

## СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *CALYPSO BULBOSA* И *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) В ПИНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Л. В. Пучнина

Государственный природный заповедник «Пинежский», Россия  
e-mail: pinzapno@mail.ru

Поступила в редакцию: 04.04.2017

В статье представлены результаты мониторинга 34 ценопопуляций редких видов флоры *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus*, произрастающих в лесных сообществах поймы реки Сотки, в редколесьях на склонах ее долины и карстовых логов (Архангельская область). В пойменных ценозах онтогенетический спектр популяций обоих видов, как правило, неполночленный с преобладанием взрослых вегетативных и генеративных особей. В популяциях, произрастающих на склонах, преобладает полночленный двух-вершинный онтогенетический спектр. Выявлены различные тренды динамики численности *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* в северной части ареала. С 2002 по 2016 гг. наблюдается значительное снижение численности локальной популяции *Calypso bulbosa*, с 2006 г. она находится на стабильно низком уровне. Снижение численности популяции вида связано с климатическими изменениями последних десятилетий, ростом температур июля и августа, участвовавшими засушливыми периодами. Климатические изменения приводят к изменению в структуре ценозов, смене доминантов нижних ярусов, увеличению проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. Предположительно, эти изменения являются причиной снижения численности *Calypso bulbosa* в условиях заповедного режима. Число особей *Cypripedium calceolus* на стационарных площадях за период наблюдений возросло вдвое. Одной из причин роста численности ценопопуляций вида является увеличение температуры августа, в результате чего складываются благоприятные условия для вегетативного размножения вида в следующем сезоне.

**Ключевые слова:** *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, динамика ценопопуляций, онтогенетический спектр, Пинежский заповедник

### Введение

Сохранение биоразнообразия на региональном уровне базируется на соответствующем законодательстве и результатах изучения таксонов биоты и экосистем территории. При этом в первую очередь, необходим мониторинг состояния популяций редких видов, являющихся наиболее уязвимой частью биоразнообразия.

Изучение состояния популяций редких видов наиболее результативно проводится на федеральных ООПТ, где возможна организация многолетнего мониторинга в ненарушенных природных экосистемах. Первоочередное внимание при этом уделяется видам, включенным в Красную книгу Российской Федерации (2008). Результаты научных исследований, проводимые на охраняемых территориях, могут являться эталоном при анализе данных о состоянии популяций редких видов, полученных на территориях, подвергающихся антропогенному воздействию.

Представителям семейства орхидных, как объектам охраны и научного исследования, уделяется повышенное внимание в различных регионах России (Блинова, 1995; Тетерюк, 2003; Blinova, 2008; Кириллова, 2010; Фардеева и

др., 2010; Blinova & Uotila, 2011; Вахрамеева и др., 2014; Хапугин и др., 2014, 2017; Kharugin et al., 2016). Более половины представителей семейства внесены в Красную книгу России и ее субъектов (Варлыгина, 2011). В Архангельской области из 26 видов семейства *Orchidaceae* 12 видов включены в региональную Красную книгу (2008), в том числе шесть видов из списка Красной книги Российской Федерации (2008).

*Calypso bulbosa* (L.) Oakes – вид с голарктическим, дизъюнктивным ареалом (Вахрамеева и др., 2014). Занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) со статусом 3б (редкий вид) и Красную книгу Архангельской области (статус 3, редкий вид).

В европейской части России многолетние наблюдения за популяциями *C. bulbosa* проводились в Кандакшском и Печоро-Ильчском заповедниках (Воробьева, Москвичева, 1994; Кирсанова, 2013) и национальном парке «Русский Север» (Научные исследования, 2015).

*Cypripedium calceolus* – бореальный евразийский вид, кальцефил. Занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) со статусом 3б (редкий вид) и Красную книгу Архангельской области (2008) со статусом 3 (редкий вид).

Популяционные исследования *Cypripedium calceolus* L. проводились в разных частях его ареала (Kull, 1999; Nicolè et al., 2005; Brzosko et al., 2009). В европейской части России популяции вида изучались в Мурманской области (Воробьева, Москвичева, 1987; Блинова, 1995; Vlinova, 2008), Карелии (Дьячкова и др., 1997, 2007), Республике Коми (Тетерюк, 2003; Кириллова, 2010) и средней полосе (Фардеева и др., 2010; Хапугин и др., 2014).

В Архангельской области изучение состояния популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* проводилось в Пинежском заповеднике и на прилегающих территориях (Пучнина, 1999, 2010; Федченко, Пучнина, 2011; Дровнина и др., 2016).

Цель настоящей работы – выявление эколого-биологических особенностей данных видов, их фитоценотической приуроченности, анализ динамики численности и онтогенетических спектров ценопопуляций в карстовых северо-таежных ландшафтах на основе данных многолетнего мониторинга.

#### Материал и методы

Государственный природный заповедник «Пинежский» находится в Архангельской обла-

сти, на правом берегу реки Пинеги. Территория заповедника занимает юго-восточную часть Беломорско-Кулойского плато (БКП). Одна из отличительных особенностей флоры БКП – повышенное видовое разнообразие представителей семейства Орхидных. В пределах плато отмечено 20 видов орхидей из 26, произрастающих в Архангельской области (Браславская и др., 2017). Это связано, прежде всего, с наличием уникальных карстовых ландшафтов с особыми формами рельефа (карстовыми логами, полями карстовых воронок, шелошняками, подземными пустотами), характеризующимися выходом на поверхность горных пород (гипса, известняка, доломита) и минерализованных вод, формированием специфичных почв, богатых минеральными веществами. Специфичными для территории являются долины карстовых рек с частыми обнажениями склонов и богатыми аллювиально-дерновыми карбонатными почвами пойм. Эти ландшафтные особенности плато создают благоприятные условия для существования кальцефильных видов, в том числе орхидей. В пределах Пинежского заповедника основным локалитетом двух редких видов орхидей – *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (рис. 1), является долина р. Сотки.



**Рис. 1.** *Cypripedium calceolus* (a) и *Calypso bulbosa* (b) в Пинежском заповеднике (фотографии: а – Л.В. Пучнина, б – А.М. Рыков).

**Fig. 1.** *Cypripedium calceolus* (a) and *Calypso bulbosa* (b) in the Pinega State Nature Reserve (Photos: a – Lyudmila V. Puchnina, b – Alexander M. Rykov).

Растительность Пинежского заповедника изучена достаточно детально (Сабуров, 1972; Пучнина, 2000; Пучнина и др., 2008). Современная классификация ассоциаций хвойных и мелколиственных лесов Пинежского заповедника изложена в работах С.Ю. Попова (2016, 2017а,б). По геоботаническому районированию европейской части СССР (Исаченко, Лавренко, 1980) заповедник лежит в пределах Кольско-Печорской подпровинции североευропейской таежной провинции. Однако в растительности наблюдается повышенная роль сибирских таежных видов как в сложении древостоя, где преобладают *Picea obovata* и значительна доля *Larix sibirica*, так и в нижних ярусах, где в качестве субдоминантов и характерных видов выступают в ряде сообществ представители сибирского таежного широко-травья: *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum* и др.

Большая часть заповедной территории покрыта лесами. Из лесных формаций господствуют еловые леса, значительна доля сосновых и березовых насаждений. Наряду с типичными северотаежными кустарничково-зеленомошными еловыми и сосновыми лесами, развитыми на водораздельных участках, по склонам и днищам карстовых логов, в долинах рек произрастают травяно-кустарничковые и травяные еловые и березово-еловые леса, к сильно закарстованным участкам – шелошнякам, приурочены лиственничные травяно-кустарничковые леса. В местах выхода гипсовых пород на поверхность (крутые склоны долины р. Сотки и карстовых логов) формируются уникальные таежные сосновые, лиственничные и еловые редколесья, содержащие в составе нижних ярусов большое количество редких и реликтовых видов сосудистых растений, мхов и лишайников (Пучнина, Рыкова, 2010).

Изучение состояния ценопопуляций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* вели в Пинежском заповеднике и на прилегающих к нему территориях по методике наблюдений за ценопопуляциями редких видов (Программа и методика..., 1986) с середины 1980-х гг. С 1997 г. мониторинг осуществляли на 34 стационарных площадях (по 17 для каждого вида). Исследования велись как в заповеднике (долина реки Сотки), так и в его охранной зоне на склонах карстовых логов (рис. 2).

В пойме реки Сотки наблюдения за *Calypso bulbosa* проводили в ельниках: аконитово-кисличных, аконитово-разнотравных (ельник аконитовый по С.Ю. Попову (2016)), ельниках раз-

нотравно-кисличных, а также в еловых грушанково-зеленомошных и бруснично-разнотравно-зеленомошных лесах (стационарные площади №№1–15), на склоне долины Сотки в елово-лиственничном редколесье (стационарная площадь №31), на прилегающих к заповеднику территориях – на склоне карстового лога в лиственничном редколесье (стационарная площадь №32). Геоботаническая характеристика стационарных площадей приведена в приложениях 1, 2.

Изучение ценопопуляций *Cypripedium calceolus* вели в пойме Сотки в ельниках аконитово-разнотравных (ельник аконитовый по С.Ю. Попову (2016) и костянично-разнотравных, березняках аконитово-разнотравных и разнотравных (стационарные площади №№16–30). Кроме того, наблюдения проводились на склоне долины Сотки в еловом редколесье (стационарная площадь №33) и на прилегающих к заповеднику территориях на склоне карстового лога в лиственничном редколесье (стационарная площадь №34). Геоботаническая характеристика стационарных площадей приведена в приложениях 3, 4.

Мониторинг состояния популяций включал изучение динамики их численности, определение онтогенетической структуры, проведение морфометрических измерений особей и оценку успешности плодоношения отдельных популяций. При определении онтогенетической структуры учитывались ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные и генеративные онтогенетические группы. Выделение онтогенетических групп в популяциях *Calypso bulbosa* проводили по П.В. Куликову (1997) с небольшим изменением. В связи с тем, что выделение онтогенетических групп проводили только по надземным органам, сохраняя целостность подстилки и мохового покрова, из-за сложности разделения старшей ювенильной и имматурной групп, к ювенильным особям относили растения только первого года жизни. Выделение онтогенетических групп в популяциях *Cypripedium calceolus* описано нами ранее (Пучнина, 1999).

Размер площадей соответствовал в большинстве случаев размеру ценопопуляции: от 13.2 до 190.0 м<sup>2</sup> для *Calypso bulbosa* и от 32.0 до 228.0 м<sup>2</sup> для *Cypripedium calceolus*. При определении численности за одну условную особь принимали один надземный побег. Учет численности ценопопуляций видов проводили ежегодно в период массового цветения особей. Раз в десять лет на площадях проводили гео-

ботаническое описание фитоценозов по общепринятым методикам (Сукачев, Зонн, 1961; Василевич, 1995). Названия видов растений приводятся по С.К. Черепанову (1995), оценка обилия видов нижних ярусов – по шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964).

В работе приведены данные по численности и плотности всех изученных популяций *Calypso bulbosa* и *Cyripedium calceolus* за 1997–2016 гг.,

а также соотношению генеративных и вегетативных особей в популяциях за тот же период, морфометрические показатели особей *Calypso bulbosa* и *Cyripedium calceolus* склоновых популяций за 2006–2016 гг., онтогенетические спектры двух популяций *Calypso bulbosa* за 1999–2016 гг. и двух популяций *Cyripedium calceolus* за 2000–2016 гг. Для сравнения были взяты онтогенетические спектры склоновых и пойменных популяций.

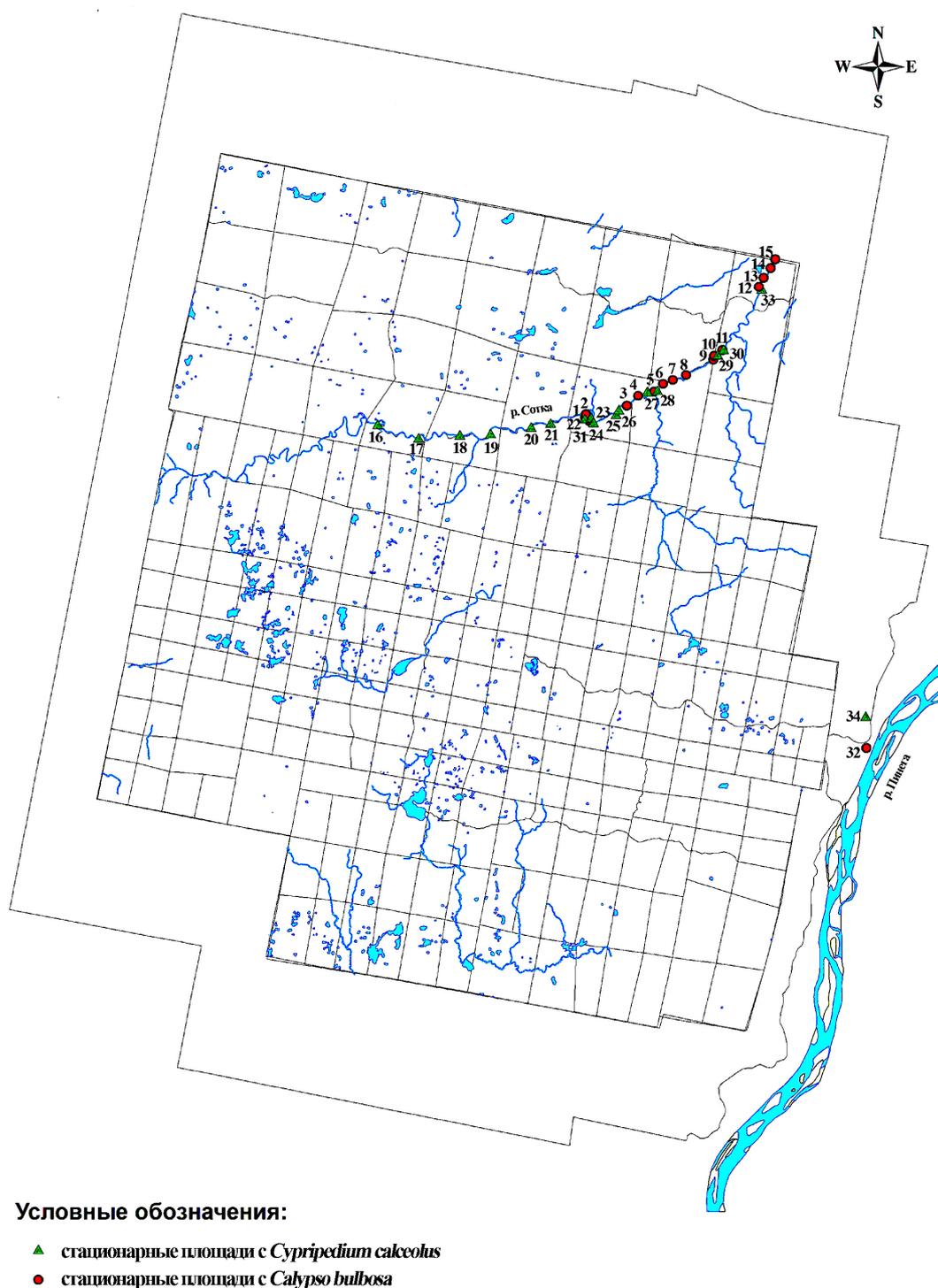


Рис. 2. Схема расположения стационарных площадей на карте Пинежского заповедника.

Fig. 2. The location of stationary plots on the map of the Pinega Reserve.

## Результаты и обсуждение *Calypso bulbosa* (L.) Oakes

**Фитоценотическая и экологическая приуроченность.** В пределах заповедника калипсо луковичная встречается рассеянно в местах сильно развитого карста (карстовые лога, шелошняки, долины карстовых рек), наиболее крупная локальная популяция вида приурочена к долине реки Сотки. По приуроченности к горным породам *Calypso bulbosa* характеризуется довольно широкой амплитудой, встречаясь, как на чистых сульфатных породах (гипс, ангидрит), так и на сульфатных породах с примесью карбонатов (гипс с прослоями известняков и доломитов). Произрастает вид, как под пологом леса, так и на опушках, в редколесьях с сомкнутостью крон 0.1–0.2.

Места произрастания *C. bulbosa* – пойменные и логовые ельники с хорошо развитым моховым покровом, в котором доминируют *Rhytidadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens* и разреженным травяно-кустарничковым ярусом. Постоянные спутники *C. bulbosa* – *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria nemorum*, *Thalictrum minus*, часто встречаются – *Carex digitata*, *Geranium sylvaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*. Почвы аллювиальные и аллювиальные дерновые, чаще карбонатные, слабокислые или нейтральные ( $pH_{\text{вод}} = 6.17–7.37$ ), часто оторфяненные с толщиной подстилки до 18–20 см (Наквасина, Пучнина, 2014).

Кроме того, в долине Сотки и карстовых логах *C. bulbosa* часто встречается в нижней части склонов в еловых и елово-лиственничных ивнячково-зеленомошных и грушанково-зеленомошных редколесьях, и в их средней части в сосновых дриадово-толокнянковых и лиственничных арктоусово-брусничных редколесьях, развитых на слаборазвитых грубогумусовых почвах, на глубине 5–15 см подстилающихся гипсом. Небольшие популяции вида встречаются также в смешанных лиственнично-сосновых и елово-березовых травяно-брусничных лесах на шелошняковом карсте, где особи чаще встречаются на глыбах и останцах гипса.

**Сезонное развитие.** Вегетация *Calypso bulbosa* начинается одновременно со сходом снегового покрова в местах произрастания особей, по многолетним данным (1981–2015 гг.), средняя дата начала вегетации отмечается 9–14 мая (Браславская и др., 2017). Начало цветения в среднем наступает 30 мая – 2 июня,

продолжительность цветения 13–21 день. Наиболее ранние сроки цветения вида за весь период наблюдений, отмечались в 2010 г. (18 мая), что было обусловлено необычно высокими температурами воздуха во второй декаде мая (среднесуточная температура декады +17°C, при среднемноголетнем значении температуры воздуха мая +6.1°C).

С момента образования плода начинается увядание листа. Период летнего покоя – 3–4 недели. Период созревания семян длится 43–49 дней, средние сроки созревания семян – 2–5 августа. К моменту созревания семян начинается отрастание нового листа, которое заканчивается к середине августа.

**Морфология.** *Calypso bulbosa* – короткостебельное клубнелуковичное растение, со шнуровидными придаточными корнями (Вахрамеева и др., 2014). Клубнелуковица орхидеи развивается во мху или под слоем опада. Корни растения, как правило, не доходят до минерального слоя почвы. Генеративный побег одет двумя перепончатыми влагалищами. Его высота в момент зацветания – 8–10 см, рост побега продолжается и во время цветения, достигая к моменту отцветания высоты 11–13 (до 16) см. Лист одиночный, прикорневой, длина листа без черешка 3–5 (до 6) см, ширина – 2–3 см. Плод – коробочка.

В табл. 1 приводятся морфометрические показатели особей калипсо луковичной, произрастающих на склоне карстового лога (стационарная площадь №32). Для данной популяции в период наблюдений характерен преимущественно полночленный онтогенетический спектр.

Некоторые различия по годам в размерах надземных органов могут объясняться вступлением в генеративную и вегетативную фазу большего или меньшего числа молодых особей, которые как правило, имеют меньшие размеры. Коррелятивных связей размеров особей с погодными условиями сезонов (температурами мая и августа предыдущего года) не выявлено.

**Структура и динамика ценопопуляций.** Ценопопуляции *C. bulbosa* малочисленны – от 2–3 до нескольких десятков особей, редко более сотни. Распределение по площади – диффузно-групповое, отдельные группы могут состоять из 20 и более разновозрастных особей. Размножение особей в популяциях – семенное и вегетативное. В пойме реки Сотки популяции имеют правосторонний онтогенетический спектр, на рис. 3 представлен онтогенетический спектр одной из наиболее крупных таких ценопопуля-

ций. Подобная возрастная структура характерна для популяций вида и в других частях ареала (Кириллова, 2010; Сулова, Чхобадзе, 2015). Доля молодых особей обычно составляет от 0 до 30%, в отдельные годы их число может увеличиваться. Например, в 2004 г. у трети популяций доля имматурных и ювенильных особей составляла от 34% (стационарная площадь №3) до 64% (стационарная площадь №10).

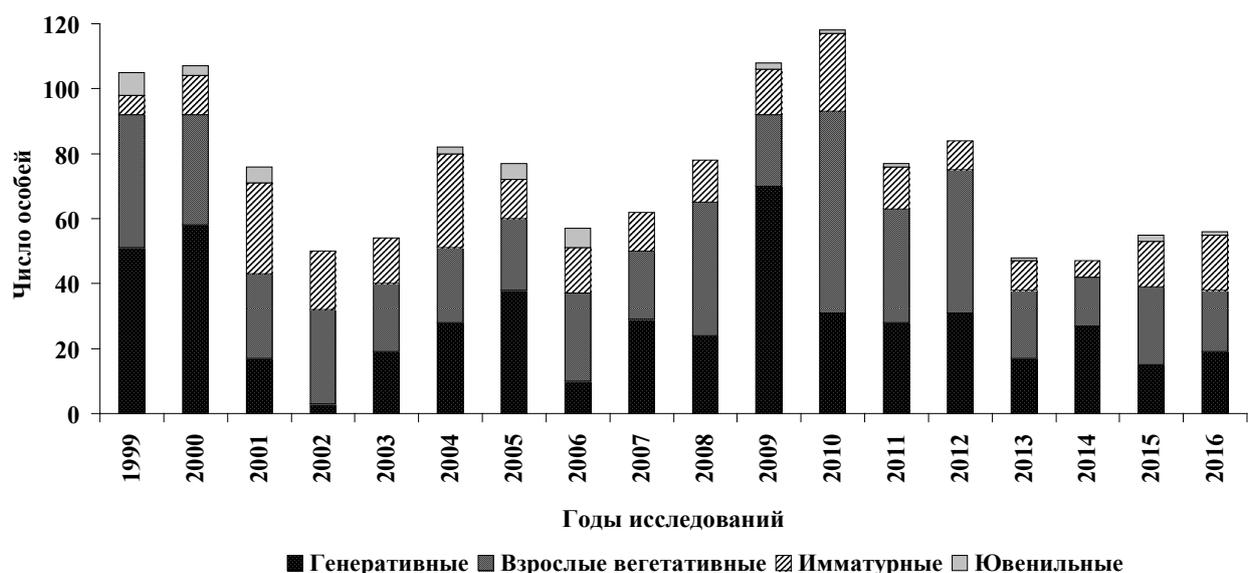
Отдельные ценопопуляции, произрастающие на склонах логов (стационарная площадь №32), отличаются большей лабильностью онтогенетического спектра. За период с 1999 по 2016 гг. число лет с преобладанием в ценопопуляции взрослых особей и лет, когда структура спектра была бимодальной (с долей молодых (ювенильных и имматурных) особей от 36 до 53%) – одинаково (рис. 4).

**Таблица 1.** Морфометрические показатели (см) особей *Calypso bulbosa* в лиственничном редколесье арктоусово-бруснично-зеленомошном (стационарная площадь №32)

**Table 1.** Morphometric parameters (cm) of *Calypso bulbosa* individuals in sparse forest with the following composition: *Larix sibirica* – *Arctous alpina* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Hylocomium splendens* (stationary plot №32)

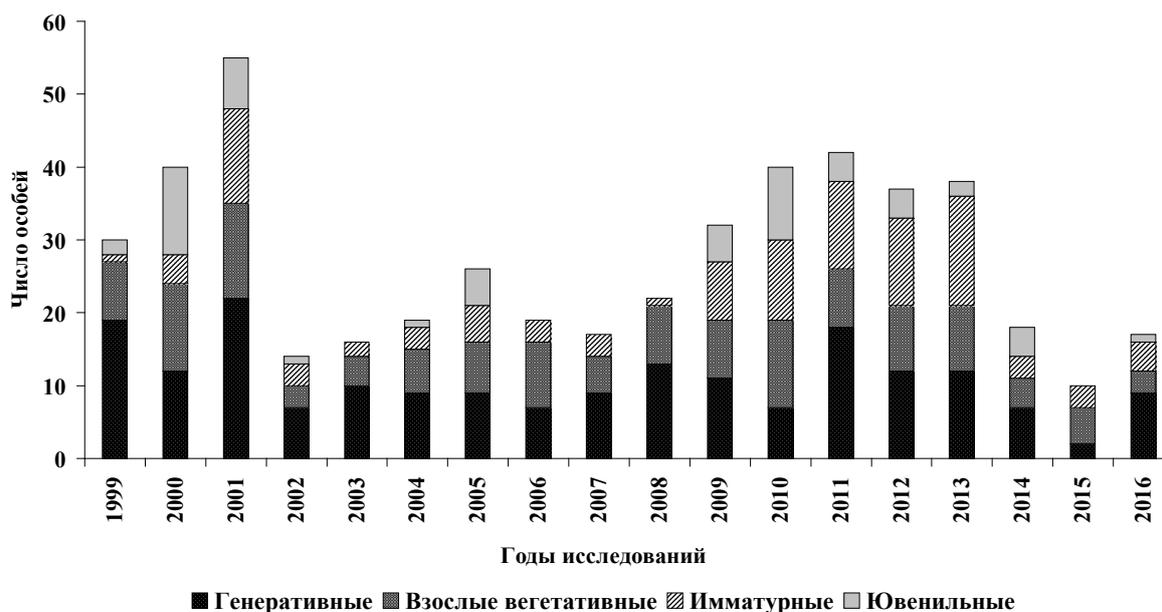
Год	Генеративные				Взрослые вегетативные		Имматурные		Ювенильные	
	Высота побега	Длина листа	Ширина листа	Размер цветка (длина губы)	Длина листа	Ширина листа	Длина листа	Ширина листа	Длина листа	Ширина листа
2006	10.8±0.4	4.2±0.2	2.6±0.1	2.4±0.1	3.5±0.7	2.2±0.3	1.9±0.6	1.4±0.1	–	–
2007	9.9±0.4	4.0±0.2	2.3±0.1	2.4±0.1	3.9±0.9	2.3±0.5	2.0±0.2	1.5±0.1	–	–
2008	11.2±0.5	3.8±0.3	2.3±0.2	2.5±0.1	3.4±0.3	2.1±0.4	2.3	1.2	–	–
2009	10.5±0.5	4.3±0.3	2.7±0.1	2.2±0.1	3.5±0.9	1.9±0.3	2.1±0.3	1.2±0.2	1.5±0.2	0.6±0.2
2010	10.3±0.4	3.5±0.3	2.3±0.2	2.3±0.1	2.9±0.4	1.9±0.3	2.2±0.4	1.2±0.3	1.3±0.4	0.6±0.2
2011	9.0±0.4	3.4±0.2	2.2±0.1	2.3±0.1	3.1±0.5	1.8±0.4	2.1±0.3	1.3±0.3	1.3±0.1	0.7±0.2
2012	8.9±0.7	3.0±0.2	2.0±0.2	2.4±0.1	3.3±0.6	2.0±0.3	2.3±0.5	1.3±0.2	1.5±0.4	0.7±0.2
2013	9.5±0.7	3.8±0.2	2.3±0.1	2.2±0.1	3.4±0.4	2.0±0.2	2.4±0.4	1.4±0.2	1.1±0.8	0.6±0.2
2014	11.6±0.3	4.3±0.2	2.4±0.1	2.3±0.1	3.8±0.4	2.2±0.2	2.3±0.3	1.4±0.4	1.5±0.6	0.6±0.2
2015	14.0±1.0	4.1±0.1	2.3±0.2	2.2±0.1	3.6±0.5	2.0±0.3	2.1±0.2	1.0±0.1	–	–
Среднее	10.6±0.5	3.8±0.1	2.4±0.1	2.3±0.1	3.5±0.7	2.2±0.3	2.2±0.3	1.3±0.2	1.3±0.5	0.6±0.2

Примечание: M±m: M – среднее арифметическое. m – ошибка среднего арифметического.



**Рис. 3.** Онтогенетический спектр ценопопуляции *Calypso bulbosa* в ельнике грушанково-зеленомошном (стационарная площадь №2).

**Fig. 3.** Ontogenetic spectrum of *Calypso bulbosa* coenopopulations in spruce forest with the following composition: *Picea obovata* – *Pyrola rotundifolia* – *Hylocomium splendens* + *Rhytidiadelphus triquetrus* (stationary plot №2).

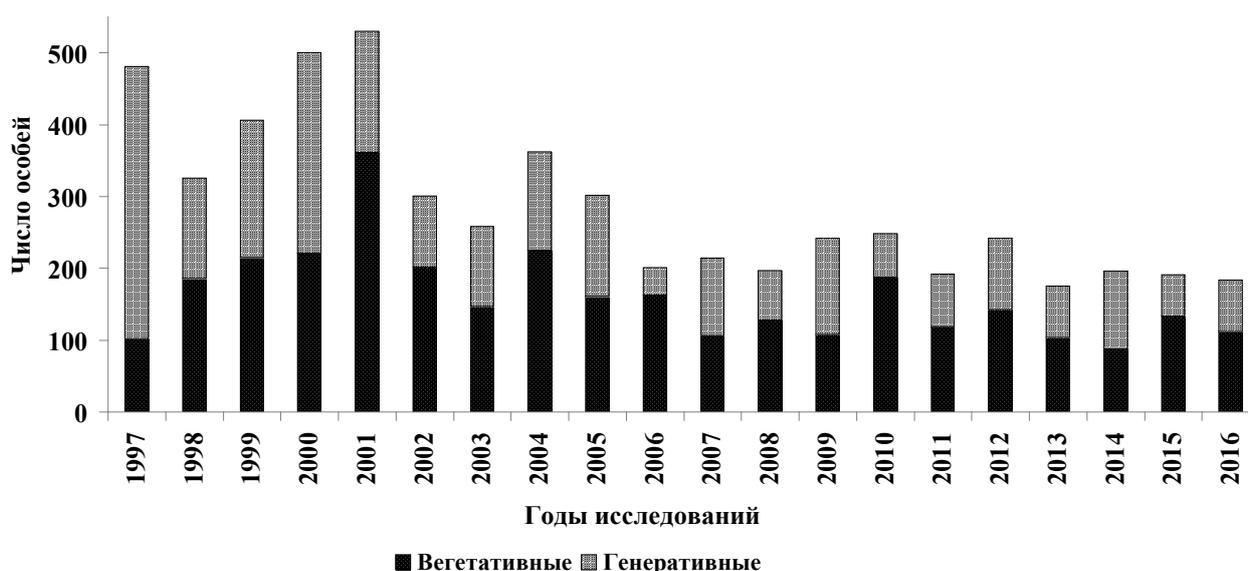


**Рис. 4.** Онтогенетический спектр ценопопуляции *Calypso bulbosa* в лиственничном редколесье арктоусово-бруснично-зеленомошном (стационарная площадь №32).

**Fig. 4.** Ontogenetic spectrum of *Calypso bulbosa* coenopopulations in sparse larch forest with the following composition: *Larix sibirica* – *Arctous alpina* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Hylocomium splendens* (stationary plot №32).

Проанализировано соотношение вегетативных и генеративных особей популяций, произрастающих в пойме р. Сотки. Доля цветущих особей от общего их числа варьировала от 19 до 79% (среднее для 15 площадей), максимальная доля цветущих особей наблюдалась в 1997 г., минимальная – в 2006 г. (рис. 5). Выявлена умеренная отрицательная корреляционная связь между числом генеративных особей в популяциях и среднемесячной температурой апреля ( $r = -0.4$ )

и мая ( $r = -0.37$ ). По-видимому в ранние весны, после частичного схода снегового покрова генеративные почки и цветочные стрелки *C. bulbosa* чаще повреждаются весенними заморозками. Так в 2006 г. сильные ночные заморозки (от  $-4^{\circ}\text{C}$  до  $-8.7^{\circ}\text{C}$ ) в воздухе и на почве, по данным ГМС пос. Пинега, отмечались с 26 апреля по 01 мая. При этом дневные температуры доходили до  $+16.5^{\circ}\text{C}$ . Повреждение весенними заморозками генеративных особей наблюдалось и в фазе цветения (2004, 2007, 2010 гг.).



**Рис. 5.** Соотношение вегетативных и генеративных особей *Calypso bulbosa* в локальной ценопопуляции поймы р. Сотки (в столбце – общее количество особей на 15 стационарных площадях).

**Fig. 5.** The ratio of vegetative and generative individuals for *Calypso bulbosa* coenopopulations in the floodplain of the river Sotka (the total number of individuals registered within 15 stationary plots is presented in columns).

Доля цветущих особей от общего числа растений в ценопопуляциях, произрастающих на склонах, изменялась от 17.5% (2010 г., стационарная площадь №32) до 90.9% (2011 г., стационарная площадь №31). Доля плодоносящих особей от числа цветущих составляла в этот период от 0% (2002 г., стационарная площадь №32) до 100% (2015 г., стационарная площадь №31).

В табл. 2 представлены показатели численности и плотности изученных ценопопуляций *Calypso bulbosa* за период с 1997 по 2016 гг. В разные годы на стационарных площадях отмечалось от 0 до 118 особей, средняя плотность варьировала от 0.00 до 1.29 особи на квадратный метр (ос./м<sup>2</sup>).

С 2002 по 2016 гг. наблюдается значительное снижение численности локальной популяции *C. bulbosa*, с 2006 г. она находится на стабильно низком уровне. Общее число особей на стационарных площадях уменьшилось с 530 (максимум 2001 г.) до 184 в 2016 г. (рис. 6). Одновременно с численностью уменьшается и плотность особей. Так, в первые годы наблюдений (1997–2001 гг.) ее значение (среднее для всех площадей) в разные годы колебалось от

0.26 до 0.36 ос./м<sup>2</sup>, в последние годы (2011–2016 гг.) значение плотности составляло 0.13–0.15 ос./м<sup>2</sup>. Снижение численности *C. bulbosa* связано с климатическими изменениями последних десятилетий. На рис. 7 представлена динамика среднемесячных температур мая, июля и августа за период с 1978 по 2016 гг. Среднемесячная температура июля за период с 1998 по 2016 г., по сравнению с предыдущим двадцатилетием, по данным ГМС пос. Пинега, увеличилась на 2°C, температура августа за аналогичный период на 1°C. В начале 2000-х гг. участились засушливые периоды. Так, в 2000 г. в июле при среднемесячной температуре в 18.7°C (средняя многолетняя за период 1978–1999 гг. – 15.1°C) выпало всего 17.8 мм осадков, что составило около четверти от нормы. В 2001 г. температура июля была также выше обычного (17.1°C), за два месяца – июнь и июль суммарно выпало 71.8 мм, что в два раза меньше обычного. Из-за жаркой и сухой погоды наблюдались перегрев и дефицит влаги в подстилке, что, по-видимому, крайне неблагоприятно сказалось на состоянии особей *C. bulbosa*, вызвало переход части особей к подземному образу жизни и их гибель.

**Таблица 2.** Показатели численности и плотности особей в ценопопуляциях *Calypso bulbosa* за период с 1997 по 2016 гг.  
**Table 2.** Abundance and density of *Calypso bulbosa* individuals in coenopopulations over 1997–2016

	№ стационарной площади																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	31	32
М (число особей)	25.3	74.8	7.05	13.1	41.2	6.85	8.0	4.55	6.45	21.6	13.4	2.3	11.1	20.4	28.2	29.3	27.7
max	47	118	22	37	92	24	21	11	25	47	64	21	18	86	75	78	55
min	5	47	0	1	3	2	0	2	0	5	0	0	5	3	4	6	10
М (плотность особей)	0.13	0.82	0.14	0.11	0.35	0.06	0.1	0.34	0.04	0.19	0.08	0.05	0.31	0.23	0.26	0.29	0.28

Примечание: М – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение.



**Рис. 6.** Динамика общей численности особей в ценопопуляциях *Calypso bulbosa* (значению численности особей соответствует количество осадков предыдущего года).

**Fig. 6.** Dynamics of the total number of *Calypso bulbosa* populations (the values of individuals abundance corresponds to the precipitation values in the previous year of observations).

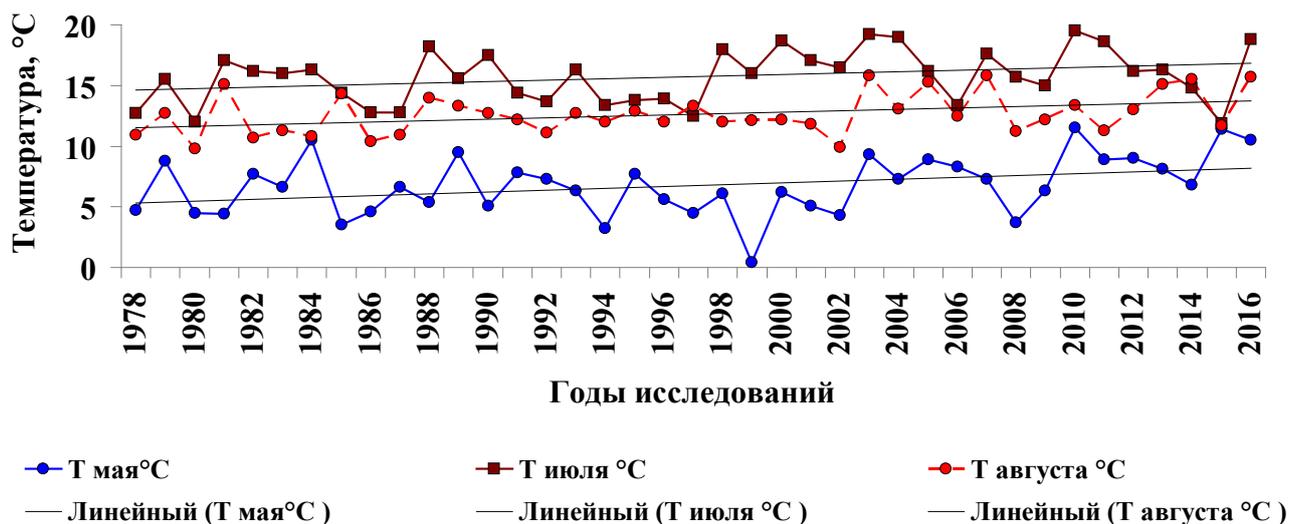


Рис. 7. Динамика среднемесячных температур мая, июля и августа (1978–2016 гг.) по данным ГМС пос. Пинега.

Fig. 7. Dynamics of average monthly temperatures for May, July and August (over 1978–2016) according to the data of the weather station in the village Pinega.

Выявлена умеренная положительная коррелятивная связь ( $r = 0.4$ ) между численностью популяций и суммой осадков июня – июля предыдущего года. Причем, эта зависимость прослеживается лишь в первую половину наблюдений, до критического снижения численности особей в 2006 г. (рис. 6).

На рис. 8 показана динамика численности ценопопуляций *C. bulbosa*, представленных наибольшим числом особей. К 2009 г. численность четырех из пяти популяций существенно снизилась.

Проведенное в июле 2009 г. геоботаническое описание стационарных площадей выявило значительное увеличение проективного покрытия травостоя. Так, на данных площадях оно увеличилось с 15–30% в 1997 г. до 45–60%. Лишь на стационарной площади №2 проективное покрытие осталось слабым и увеличилось с 10% до 15%. Разрастание травянистого покрова на этой стационарной площади сдерживает плотный моховой покров и мощный слой (до 20 см) слаборазложившейся оторфованной подстилки.

За период с 1997 по 2009 гг. в пойменных ценозах отмечено увеличение обилия: *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Carex digitata*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria nemorum* от «+» до 2–3 по шкале Браун-Бланке. Причем на некоторых стационарных площадях виды, доминировавшие в 2009 г., не были отмечены в 1997 г. Так, *Rubus saxatilis*, входящая в состав доминантов в 1997 г. только на одной стационарной пло-

щади, в 2009 г. доминировала уже на 8 из 15 стационарных площадей (см. приложение 2). В редколесьях на склонах значительно увеличилось обилие *Vaccinium vitis-idaea* (стационарные площади №№31, 32). Являясь слабым конкурентом, *C. bulbosa* быстро выпадает из состава травяно-кустарничкового яруса при увеличении его проективного покрытия. На стационарных площадях с наиболее низкой численностью особей *C. bulbosa* проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса наблюдалось до 80%.

Таким образом, вероятно, наряду с климатическими условиями, не менее отрицательным фактором, влияющим на жизнеспособность ценопопуляций *C. bulbosa*, является увеличение общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса фитоценозов, вызванного потеплением летних сезонов. Влияние степени проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса на численность ценопопуляций *C. bulbosa* указывается и другими авторами (Чупракова, Савиных, 2012). В Кировской области популяция с наименьшей численностью отмечена в травяном ельнике с проективным покрытием травостоя – 80%.

Из других неблагоприятных факторов, следует отметить деятельность бобров, активно расселяющихся по долине реки в последние десятилетия (Сивков, 2014). Местами отмечаются тропы животных и подземные ходы от реки, вызывающие провалы почвы и гибель отдельных особей орхидеи (стационарная площадь №11).

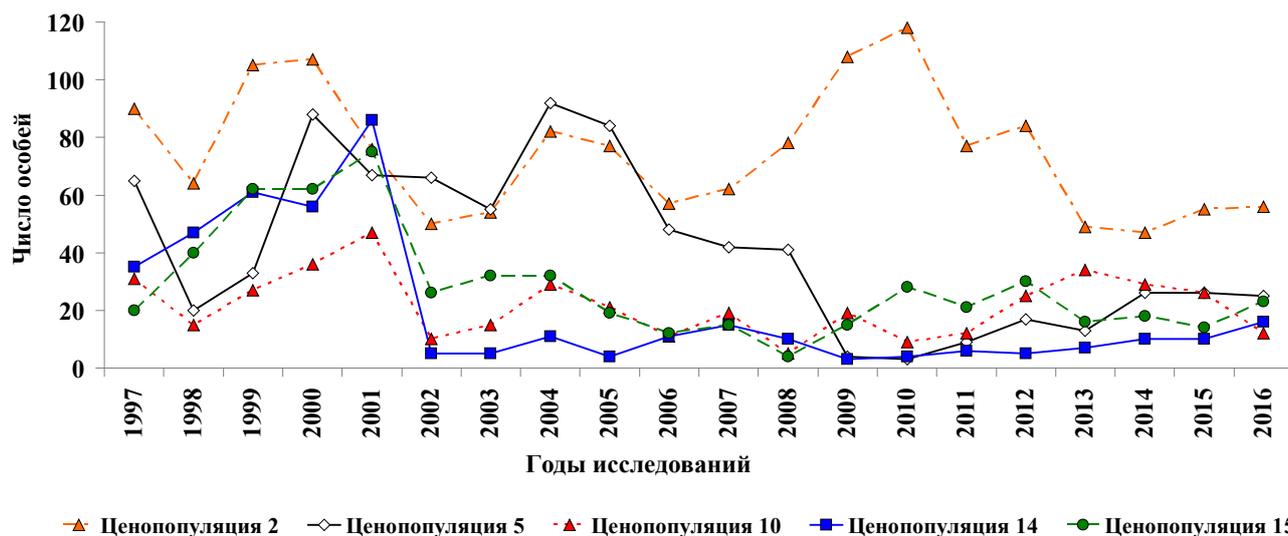


Рис. 8. Динамика численности особей в отдельных ценопопуляциях *Calypso bulbosa*.

Fig. 8. The abundance dynamics of *Calypso bulbosa* individuals in some populations.

Снижение численности вида наблюдается в разных частях ареала (Higman & Penskar, 1996; Красная книга Вологодской области, 2004; Красная книга Республики Коми, 2009; Ефимов, 2012; Сорокина и др., 2013; Красная книга Мурманской области, 2014; Красная книга Республики Татарстан, 2016). Часто авторы объясняют это сведением еловых зеленомошных лесов (Ефимов, 2012), наличием других антропогенных факторов, вызывающих нарушение мест произрастания (Чупракова, Савиных, 2012). Однако эта тенденция выражена и в условиях заповедного режима, и связана, прежде всего, с климатическими изменениями последних десятилетий и их последствиями, а также, возможно, с биологическими особенностями вида.

### *Cypripedium calceolus* L.

**Фитоценоотическая и экологическая приуроченность.** В Пинежском заповеднике *Cypripedium calceolus* L. встречается на сульфатных породах с примесью карбонатов (гипс с прослоями известняков и доломитов), а также в местах выхода минерализованных вод. Фитоценоотическая амплитуда *C. calceolus* достаточно широка. В пойме Сотки башмачок настоящий встречается в еловых, березовых, ольховых и смешанных травяных лесах. Здесь его постоянные спутники – *Atragene sibirica*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum minus* subsp. *kemense*, часто встречаются *Aconitum septentrionale*, *Carex digitata*, *Crepis sibirica*, *Equisetum pratense*, *Melica nutans*, *Trollius europaeus*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Почвы – аллювиальные дерновые и дерново-перегнойные с нейтральной или слабощелочной реакцией среды ( $pH_{\text{вод}} = 6.39–7.44$ ), подстилающиеся карбонатным слоистым аллювием 5–20 см толщиной (Наквасина, Пучнина, 2014). Произрастает башмачок настоящий и по склонам долины Сотки и карстовых логов в сосново-лиственничных, елово-лиственничных и еловых редколесьях. Для всех редколесных сообществ характерны маломощные щебнисто-сухоторфянистые почвы. На полузадернованных склонах особи *C. calceolus*, произрастают, как правило, в ложбинообразных понижениях рельефа. В южной части заповедника вид встречается по заболоченным берегам озер в сосняках и ельниках травяно-болотных на торфяных почвах, в местах их подпитки минерализованными водами.

**Сезонное развитие.** Начало вегетации *C. calceolus* приходится на 19–25 мая (среднее за период с 1981 по 2015 гг.), начало цветения – 16–23 июня, средняя продолжительность цветения – 16–20 дней. В последние годы наблюдается смещение сроков начальных фаз развития *C. calceolus* на более ранние даты, что связано с повышением температуры мая (рис. 7). За период с 2010 по 2016 гг. среднемесячная температура мая возросла с 6.2°C до 9.5°C, по сравнению с 1978–2009 гг. Так, начало цветения вида в 2010 г. отмечено 02 июня, а в 2016 г. – 27 мая. Период созревания семян длится 61–65 дней, средние сроки созревания семян – 6–8 сентября (Браславская и др., 2017).

**Морфология.** *Cypripedium calceolus* – многолетнее короткокорневищное растение

(Смирнова, 1990). Генеративный побег 20–40(50) см высотой несет 1–2 влагалищных низовых листа, 3 листа срединной формации и 1–2(3) зеленых листа верховой формации, в пазухах которых развиваются цветки (Тетерюк, 2003). В Пинежском заповеднике наиболее крупные особи (генеративные побеги до 52 см) отмечены в пойменных ельниках, что возможно объясняется как оптимальными условиями произрастания, так и затененностью участка. Более мелкие растения встречаются в редколесьях в верхних частях склонов, минимальный размер генеративных побегов здесь отмечен в 8–10 см. Цветки одиночные или по 2 (редко 3) на верхушке стебля. В единственном случае был отмечен побег с 4 цветками. Имматурные особи высотой 2–8 см имеют 2–3 листа, ювенильные, высотой 0.5–2 см – 1–2 листа. Две экотопические формы выделяет и Л.В. Тетерюк (2003), исследуя популяции вида в Республике Коми. Более крупные особи (высотой 29–46 см) отмечались в лесных и болотных биотопах Вычегодской равнины, высота растений, произрастающих на обнажениях Среднего Тимана (р. Печорская Пижма) не превышала 16–23 см.

В табл. 3 приводятся некоторые морфометрические показатели особей башмачка настоящего, произрастающих на склонах карстового лога (стационарная площадь

№34). Данная популяция полночленная, бимодальная, представлена всеми онтогенетическими группами.

Установлена высокая положительная коррелятивная связь между высотой генеративных побегов, длиной и шириной второго листа и количеством осадков в июне ( $r = 0.9$ ,  $0.81$  и  $0.85$  соответственно), коррелятивная связь между этими морфометрическими параметрами и температурой июня оказалась отрицательной ( $r = -0.78$ ,  $-0.83$  и  $-0.7$ ). Отрицательный характер связи между температурой июня и размерами особей, может объясняться тем, что высокие июньские температуры, как правило, сопровождаются засушливыми периодами. Так, за период с 2006 по 2015 гг., по данным ГМС пос. Пинега, наиболее высокие среднемесячные температуры июня отмечены в 2006 г. ( $15.5^{\circ}\text{C}$ ) и в 2013 г. ( $15.3^{\circ}\text{C}$ ), количество осадков за месяц было при этом 38.6 и 39.1 мм. Наиболее крупные особи *S. calceolus* отмечены в годы, когда количество осадков июня было выше среднемноголетнего значения (2007 г. – 76.4 мм, 2015 – 73.1 мм). Среднемесячная температура при этом заметно различалась (соответственно  $9.9^{\circ}\text{C}$  и  $13.1^{\circ}\text{C}$ ). Таким образом, определяющим фактором, влияющим на рост особей *S. calceolus* в первые фазы сезонного развития, является количество осадков в июне.

**Таблица 3.** Морфометрические показатели (см) особей *Cypripedium calceolus* в лиственничном редколесье костянично-арктоусово-брусничном (стационарная площадь №34)

**Table 3.** Morphometric parameters (cm) of *Cypripedium calceolus* individuals in sparse larch forest with the following composition: *Larix sibirica* – *Rubus saxatilis* + *Arctous alpina* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Hylocomium splendens* (stationary plot №34)

Год	Генеративные				Взрослые вегетативные		Имматурные		Ювенильные	
	Высота побега	Длина 2-го листа	Ширина 2-го листа	Размер цветка (длина губы)	Длина 2-го листа	Ширина 2-го листа	Длина листа	Ширина листа	Длина листа	Ширина листа
2006	27.2±1.0	11.8±0.3	6.2±0.2	–	10.0±1.6	4.8±0.9	5.5±1.7	1.9±0.8	2.3±0.5	0.7±0.2
2007	34.5±1.0	13.5±0.5	8.0±0.3	–	11.7±1.5	6.3±1.3	5.6±2.2	2.2±1.1	1.8±0.5	0.6±0.2
2008	29.2±0.8	12.4±0.4	6.8±0.3	3.8±0.1	10.2±1.4	4.9±0.9	5.0±1.5	1.8±0.6	2.1±0.5	0.7±0.2
2009	29.9±0.7	12.7±0.2	6.0±0.2	3.4±0.1	10.7±1.9	4.4±0.9	5.0±1.8	1.7±0.6	2±0.5	0.6±0.2
2010	32.8±1.3	13.3±0.4	7.1±0.4	3.6±0.1	11.1±1.6	5.1±1.2	4.8±1.4	1.8±0.7	1.9±0.5	0.6±0.2
2011	29.1±0.8	11.9±0.3	5.9±0.3	3.5±0.1	10.0±2.0	4.4±1.0	4.7±1.6	1.7±0.6	2.1±0.6	0.6±0.2
2012	30.1±1.3	12.5±0.4	7.0±0.3	3.8±0.1	10.7±1.5	5.4±1.0	5.2±1.8	2±0.8	2.5±0.5	0.7±0.2
2013	28.4±1.2	11.7±0.4	5.5±0.3	3.5±0.1	10.2±1.9	4.2±0.9	5.1±1.7	1.8±0.7	2.4±0.6	0.6±0.1
2014	31.6±1.3	12.7±0.4	6.4±0.3	3.7±0.1	10.7±1.6	4.5±0.9	5.1±1.8	1.7±0.6	2.2±0.4	0.6±0.2
2015	33.6±1.2	13.3±0.4	7.7±0.4	–	10.4±1.9	5.4±1.3	5.1±1.7	2.0±0.8	1.9±0.4	0.6±0.1
Среднее	30.6±2.3	12.6±0.6	6.7±0.8	3.6±0.2	10.6±1.7	4.9±1.0	5.1±0.3	1.8±0.2	2.1±0.2	0.6±0.1

Примечание: М±m: М – среднее арифметическое. m – ошибка среднего арифметического.

### Структура и динамика ценопопуляций.

Ценопопуляции *C. calceolus* в Пинежском заповеднике насчитывают от 5–7 (ценопопуляция №26) до нескольких сотен особей (ценопопуляции №№29, 33), распределение по площади – диффузно-групповое, отдельные группы могут состоять из 50–70 особей. В пойменных лесах в ценопопуляциях башмачка настоящего (ценопопуляции №№16–30) преобладают взрослые особи, доля иматурных особей составляет, как правило, не более 20%, ювенильные особи отмечаются крайне редко (рис. 9). Преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей.

На склонах долины реки и карстовых логов (например, ценопопуляция №34) онтогенетический спектр – бимодальный (рис. 10). Растительные сообщества склонов имеют невысокое покрытие травяно-кустарничкового яруса, фрагментарный мохово-лишайниковый покров.

Наличие участков почвы, не занятых растительностью, способствует лучшему прорастанию семян *Cyripedium calceolus*.

За период наблюдений с 1997 по 2016 гг. доля цветущих особей от общего числа растений в пойме р. Сотки составляла от 37% до 62% (рис. 11). В 2003, 2007 и 2009 гг. отмечено снижение доли генеративных побегов до 10%, 24% и 22% соответственно, что связано с неблагоприятными условиями начала вегетационных сезонов. Так в 2003 и 2009 гг. в первые две недели вегетации *Cyripedium calceolus* (конец мая – начало июня в 2003 г. и середина мая в 2009 г.) наблюдалось по восемь дней с заморозками, доходившими до  $-4^{\circ}\text{C}$  в 2003 г. и до  $-3.2^{\circ}\text{C}$ . в 2009 г. В 2007 г. неблагоприятное воздействие оказали, по-видимому, заморозки первой декады мая, когда было зафиксировано семь дней с морозами, доходившими до  $-8^{\circ}\text{C}$ , во многих местах произрастания вида при этом уже сошел снег.

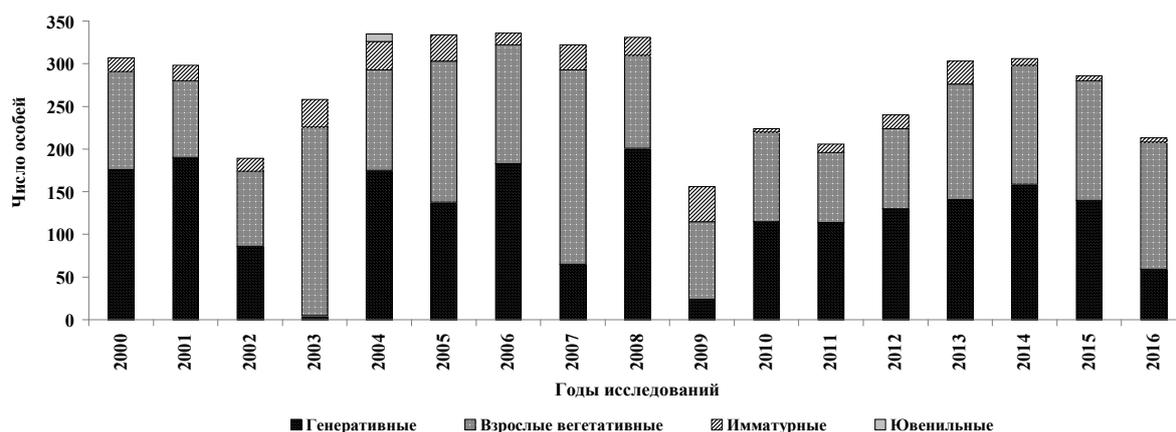


Рис. 9. Онтогенетический спектр ценопопуляции *Cyripedium calceolus* в ельнике аконитово-костянично-княжиковом (стационарная площадь №29).

Fig. 9. Ontogenetic spectrum of *Cyripedium calceolus* coenopopulation in spruce forest with the following composition: *Picea obovata* – *Aconitum septentrionale* + *Rubus saxatilis* + *Atragene sibirica* – *Hylocomium splendens* + *Rhytidiadelphus triquetrus* (stationary plot №29).

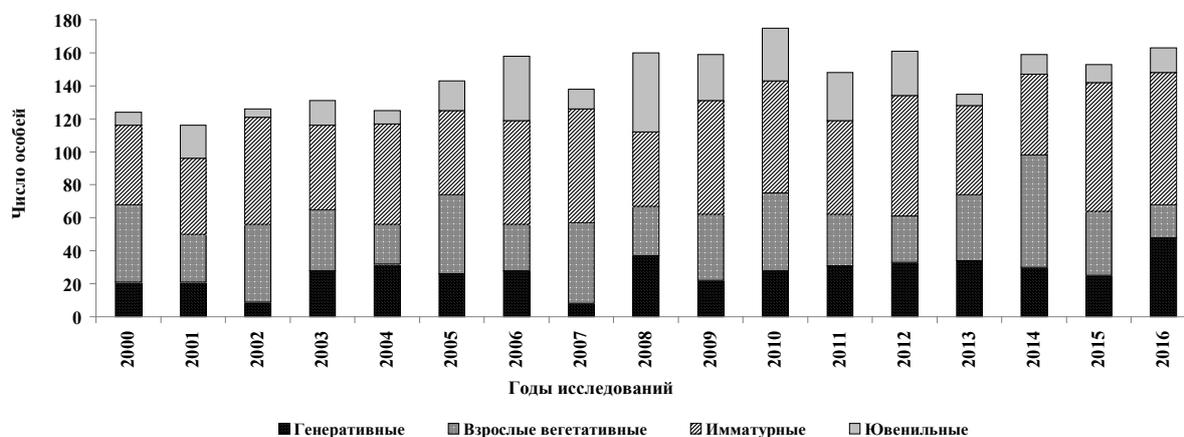


Рис. 10. Онтогенетический спектр ценопопуляции *Cyripedium calceolus* в лиственничном редколесье костянично-арктоусово-брусничном (стационарная площадь №34).

Fig. 10. Ontogenetic spectrum of *Cyripedium calceolus* coenopopulation in sparse larch forest with the following composition: *Larix sibirica* – *Rubus saxatilis* + *Arctous alpina* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Hylocomium splendens* (stationary plot №34).

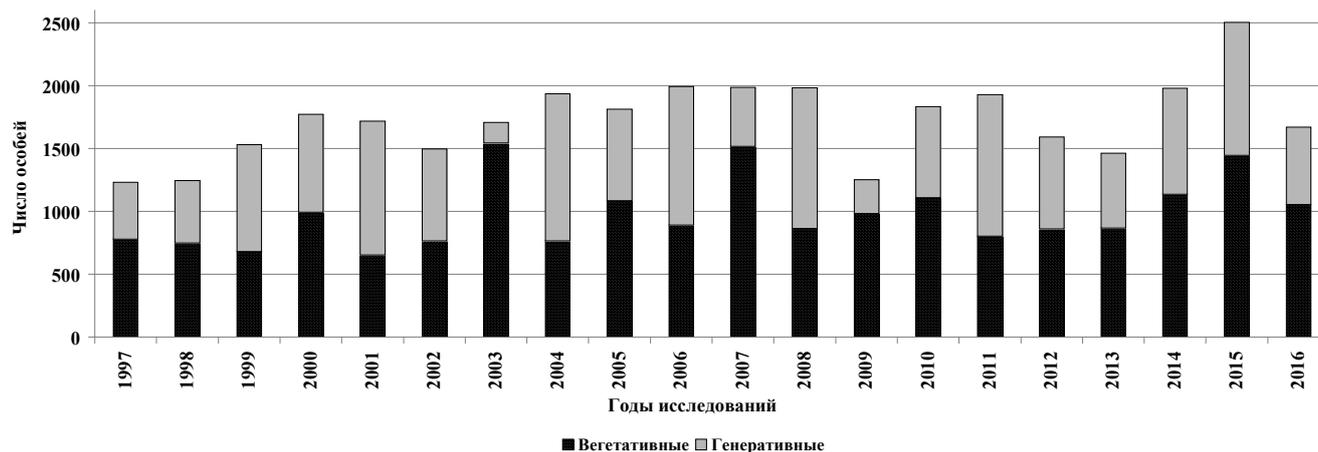


Рис. 11. Соотношение вегетативных и генеративных особей *Cyripedium calceolus* на стационарных площадях в пойме р. Сотки (в столбце – общее количество особей на 15 стационарных площадях).

Fig. 11. The ratio of vegetative and generative *Cyripedium calceolus* individuals on stationary plots in the floodplain of the river Sotka (the total number of individuals registered within 15 stationary plots is presented in columns).

В ценопопуляциях на склонах долины реки и карстовых логов доля цветущих особей от общего числа растений в этот период изменялась от 5.8% (2007 г., стационарная площадь №34) до 37.5% (2009 г., стационарная площадь №33). Доля завязавшихся и вызревших плодов от числа цветков колебалась от 0 до 45% (стационарные площади №№33, 34).

Изученные ценопопуляции *C. calceolus* в пойме р. Сотки в период с 1997 по 2016 гг. насчитывали от 5 до 336 особей. Их плотность варьировала от 0.10 до 3.78 ос./м<sup>2</sup>. В табл. 4 представлены показатели численности и плотности ценопопуляций.

При общей тенденции к увеличению численности особей *C. calceolus* (их число за период наблюдений возросло с 1231 до 2504 растений) разногодичные колебания численности достаточно велики. Кроме первых лет наблюдений низкая численность вида отмечена в 2009 (1254 особи) и в 2013 (1462 особи) гг. (рис. 12). Одной из причин увеличения численности особей *C. calceolus* в ценопопуляциях вида (преимущественно вегетативным способом размножения) является увеличение температуры августа. Вы-

явлена положительная коррелятивная связь ( $r = 0.6$ ) между численностью особей в популяциях *C. calceolus* и среднемесячной температурой августа предыдущего года. По данным Летописи Природы Пинежского заповедника, в годы, когда температура августа значительно выше среднепогодной (2003, 2005, 2007, 2013, 2014, 2016 гг.) период вегетации *C. calceolus* продлевался на 2–3 недели. Полное отмирание побегов наблюдается в третьей декаде сентября. В годы с холодным августом окончание вегетации вида фиксировалось в конце августа – начале сентября. По-видимому, увеличение продолжительности вегетационного периода влияет на рост вегетативного размножения *C. calceolus* за счет пробуждения спящих почек в следующем году.

Одновременно с численностью возрастает и значение плотности особей. Так, в первые годы наблюдений (1997–1999 гг.) значения плотности колебались в среднем от 0.94 до 1.17 ос./м<sup>2</sup>. В последние годы (2014–2016 гг.) значение плотности составляло 1.45–1.95 ос./м<sup>2</sup>, доходя в 2016 г. на отдельных площадях до 3.5 ос./м<sup>2</sup> (стационарная площадь №30).

Таблица 4. Показатели численности и плотности особей в ценопопуляциях *Cyripedium calceolus* за период с 1997 по 2016 гг.  
Table 4. Abundance and density of *Cyripedium calceolus* individuals in coenopopulations over 1997–2016

	№ стационарной площади																
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34
М (число особей)	108	136	81	45	196	128	87	111	164	107	18	103	101	268	91	314	146
max	150	286	116	62	297	242	229	225	228	146	33	156	150	336	174	420	175
min	41	39	30	14	70	52	21	44	58	43	5	50	36	156	27	160	116
М (плотность особей)	0.84	0.80	2.00	0.37	2.03	1.66	1.44	1.33	1.55	1.37	0.55	1.88	0.89	1.80	1.83	3.10	0.64

Примечание: М – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение.

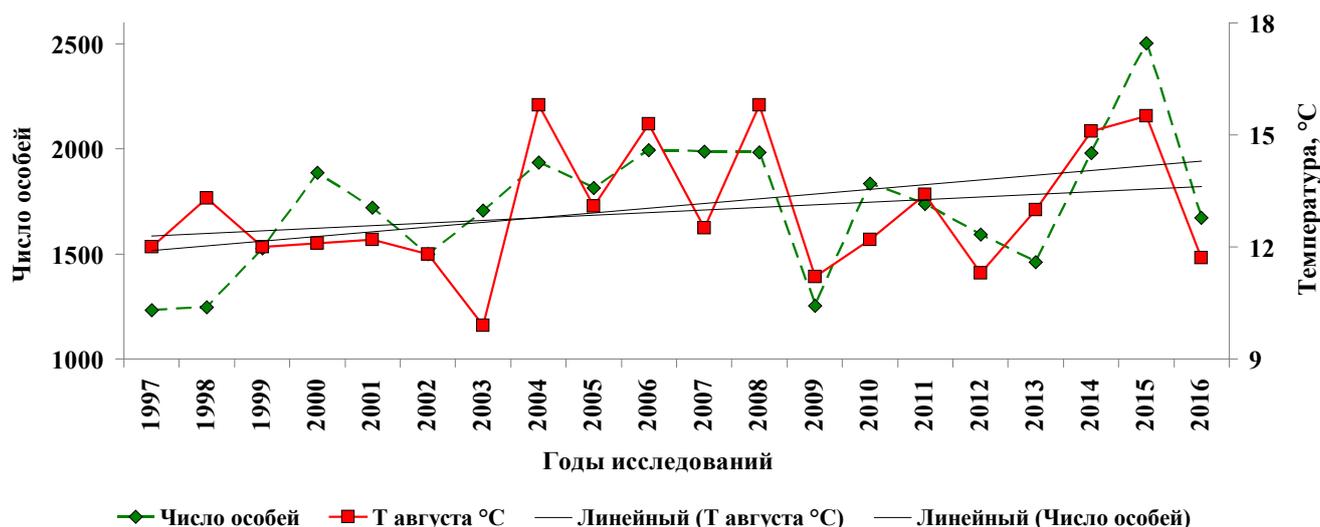


Рис. 12. Динамика общей численности особей в ценопопуляциях *Cypripedium calceolus* (значению численности особей соответствует температура августа предыдущего года).

Fig. 12. Dynamics of the total individuals' number in *Cypripedium calceolus* populations (the values of individuals abundance corresponds to the precipitation values in the previous year of observations).

Рост численности популяций *C. calceolus* отмечен и на других территориях в северной части его ареала (Дьячкова и др., 2007; Vlinova, 2008). И.В. Блинова также связывает возрастание численности вида с потеплением климата в последние десятилетия. В то же время, в центральной части ареала (Фардеева и др., 2010) связи изменения численности *C. calceolus* с климатическими параметрами не выявлено.

При этом динамика численности *C. calceolus* на отдельных площадях разнонаправлена (рис. 13). Не отмечено ни одного года со снижением или возрастанием численности особей одновременно во всех изученных ценопопуляциях.

Изменения численности ценопопуляций *Cypripedium calceolus* на склонах связаны, кроме того, с периодическими обрушениями блоков гипса, осыпями и оползнями гипсового щебня. За период с 1987 г. на стационарной площадке №33 в долине Сотки сильные нарушения, снижавшие численность популяции на 20% и более зафиксированы в 1990, 2000, 2012 гг. Однако, эти изменения не приводили к катастрофическим последствиям. Численность популяций восстанавливалась через 2–3 года. В то же время, в отличие от климатических факторов, оползневые процессы являются основными факторами, влияющими на динамику численности популяций в местообитаниях вида в центральной части ареала (Фардеева и др., 2010).

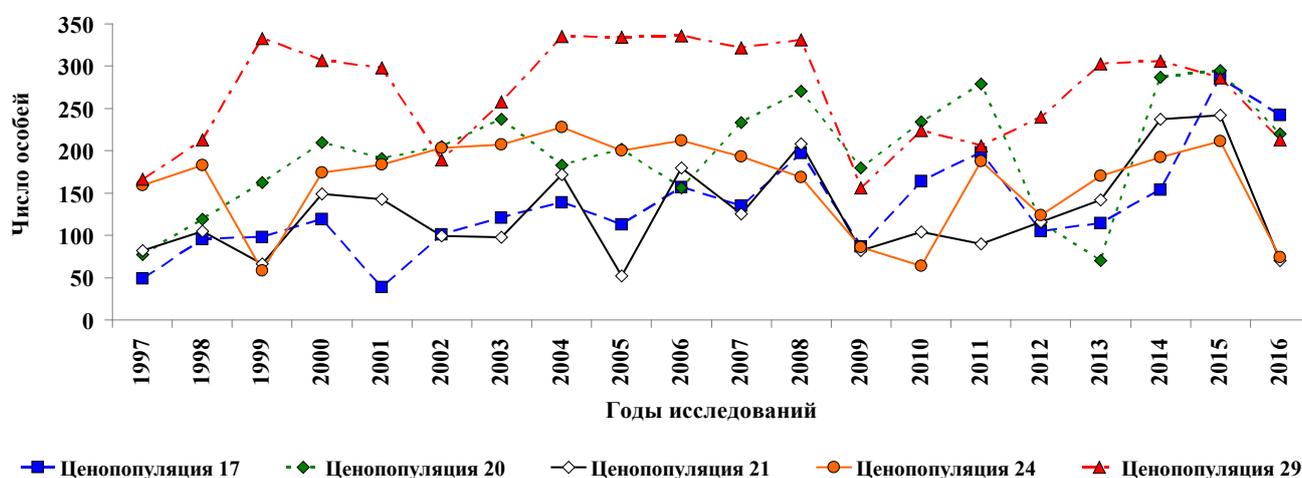


Рис. 13. Динамика численности отдельных ценопопуляций *Cypripedium calceolus*.

Fig. 13. The abundance dynamics of *Cypripedium calceolus* individuals in some populations.

В целом, состояние большинства изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus* можно считать устойчивым с тенденцией к росту численности. Вызывает опасение состояние ценопопуляций вида в карстовых логах на прилегающих к заповеднику территориях, где прослеживается деградация мест произрастания из-за возрастающей с начала века антропогенной нагрузки (организованный и неорганизованный туризм вблизи уникальных геологических объектов).

### Заключение

Таким образом, выявлены различные тренды динамики численности *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus*. С 2002 по 2016 гг. наблюдается значительное снижение численности локальной популяции *Calypso bulbosa*. С 2006 г. она находится на стабильно низком уровне. Общее число особей на стационарных площадях уменьшилось с 530 (максимум 2001 г.) до 184 в 2016 г. Снижение численности *C. bulbosa* связано с климатическими изменениями последних десятилетий, ростом температур июля и августа, участвовавшими засушливыми периодами. Климатические изменения приводят к изменению в структуре ценозов, увеличению проективного покрытия и смене доминантов травяно-кустарничкового яруса. По-видимому, эти изменения являются причиной снижения численности вида в условиях заповедного режима.

Число особей *Cypripedium calceolus* на стационарных площадях за период наблюдений возросло с 1231 до 2504 растений. Одной из причин роста численности ценопопуляций вида (преимущественно вегетативным способом размножения) является увеличение температуры августа. Выявлена положительная коррелятивная связь ( $r = 0.6$ ) между численностью популяций башмачка настоящего и среднемесячной температурой августа предыдущего года.

### Литература

- Блинова И.В. 1995. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства Orchidaceae Мурманской области. Автореф. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Браславская Т.Ю., Горячкин С.В., Кутенков С.А., Мамонтов В.Н., Попов С.Ю., Пучнина Л.В., Сидорова О.В., Торхов С.В., Федченко И.А., Чуракова Е.Ю. 2017. Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: ИПЦ САФУ. 303 с.
- Варлыгина Т.И. 2011. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Международной научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 76–80.
- Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. Т. 80(6). С. 28–40.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК. 486 с.
- Воробьева Е.Г., Москвичева Л.А. 1987. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. Москва. С. 137–146.
- Дровнина С.И., Хмара К.А., Бурлаков П.С. 2016. Особенности популяции *Calypso bulbosa* Orchidaceae на северном краю ареала (Беломорско-Кулойское плато, бассейн р. Полта) // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». Вып. 28(1). С. 91–97.
- Дьячкова Т.Ю., Милевская С.Н., Скороходова С.Б. 1997. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Ботанический журнал. Т. 82(2). С. 90–96.
- Дьячкова Т.Ю., Шуйская Е.А., Милевская С.Н. 2007. Динамика состояния популяций *Cypripedium calceolus* L. в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: материалы XI Перфильевских научных чтений, посвященных 125-летию со дня рождения И.А. Перфильева (23–25 мая 2007 г.). Ч. 1. Архангельск. С. 44–47.
- Ефимов П.Г. 2012. Орхидные северо-запада европейской России М.: Товарищество научных изданий КМК. 220 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Ленинград. С. 10–20.
- Кириллова И.А. 2010. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар. 144 с.
- Кирсанова О.Ф. 2013. Мониторинг состояния ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) в Печоро-Ильчском заповеднике // Мониторинг и оценка состояния растительного мира: материалы IV международной научной конференции. Минск: ГУ «БелИСА». С. 322–325.
- Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008. 351 с.
- Красная книга Вологодской области. Том 2. Растения и грибы. Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь», 2004. 360 с.
- Красная книга Мурманской области. Кемерово: «Азия-принт», 2014. 584 с.
- Красная книга Республики Коми (редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. 791 с.
- Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. Изд. 3-е. Казань: Идел-Пресс, 2016. 760 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

- Куликов П.В. 1997. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) на Среднем Урале // Бюллетень МОИП. Т. 102(3). С. 61–67.
- Наквасина Е.Н., Пучнина Л.В. 2014. Результаты изучения почв в местах произрастания редких видов растений в Пинежском заповеднике // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера России. Материалы научно-практической конференции, посвященной 40-летию заповедника «Пинежский» (2–5 сентября 2014 г., пос. Пинега. Архангельская область). Ижевск. С. 94–96.
- Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. Вып.4. М.: ВНИИ Экологии, 2015. 566 с.
- Попов С.Ю. 2016. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1(2). С. 38–58.
- Попов С.Ю. 2017a. Структура и особенности пространственного распространения сосновых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(1). С. 40–56.
- Попов С.Ю. 2017б. Растительность березовых и осиновых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(2). С. 66–83. DOI: 10.24189/ncr.2017.015
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.
- Пучнина Л.В. 1999. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России // Ботанический журнал. Т. 84(9). С. 75–81.
- Пучнина Л.В. 2000. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск. С. 78–87.
- Пучнина Л.В. 2010. Особенности биологии и экологии *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах европейского севера России // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова. Иркутск. С. 420–423.
- Пучнина Л.В., Рыкова С.Ю. 2010. Таежные редколесья карстовых ландшафтов // Ценные природные территории Архангельской области. Архангельск. С. 51–55.
- Пучнина Л.В., Попов С.Ю., Мязгова Н.А., Чуракова Е.Ю., Ланчиков И.В. 2008. Характеристика болот и болотной флоры // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск. С. 123–136.
- Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 174 с.
- Сивков А.В. 2014. История заселения бобрами Пинежского заповедника и динамика их численности. // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера России. Материалы научно-практической конференции, посвященной 40-летию заповедника «Пинежский» (2–5 сентября 2014 г., пос. Пинега. Архангельская область). Ижевск. С. 188–192.
- Смирнова Е.С. 1990. Морфология побеговых систем орхидных. Москва. 209 с.
- Сорокина И.А., Степанчикова И.С., Ефимов П.Г., Гимельбрант Д.Е., Спиринов В.А., Кушневская Е.В. 2013. Краткие очерки восьми предлагаемых ООПТ Ленинградской области // Ботанический журнал. Т. 98(2). С. 113–134.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к выделению типов леса. Москва. 144 с.
- Сулова Т.А., Чхобадзе А.Б. 2015. Современное состояние двух лесных орхидей Вологодской области – *Calypso bulbosa* и *Epipogium aphyllum* // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1–5 июня 2015 г., Минск, Беларусь). Минск. С. 223–227.
- Тетерюк Л.В. 2003. Башмачок настоящий // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург. С. 28–42.
- 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. 115(3). С. 159–173.
- Федченко И.А., Пучнина Л.В. 2011. Сезонная и разногодичная динамика ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Ярославль. С. 155–158.
- 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.
- Хапугин А.А., Силаева Т.Б., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г., Гришуткина Г.А., Гришуткин О.Г., Письмаркина Е.В., Орлова Ю.С. 2017. Оценка таксонов первого тома Красной книги Республики Мордовия (Россия), согласно категориям и критериям Красного списка МСОП // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(Suppl. 1). С. 164–189. DOI: 10.24189/ncr.2017.004
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург. 990 с.
- Чупракова Е.И., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология и особенности ценопопуляций *Calypso bulbosa* Orchidaceae в подзоне южной тайги // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». Вып. 28(25). С. 102–118.
- Blinova I.V. 2008. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate // Russian Journal of Ecology. Vol. 39(1). P. 26–33. DOI: 10.1134/S1067413608010050
- Blinova I., Uotila P. 2011. *Chamorchis alpina* and *Epipactis helleborine* in the Murmansk Region, Russia, and assessments of the orchids in the Region using the IUCN Red List Categories // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. Vol. 87. P. 21–28.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien & New York: Springer. 865 p.

- Brzosko E., Wróblewska A., Ratkiewicz M., Till-Bottraud I., Nicole F., Baranowska, U. 2009. Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe // *Annales Botanici Fennici*. Vol. 46. P. 201–214.
- Higman P.G., Penskar M.R. 1996. Special plant abstract for *Calypso bulbosa* (calypso orchid). Lansing: Michigan Natural Features Inventory. 2 p.
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Silaeva T.B., Kunaeva E.N. 2016. *Neottianthe cucullata* (L.) Schltr. (Orchidaceae Juss.), an endangered orchid in Central Russia // *Wulfenia*. Vol. 23. P. 189–202.
- Kull T. 1999. *Cypripedium calceolus* L. // *Journal of Ecology*. Vol. 87. P. 913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
- 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. P. 716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
- References**
- Blinova I.V. 1995. Ecological-biological peculiarities of some representatives of family Orchidaceae in the Murmansk region. PhD thesis abstract. Moscow. 24 p. [In Russian]
- Blinova I.V. 2008. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate. *Russian Journal of Ecology* 39(1): 26–33. DOI: 10.1134/S1067413608010050
- Blinova I., Uotila P. 2011. *Chamorchis alpina* and *Epipactis helleborine* in the Murmansk Region, Russia, and assessments of the orchids in the Region using the IUCN Red List Categories. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 87: 21–28.
- Braslavskaya T.Yu., Goryachkin S.V., Kutenkov S.A., Mamonov V.N., Popov S.Yu., Puchnina L.V., Sidorova O.V., Torkhov S.V., Fedchenko I.A., Churakova E.Yu. 2017. *Flora and vegetation of the Belomorsko-Kuloyskoe plateau*. Arkhangelsk: Publisher House of the Northern (Arctic) Federal University. 303 p. [In Russian]
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. **Wien & New York: Springer**. 865 p.
- Brzosko E., Wróblewska A., Ratkiewicz M., Till-Bottraud I., Nicole F., Baranowska U. 2009: Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe. *Annales Botanici Fennici* 46: 201–214.
- Cherepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries. Saint-Petersburg. 990 p. [In Russian]
- Chuprakova E.I., Savinykh N.P. 2012. Biomorphology and features of Orchidaceae *Calypso bulbosa* populations in the southern taiga subzone. *Vestnik of the Tver State University. Series «Biology and ecology»* 28(25): 102–118. [In Russian]
- Drovnina S.I., Khmara K.A., Burlakov P.S. 2016. Features of *Calypso bulbosa* populations at the Northern edge of its range (Belomorsko-Kuloyskoe plateau, Polta river basin). *Vestnik of the Tver State University. Series «Biology and ecology»* 28(1): 91–97. [In Russian]
- Dyachkova T.Yu., Milevskaya S.N., Skorokhodova S.B. 1997. Distribution and status of populations of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the reserve «Kivach» (Karelia). *Botanicheskiy Zhurnal* 82(2): 90–96. [In Russian]
- Dyachkova T.Yu., Shuyskaya E.A., Milevsky S.N. 2007. Condition dynamics of the populations of *Cypripedium calceolus* L. in the reserve «Kivach» (Karelia). In: *Biodiversity, protection and rational use of plant resources of the North. Part 1*. Arkhangelsk. P. 44–47. [In Russian]
- Efimov P.G. 2012. *Orchids of the North-West of European Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 220 p. [In Russian]
- Fardeeva B.M., Chizhikova N.A., Krasilnikova O.V. 2010. Long-term dynamics of ontogenetic and spatial structure of *Cypripedium calceolus* L. populations. *Scientific notes of the Kazan University* 115(3): 159–173. [In Russian]
- Fedchenko I.A., Puchnina L.V. 2011. Seasonal and interannual dynamics of populations of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes and *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in the Pinega Reserve. In: *The role of Botanical Gardens and Protected Areas in the study and preservation of the diversity of plants and fungi*. Yaroslavl. P. 155–158. [In Russian]
- Higman P.G., Penskar M.R. 1996. *Special plant abstract for Calypso bulbosa (calypso orchid)*. Lansing: Michigan Natural Features Inventory. 2 p.
- Isachenko T.I., Lavrenko E.M. 1980. Botanical and geographical regionalization. In: *Vegetation of European part of the USSR*. Leningrad. P. 10–20. [In Russian]
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Silaeva T.B., Kunaeva E.N. 2016. *Neottianthe cucullata* (L.) Schltr. (Orchidaceae Juss.), an endangered orchid in Central Russia. *Wulfenia* 23: 189–202.
- Khapugin A.A., Semchuk A.A., Silaeva T.B., Chugunov G.G. 2014. Comparative characteristics of populations of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) in the Republic of Mordovia. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 3: 403–410. [In Russian]
- Khapugin A.A., Silaeva T.B., Vargot E.V., Chugunov G.G., Grishutkina G.A., Grishutkin O.G., Pismarkina E.V., Orlova Ju.S. 2017. Estimation of taxa included in the first volume of the Red Data Book of the Republic of Mordovia (Russia) using the IUCN Red List Categories and Criteria. *Nature Conservation Research* 2(Suppl. 1): 164–189. DOI: 10.24189/ncr.2017.004 [In Russian]
- Kirillova I.A. 2010. *Orchids of the Pechora-Ilych Nature Reserve (Northern Ural)*. Syktyvkar. 144 p. [In Russian]
- Kirsanova O.F. 2013. Monitoring of the status of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) populations in the Pechora-Ilych Nature Reserve. In: *Monitoring and assessment of the status of the plant world*. Minsk: Publisher «BelISA». P. 322–325. [In Russian]
- Kulikov P.V. 1997. Biological characteristics, reproduction and population dynamics of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) in the Middle Ural. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 102(3): 61–67. [In Russian]
- Kull T. 1999. *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology* 87: 913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
- Nakvasina E.N., Puchnina L.V. 2014. The results of the study of soils in habitats of the rare plant species in the Pinega Reserve. In: *Preservation and study of geodiversity and biodiversity in Protected Areas of the European North of Russia*. Izhevsk. P. 94–96. [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: 716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
- Popov S.Yu. 2016. The vegetation of spruce forests in the Pinega State Reserve. *Nature Conservation Research* 1(2): 38–58. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2017a. Structure and features of spatial distribution of pine forests in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research* 2(1): 40–56. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2017b. Vegetation of birch and aspen forests in the Pinega State Reserve. *Nature Conservation Research* 2(2): 66–83. DOI: 10.24189/ncr.2017.015 [In Russian]
- Programme and methods for observations of the populations of plants included in the Red Data Book of the USSR. Moscow, 1986. 34 p. [In Russian]
- Puchnina L.V. 1999. The status of populations of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in karst landscapes of European North of Russia. *Botanicheskij Zhurnal* 84(9): 75–81. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2000. Vegetation. In: *Structure and dynamics of natural components of the Pinega Nature Reserve*. Arkhangelsk. P. 78–87. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2010. The biology and ecology of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in karst landscapes of European North of Russia. In: *Problems of study and conservation of the plant world in Eurasia*. Irkutsk. P. 420–423. [In Russian]
- Puchnina L.V., Rykova S.Yu. 2010. Taiga sparse forests in karst landscapes. In: *Valuable natural areas of the Arkhangelsk region*. Arkhangelsk. P. 51–55. [In Russian]
- Puchnina L.V., Popov S.Yu., Maslova N.A., Churakova E.Yu., Lanchikov I.V. 2008. Characteristics of mires and mire's flora. In: *Components of the ecosystems and biodiversity of karst territories of the European North of Russia (on the example of the Pinega State Reserve)*. Arkhangelsk. P. 123–136. [In Russian]
- Red Data Book of the Vologda region. Vol. 2. Plants and fungi. Vologda: Vologda State Pedagogical University, Published «Rus», 2004. 360 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Arkhangelsk region. Arkhangelsk, 2008. 351 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Red Data Book of Komi Republic (rare and endangered species of plants and animals). Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS, 2009. 791 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Murmansk region. Kemerovo: «Asia print», 2014. 584 p. [In Russian]
- Red Data Book of Republic of Tatarstan: animals, plants, fungi. 3<sup>rd</sup> edition. Kazan: Idel-Press, 2016. 760 p. [In Russian]
- Researches of rare species of plants and animals in State Nature Reserves and National Parks of the Russian Federation over 2005–2014. Vol. 4. Moscow: All-Russian Research Institute of Ecology, 2015. 566 p. [In Russian]
- Saburov D.N. 1972. Forests of Pinega. Leningrad: Nauka. 174 p. [In Russian]
- Sivkov A.V. 2014. The history of the penetration of beavers in the Pinega Reserve and the dynamics of their abundance. In: *Preservation and study of geodiversity and biodiversity in Protected Areas of the European North of Russia*. Izhevsk. P. 188–192. [In Russian]
- Smirnova E.S. 1990. Morphology of stem systems of orchids. Moscow. 209 p. [In Russian]
- Sorokina I.A., Stepanchikova I.S., Efimov P.G., Gimelbrant D.E., Spirin V.A., Kushnevskaya E.V. 2013. Short descriptions of eight proposed Protected Areas of Leningrad region. *Botanicheskij Zhurnal* 98(2): 113–134. [In Russian]
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. Methodic for determining of forest types. Moscow. 144 p. [In Russian]
- Suslova T.A., Chkhobadze A.B. 2015. Modern status of the two forest orchids of the Vologda region – *Calypso bulbosa* and *Epipogium aphyllum*. In: *Protection and cultivation of orchids*. Minsk. P. 223–227. [In Russian]
- Teteryuk L.V. 2003. *Cypripedium calceolus* L. In: *Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic*. Ekaterinburg. P. 28–42. [In Russian]
- Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. 2014. *Orchids of Russia (biology, ecology and protection)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 486 p. [In Russian]
- Varlygina T.I. 2011. **Preservation of the Orchidaceae in Russia**. In: *Protection and cultivation of orchids*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 76–80. [In Russian]
- Vasilevich V.I. 1995. Dominant-floristic approach to the identification of plant associations. *Botanicheskij Zhurnal* 80(6): 28–40. [In Russian]
- Vorobyeva E.G., Moskvicheva L.A. 1987. Materials on biology of *Cypripedium calceolus* L. in the Kandalaksha Nature Reserve. In: *Rare species in Nature Reserves*. Moscow. P. 137–146. [In Russian]

**Приложение 1.** Характеристика древесного яруса и подроста в местах произрастания *Calypso bulbosa***Appendix 1.** Characteristics of the tree layer and undergrowth on places with *Calypso bulbosa*

№ стационарной площади	Ассоциация	Формула древостоя	Сомкнутость крон	Формула подроста	Кол. подроста (ос./10 м <sup>2</sup> )
1	Ельник аконитово-кисличный	7Е 3Б	0.7	9Е1Б	1–1.5
2	Опушка ельника грушанково-зеленомошного	10Е	0.3	5Е5Б +Л	1.5–2
3	Ельник аконитово-кисличный	4Е6Б	0.6	10Е	0.5
4	Ельник аконитово-разнотравный	7Е3Б	0.5	10Е	1–1.5
5	Ельник бруснично-разнотравный	6Е 2Б2Л	0.3	10Е+Б	1.5–2
6	Ельник разнотравно-кисличный	9Е1Б	0.6	–	–
7	Ельник разнотравно-кисличный	8Е2Б	0.5	10Е	0.25
8	Ельник разнотравно-кисличный	8Е2Б	0.5	10 Ос	<0.25
9	Ельник аконитово-разнотравный	8Е2Б	0.6	10Е+Б	0.25
10	Ельник аконитово-разнотравный	8Е2Б	0.5	10Е+Б	0.5
11	Ельник разнотравно-кисличный	9Е1Б	0.4	–	–
12	Ельник аконитово-кисличный	10Е	0.5	7Е3Б	<0.25
13	Еловое редколесье грушанково-зеленомошное	10Е+Б	0.3	5Е5Б	1
14	Ельник аконитово-кисличный	6Е4Б	0.6	–	–
15	Ельник аконитово-разнотравный	10Е	0.6	–	–
31	Елово-лиственничное редколесье ивняково-бруснично-зеленомошное	6Л4Е+Б	0.1	10Е+С+Б	1
32	Лиственничное редколесье арктоусово-бруснично-зеленомошное	8Л2С	0.3	6Е4Б	4

**Приложение 2.** Характеристика травяно-кустарничкового и мохового ярусов в местах произрастания *Calypso bulbosa*  
**Appendix 2.** Characterisation of the herb-dwarf shrub and moss layers on places with *Calypso bulbosa*

Видовой состав	№ стационарной площади																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	31	32
<i>Подлесок</i>																	
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench		1		+						+	+		+	+			
<i>Cotoneaster</i> sp.										r							+
<i>Daphne mezereum</i> L.		r	+		+			+		r	+	r	+	r			
<i>Juniperus communis</i> L.		+								+			1	1		+	1
<i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>pallasii</i> (Ledeb.) Browicz ( <i>L. pallasii</i> Ledeb.)	1	+			1												+
<i>Padus avium</i> Mill.				+							+	+		+	+		
<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz) Pojark.	r		+	1	+	1		+	+	+		+		r	r		
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	1		r	1	1	1	1	1	1	+	1	r	r	r	+	+	1
<i>Rosa cinnamomea</i> L.											1						
<i>Rubus idaeus</i> L.								1	+					+			
<i>Salix arbuscula</i> L.																1	1
<i>Salix caprea</i> L.											+						
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.																+	+
<i>Salix recurvigemma</i> A. Skvortsov																+	
<i>Sorbus aucuparia</i> Hedl.	+	1	r			+	1		+		r	+			+		
<i>Травяно-кустарничковый и моховой ярусы</i>																	
Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса	40	15	70	80	45	60	40	60	60	60	65	30	30	50	50	30	40
Общее проективное покрытие мохового яруса	75	90	50	70	90	80	85	50	70	70	60	80	90	90	90	90	60
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	2		2	2	1	1	1	+	2	1		1	r	2	1		
<i>Angelica sylvestris</i> L.				+							1						
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.																1	1
<i>Atragene sibirica</i> L.	2	+	1	3		2	2	1	2	+		+	1	1	3	+	
<i>Bartsia alpina</i> L.																+	
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	+	1	+	r	+	r	r	+	r	+	r	r	+	+	+	+	+
<i>Carex alba</i> Scop.	+	+	+	+				+	+	+				+	2		
<i>Carex digitata</i> L.	+	+	1	1		1	2	1		1	+	+		+	1		
<i>Carex ornithopoda</i> Willd.													+				
<i>Carex vaginata</i> Tausch			+														
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill						+	+			+	+	+	+	+	+		
<i>Cirsium oleracium</i> (L.) Scop.										+	1	+					
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.													+				
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.																+	
<i>Crepis sibirica</i> L.	+			1							+	+			1		
<i>Cypripedium calceolus</i> L.		r								+	+	+	+				
<i>Delphinium elatum</i> L.	+	r	+	1	1	+				+		+					
<i>Dryas punctata</i> Juz.																+	1
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.												r			+		
<i>Empetrum nigrum</i> L.																+	+

Видовой состав	№ стационарной площади																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	31	32
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		1	1		+						+	r			+	+	+
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser																	+
<i>Equisetum hyemale</i> L.	+																
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.		+	1	1	+	1	1		2	1	1	+		1	+		
<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.	+	r										1	1	1	1		
<i>Festuca ovina</i> L.													+			+	+
<i>Festuca</i> sp.											1						
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		r		1	+		+		+	+	+	+			+		
<i>Fragaria vesca</i> L.				+						1							
<i>Galium boreale</i> L.	1	r			1			+		1	+					+	
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	1	+	1	1	2	1		1	1	1		1		1	1		
<i>Geum rivale</i> L.										+		+					
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.																	+
<i>Hedysarum alpinum</i> L.																	+
<i>Hieracium murorum</i> L.													+				+
<i>Hieracium umbellatum</i> L.																	+
<i>Lathyrus pratensis</i> L.		r		+													
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.				+			+		+	+	+			1	+		
<i>Ledum palustre</i> L.																+	+
<i>Linnaea borealis</i> L.					1	1			+								1
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.							+										
<i>Luzula pilosa</i> L.			+								+				+		
<i>Lycopodium annotinum</i> L.									+								
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt				+		+	1	+	+		+			1	+		
<i>Melica nutans</i> L.	1		1	2			2			1	1			1	1		+
<i>Millium effusum</i> L.	+			1		2			1		1	+	+	+			
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray		r														+	+
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) H. Hara						+	1						+	1			
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	+					+	+		+		+			+			+
<i>Oxalis acetosella</i> L.	2	r	2	1	1	3	2	3	2	1	2	2	2	3			
<i>Paeonia anomala</i> L.	+			+													
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	r	+		+		+		+	1	+			+			
<i>Parnassia palustris</i> L.																	+
<i>Pedicularis lapponica</i> L.																	+
<i>Pinguicula alpina</i> L.																	+
<i>Poa nemoralis</i> L.			1		+	1	1				+						
<i>Poa pratensis</i> L.					+												
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	1	1	+	+	+			+	+	+	+	1	+	+	+	1

Видовой состав	№ стационарной площади																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	31	32
<i>Ranunculus propinquus</i> С.А. Mey.												+					
<i>Rhizomatopteris montana</i> (Lam.) A. Khokhr.													1	+			
<i>Rubus saxatilis</i> L.	3	1	2	2		2	+	2	3	2	2	1	+	+		+	+
<i>Salix reticulata</i> L.																1	
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.		r	+		+				+			+	+	+		+	
<i>Scorconera austriaca</i> Willd.																r	
<i>Selaginella selaginoides</i> P. Beauv. ex Mart. & Schrank																+	
<i>Solidago virgaurea</i> L.		r	+	+	+		+				+			+	+	+	+
<i>Stellaria nemorum</i> L.	2		1	1	+	2	2	1	1	2	2	1	1		1		
<i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub																+	
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>kemense</i> (Fries) Cajand. ( <i>T. kemense</i> (Fries) W.D.J. Koch	+	r	+	1	1	1	+	1	+	1	+	+		1	+		
<i>Trientalis europaea</i> L.				+	+			1	+		1	+		+	+		
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.												+			+		
<i>Trollius europaeus</i> L.			+	1					+			+		+	+		
<i>Tussilago farfara</i> L.											+	2	+				
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.													+				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1		+	1	2		1	1	1		1	+	+	1	1	2	2
<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.		r						+				+	+		+		
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.			+					+				+					
<i>Veronica longifolia</i> L.															+		
<i>Vicia cracca</i> L.					+	+				+					+	+	
<i>Vicia sepium</i> L.									+								
<i>Viola collina</i> Besser						1					+			+			
<i>Viola mirabilis</i> L.	1		+	1			+				+	+					
<i>Dicranum</i> sp.	+	+													+		+
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	3	3	3	2	3	2	1	2	2	1	2	2	2	2	3	3	3
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	1					1	3						1			2	1
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	+												+	+			
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	2	2	2	3	1	3	3	2	3	3	3	3	3	3	2		

**Приложение 3.** Характеристика древесного яруса и подроста в местах произрастания *Cypripedium calceolus*  
**Appendix 3.** Characteristics of the tree layer and undergrowth on places with *Cypripedium calceolus*

№ стационарной площади	Ассоциация	Формула древостоя	Сомкнутость крон	Формула подроста	Кол. подроста. (ос./10 м <sup>2</sup> )
16	Ельник аконитово-разнотравный	7ЕЗБ	0.6	10Е	1
17	Ельник аконитово-разнотравный	10Е	0.6	10Е	1
18	Ельник костянично-разнотравный	10Е	0.4	6Е4Б	1.5
19	Ельник костянично-разнотравный	10Е	0.5	10Е	1.5
20	Ельник костянично-разнотравный	10Е+Б	0.6	10Е	1.5
21	Ельник костянично-разнотравный	10Е	0.7	10Е	1.5
22	Ельник аконитово-разнотравный	5Е5Б	0.7	10Е+Б	0.5
23	Ельник костянично-разнотравный	5Е5Б	0.4	10Е+Л	3
24	Березняк аконитово-разнотравный	8Б2Е	0.5	5Е5Б	1
25	Березняк разнотравный	10Б	0.3	6Е4Б	4.5
26	Ельник хвощево-разнотравный	7ЕЗБ	0.3	10Е	2
27	Опушка ельника костянично-разнотравного	10Е	0.2	10Е	> 0.25
28	Березняк разнотравный	10Б+Ол+Е	0.3	6Е 4Б	5
29	Ельник аконитово-разнотравный	7ЕЗБ	0.6	10Б	> 0.25
30	Опушка ельника костянично-разнотравного	10Б	0.1	–	–
33	Еловое редколесье костянично-зеленомошное	8Е2Б	0.3	6Е4Б	3
34	Лиственничное редколесье костянично-брусничное	4ЛЗС1Е2Б	0.4	5ЕЗЛ2Б	1

**Приложение 4.** Характеристика травяно-кустарничкового и мохового ярусов в местах произрастания *Cypripedium calceolus*  
**Appendix 4.** Characterisation of the herb-dwarf shrub and moss layers on places with *Cypripedium calceolus*

Видовой состав	Номер стационарной площади																
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34
<i>Подлесок</i>																	
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench		+	1	1	+	+		1		2	+	1	1			2	
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt																	+
<i>Cotoneaster</i> sp.												+				+	
<i>Daphne mezereum</i> L.		+	+	+	+	+					+	+		+			+
<i>Juniperus communis</i> L.			2	1									2			1	2
<i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>pallasii</i> (Ledeb.) Browicz ( <i>L. pallasii</i> Ledeb.)		+	+	+				1	1	+				+	1	+	+
<i>Padus avium</i> Mill.	+			+	+		+	1	+				+	1			
<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark.		+		1	+	+	+		+								
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+	+	1	1	+	1		1	1	2	+	+	1	2	+	+	+
<i>Salix arbuscula</i> L.																+	+
<i>Salix caprea</i> L.													1		1		
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.								+		+						+	+
<i>Salix phylicifolia</i> L.										+		+	+				
<i>Salix recurvigemma</i> A. Skvortsov																	+
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		+											+	1	+	+	+
<i>Травяно-кустарничковый и моховой ярусы</i>																	
Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса	60	70	50	50	40	50	50	50	80	50	70	60	60	60	80	40	60
Общее проективное покрытие мохового яруса	80	70	60	60	80	70	50	70	30	10	30	80	70	70	50	40	60
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	2	1		+	1	1	2	1	3			+		1			
<i>Anemone sylvestris</i> L.			+														
<i>Angelica archangelica</i> L.						+											
<i>Angelica sylvestris</i> L.			+	+				+		+		+	+				+
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.			1													+	1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.																	1
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.																1	1
<i>Atragene sibirica</i> L.	2		2	2	1	2	1	1	1	1	1	2		2	2	+	1
<i>Avenella flexuosa</i> L.												+					
<i>Bartsia alpina</i> L.																	+
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub															2		
<i>Cacalia hastata</i> L.							+										
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth			1	+						1		1			2		
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes		+			+	+						+	+	1			+
<i>Campanula rotundifolia</i> L.																	+
<i>Carex alba</i> Scop.			+	1		+							1				
<i>Carex digitata</i> L.	+	+			+	1	1	1		1		+		+			+
<i>Carex ornithopoda</i> Willd.																1	
<i>Carex vaginata</i> Tausch															+		
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	1	+			+	+			+		+			+			
<i>Cirsium oleracium</i> (L.) Scop.	1	1		1		+	1				1						
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.	+																+
<i>Crepis sibirica</i> L.	+	1			+			1	1	1	1	1		1	1		
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	1	1	1	+	2	+	+	+	+	1	+	+	+	2	1	1	1
<i>Delphinium elatum</i> L.	1			+		+	+					+	+	+	+		
<i>Dryas punctata</i> Juz.																	+

Видовой состав	Номер стационарной площади																
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34
<i>Empetrum nigrum</i> L.			+														+
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		+		+				1		1			+			+	+
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser																+	+
<i>Equisetum arvense</i> L.		+	+	1													
<i>Equisetum hyemale</i> L.							+										
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.		1		1	1	1	+		+	+	3	+	1		1		
<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.					+	+							+				
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	1					+		+									
<i>Festuca ovina</i> L.																	1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	+		+	+		+		+		+			+	+		
<i>Fragaria vesca</i> L.					+												
<i>Galium boreale</i> L.		1	+	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	+	1		1
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	1	1	1	+	+		1	2	1	1	1	2	2	+	1		1
<i>Geum rivale</i> L.	+	+				+	+	+									
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.			+													+	+
<i>Hedysarum alpinum</i> L.			+												+	+	
<i>Heracleum sibiricum</i> L.					+				+						+		
<i>Hieracium murorum</i> L.		+										+					+
<i>Lathyrus pratensis</i> L.				+											+	+	
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.		1	+	+				1	1	1		1		1			1
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.				+													
<i>Linnaea borealis</i> L.		+	+										+				1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.		+															
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt		+					+			+							+
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.			+						+	1		+					1
<i>Melica nutans</i> L.	+	+	+	1	+		+	2	3	2	1	+		1			1
<i>Millium effusum</i> L.	1	2				+	+		+								
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl					+												
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray				+									+			+	
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) H. Hara								+	+		+		+	+			
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House																	+
<i>Oxalis acetosella</i> L.	2	1			1	1	2							1			
<i>Paeonia anomala</i> L.	1							1									
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+			+	+			+			+					
<i>Pinguicula alpina</i> L.																	+
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.																	+
<i>Poa nemoralis</i> L.			+		+	+	+										
<i>Poa pratensis</i> L.		+		+													
<i>Polygala amarella</i> Crantz			+														+
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	1	1	1		1		1	+	+	+		1	1	+	1	1
<i>Ramunculus propinquus</i> C.A. Mey.						+											+
<i>Rhizomatopteris montana</i> (Lam.) A. Khokhr.														+			
<i>Rubus saxatilis</i> L.	3	2	3	2	2	2	3	3	3	1	2	3	2	3	2	2	1
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	+		+	1	1	1		1	+	+	1	+	1	+	+		+
<i>Solidago virgaurea</i> L.			+	+		+		+	1	+		+	+	+		+	+
<i>Stellaria nemorum</i> L.	1	2			1	1	1				+		+	2			
<i>Tephrosieris integrifolia</i> (L.) Holub																	+

Видовой состав	Номер стационарной площади																
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>kemense</i> (Fries) Cajand. ( <i>T. kemense</i> (Fries) W.D.J. Koch)	+	1	+	+	+	1	1	1	2	1	1	+	2	1	+	+	
<i>Trientalis europaea</i> L.						+						1	1				
<i>Trollius europaeus</i> L.	1		1		+	+		+	1		+	1	1	+	1		
<i>Tussilago farfara</i> L.			+			+										+	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.																	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	2	2	1				+	1	+	+	1	1	2	1		2
<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.					+					+							
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.		1			+	+					+						
<i>Vicia cracca</i> L.		+		+		+									+		+
<i>Vicia sepium</i> L.									1								
<i>Viola collina</i> Besser									+		+	+					+
<i>Viola mirabilis</i> L.	1					+							1				
<i>Viola rupestris</i> subsp. <i>glaberrima</i> (Murb.) V.V. Nikitin ( <i>V. sergievskiae</i> Tzvel.)																	+
<i>Dicranum</i> sp.			1														
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	1	2	2	2	1	1	1	1		1	2	2	3	2	1	2	3
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.			3	1	1	1					2	3	2				
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.													1				
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	3	3	1	2	3	3	2	3	2		2			2	2		

## STATUS OF *CALYPSO BULBOSA* AND *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (ORCHIDACEAE) POPULATIONS IN THE PINEGA STATE NATURE RESERVE

Lyudmila V. Puchnina

Pinega State Nature Reserve, Russia  
e-mail: pinzapno@mail.ru

Population-based studies on *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* in the Pinega State Nature Reserve (Arkhangelsk region, Russia) and adjacent areas have been carried out. Since 1997, the monitoring of populations has been conducted on 34 established plots (17 for each species). Studies have been carried out directly within the Pinega Reserve area (Sotka river valley) and in the Reserve's buffer zone (slopes of the karst logs). Different trends of abundance dynamics in *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* populations were identified. From 2002 to 2016, a significant decrease in the *C. bulbosa* individuals' number was registered. In 2006 this declining stabilised at low level. The total individuals' number within the established plots has decreased from 530 (in 2001) to 184 (in 2016). This reduction in abundance of *C. bulbosa* individuals is caused by changes in climatic parameters over the study period: the increasing of temperatures in July and August together with frequent dry periods. Climatic changes have led to a change in the coenoses' structure, a change of dominants in low forest layers, and an increase in the projective cover of the herb-shrub layer. Apparently, these changes have caused the declining of the *C. bulbosa* individuals' abundance in conditions of special protection regime. *Cypripedium calceolus* individuals' abundance has increased from 1231 to 2504 plants on the established plots over the study period. The increase of the August temperature is one of the main reasons for this phenomenon. There was a positive correlation ( $r = 0.6$ ) between the average August temperature of previous year and *Cypripedium calceolus* individuals' abundance at present.

**Key words:** abundance dynamics in populations, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, ontogenetic spectrum, Pinega State Nature Reserve