmith J., Harris S., Pedersen H.Æ., Ingrouille M.J., Lexer C. 2009. Genetic diversity in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) with a focus on north-western Europe, as revealed by plastid DNA length polymorphisms. *Annals of Botany* 104(3): 517–525. DOI: 10.1093/aob/mcp116
- Gajewski Z., Marcisz D. 2014. Evaluation of the present condition of the *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) population in the Ojcow National Park. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 21(1): 3–14.
- Gerasimovich L.V. 2018. Genus *Cypripedium* L. in a unique orchid habitat in the Novosibirsk Region. *Samara Scientific Bulletin* 7(4): 25–31. [In Russian]
- Gordeeva Z.I. 2009. *Nature. Kirov Region*. Great Russian Encyclopedia. Available from <https://bigenc.ru/geography/text/2067351> [In Russian]
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. 2004a. Adaptive morphogenesis and ecological-coenotical strategies for the survival of herbaceous plants. In: *Population Biology Methods*. Part 2. Syktyvkar. P. 113–120. [In Russian]
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. 2004b. To estimation of the vitality of coenopopulations of *Rhodiola iremelica* Boriss. on the basis of the size spectrum. In: *Fundamental and applied problems of population biology*. Nizhniy Tagil. P. 80–85. [In Russian]
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. 2005. Life strategy of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. cenopopulations in the Bashkir State Nature Reserve. In: *Populations in Space and Time*. Nizhniy Novgorod. P. 85–98. [In Russian]
- Ishmuratova M.M., Barlybaeva M.Sh., Nabiullin M.I., Ishbirdin A.R., Suyundukov I.V., Nezgovorova

- O.V., Kildiyarova G.N., Shamigulova A.S. 2019. Orchidaceae Juss. in the Southern Urals: monitoring in protected and other areas, protection issues. *Bulletin of Perm University. Biology* 3: 327–344. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-327-344 [In Russian]
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hein C., Meysel F. 2010. Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Management des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) in Sachsen-Anhalt. *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen* 27(1): 6–50.
- Khapugin A.A., Semchuk A.A., Silaeva T.B., Chugunov G.G. 2014. A comparative characteristics of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) coenopopulations in the Republic of Mordovia. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 3: 403–410. [In Russian]
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Vargot E.V. 2017. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: a case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia). *Lankesteriana* 17(3): 417–431. DOI: 10.15517/lank.v17i3.31577
- Khapugin A.A., Kuzmin I.V., Silaeva T.B. 2020. Anthropogenic drivers leading to regional extinction of threatened plants: insights from regional Red Data Books of Russia. *Biodiversity and Conservation* 29(8): 2765–2777. DOI: 10.1007/s10531-020-02000-x
- Kolanowska M., Jakubka-Busse A. 2020. Is the lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) likely to shortly become extinct in Europe? – Insights based on ecological niche modelling. *PLoS ONE* 15(1): e0228420. DOI: 10.1371/journal.pone.0228420
- Korczynski M., Krasicka-Korczynski E. 2014. Dynamics of Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus* L.) population at Lake Kwiecko (West Pomerania). *Biodiversity: Research and Conservation* 36(1): 53–60. DOI: 10.2478/biocr-2014-0026
- Kull T. 1999. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology* 87: 913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH*. Zurich: Stiftung Rubel. 208 p.
- Markov M.V., Tikhomirova E.D. 2016. Population analysis of the rare endangered orchid species *Cypripedium calceolus* in Staritsa district of Tver Region. *Bulletin of Tver State University. Series «Geography and Geoecology»* 2: 176–192. [In Russian]
- Melnikova A.B., Vakhrameeva M.G. 1998. The current state of the present status of the *Cypripedium calceolus* in the Bolshekhekhtsirskiy State Nature Reserve (Khabarovsk Krai). *Bulletin of the I. S. Kosenko Botanical Garden* 7: 99–101. [In Russian]
- Moiseeva A.B. 1970. About the growth of *Cypripedium calceolus* in the Berezinsky Reserve. *Botany (research)* 12: 212–214. [In Russian]
- Nicolè F., Brzosko E., Till-Bottraud I. 2005. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology* 93(4): 716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
- Plantarium. 2020. *Open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries*. Available from: <https://www.plantarium.ru/>
- Puchnina L.V. 2017. Status of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research* 2(Suppl. 1): 125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023
- Rankou H., Bilz M. 2014. *Cypripedium calceolus*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T162021A43316125*. Available from: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T162021A43316125.en>
- Rasmussen H.N., Pedersen H.Æ. 2011. *Cypripedium calceolus* germination in situ: seed longevity, and dormancy breakage by long incubation and cold winters. *European Journal of Environmental Science*: 1(2): 69–70. DOI: 10.14712/23361964.2015.49
- Red Data Book of Kirov Region: animals, plants, fungi. 2nd edition. Kirov: Kirov Regional Publishing House, 2014. 336 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Rostova N.S. 2002. *Correlations: structure and variability*. Saint Petersburg: Saint Petersburg University. 308 p. [In Russian]
- Sozinov O.V., Maciulevičienė I. 2017. *Cypripedium calceolus* in Vastausta Regional Park (Lithuania) and Landscape Sanctuary «Ozery» (Belarus). In: *Vavilov readings – 2017*. Saratov. P. 256–258. [In Russian]
- Tsyganov D.N. 1983. *Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broadleaved forests*. Moscow: Nauka. 198 p. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. 2014. *Orchids of Russia (biology, ecology and protection)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 437 p. [In Russian]
- Zheleznyaya E. 2015. Results of a study of *Cypripedium* in several regions of Siberia (Russia). *European Journal of Environmental Sciences* 5(2): 134–141. DOI: 10.14712/23361964.2015.86
- Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmukhmetova N.V., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A. 2010. *Ecological scales and methods of analysis of ecological diversity of plants*. Yoshkar-Ola. 368 p. [In Russian]
- Zlobin Yu.A. 1989. *Principles and methods of studying coenotic populations of plants: study guide*. Kazan: Kazan State University. 146 p. [In Russian]
- Zlobin Yu.A. 2009. *Population ecology of plants: current state and points of growth*. Sumy: Universitetskaya kniga. 263 p. [In Russian]

VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL STRUCTURES IN *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE HABITAT CONDITIONS IN THE SOUTHERN TAIGA ECOSYSTEMS, RUSSIA

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

¹Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Russia

e-mail: n_chirkova@mail.ru, venera_su@mail.ru

Cypripedium calceolus is one of the most studied orchids both in the world, and in Russia as well. Currently, *C. calceolus* is considered as a threatened species in most countries within its range. In many countries, this taxon is extremely rare being included in the national Red Data Books and on Red Lists. To date, there is a lack of research aimed to identify the life strategies of this threatened plant and to determine the ecological and coenotic preferences. The present study is aimed to identify and evaluate the individual and population parameters of *C. calceolus* in various ecological-coenotical conditions of the southern taiga subzone within the Kirov Region (European Russia) in order to develop methods and approaches for monitoring the *C. calceolus* populations. In the study area, the edaphic preferences of *C. calceolus* correspond to regimes from dry-forest-meadow to wet-forest-meadow according to the soil moisture scale. According to Tsyganov's ecological scales, this orchid prefers nitrogen-poor, poorly acidic and nitrogen-poor soils. *Cypripedium calceolus* confines to a relatively stable to weakly variable moisture. We found a statistically significant influence of habitat conditions to the leaf characteristics, namely leaf width (27.78%) and number of veins (7.17%). The range of the vegetation condition effects on the morphological parameters of the *C. calceolus* individuals is wider. The leaf length, the number of leaf veins were recognised as stable biological indicator traits. The number of leaves, the lip length, and the length of the lip blade were considered as taxonomic indicator traits, while only the number of flowers was recognised as an ecological indicator trait. Other morphological traits (shoot height, leaf width, lip width) were changing the variability level depending on the year and population by falling into different groups of indicator traits. The vitality analysis of the *C. calceolus* populations showed that most populations have been estimated as thriving ones. During the study period, we found a positive trend towards the *C. calceolus* individuals' vitality improvement in spruce (*Picea abies*) forests. This also affected the conservation status of this threatened orchid.

Key words: climate factor, conservation value, ecological scale, monitoring, orchids, rare species, vitality