

Научная статья

УДК 574.34

<https://doi.org/10.25686/2306-2827.2024.4.22>

EDN: AHRDDQ

Динамика демографической структуры и типов ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в южнотаёжной подзоне

Ю. В. Гудовских [✉], Т. Л. Егошина, Ю. О. Бушуева, Е. А. Лугинина, А. А. Сорокина

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова,

Российская Федерация, 610020, Киров, ул. Преображенская, 79

gudovskih.yulia@mail.ru [✉]

Аннотация. *Введение.* *Cypripedium calceolus* L. имеет международный и региональный статусы охраны: включён в перечень IUCN Red List Category (Europe), в списки охраняемых видов Бернской конвенции и Конвенции СИТЕС. Занесён в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Красную книгу Кировской области (III категория статуса редкости). Взят под контроль в пределах особо охраняемых территорий Кировской области. В районе исследований области вид нуждается в разработке и организации эффективных мероприятий, основанных на демографических и ценопопуляционных параметрах вида в регионе. *Цель* исследования заключалась в выявлении фитоценотической приуроченности, анализе динамики демографической и онтогенетической структуры ценопопуляций *C. calceolus*, произрастающих в антропогенно изменённых сообществах в условиях южнотаёжной подзоны Кировской области. *Объекты и методы* исследований. Объектами исследований являлись семь ценопопуляций *C. calceolus*, изученные в различных типах леса, расположенных на склонах надпойменных террас коренного берега р. Вятки в подзоне южной тайги (Слободской район Кировской области) в период с 2021 по 2023 гг. В работе использованы общепринятые геоботанические и популяционно-онтогенетические методы и методические подходы. *Результаты.* Установлена фитоценотическая приуроченность вида в различных типах леса в южнотаёжной подзоне Кировской области. Показана динамика демографических и онтогенетических характеристик вида за трёхлетний период наблюдений (с 2021 по 2023 гг.). *Выводы.* Исследуемые ценопопуляции приурочены к молодым и средневозрастным хвойным зеленомошным, травяным и разнотравно-зеленомошным насаждениям различной степени сомкнутости. Анализ интегральных характеристик вида показал, что исследуемые ценопопуляции нормальные, неполноценные, с различной эффективностью самоподдержания (по классификации с использованием индекса восстановления), перспективные и неустойчивые (по классификации с использованием индекса замещения). Усреднённые по годам онтогенетические спектры преимущественно правостороннего типа с преобладанием группы генеративных растений. Отмечено, что основным способом самоподдержания в исследуемых ценопопуляциях является вегетативное размножение с небольшим омоложением, семенной способ размножения встречается редко. Показано, что исследуемые ценопопуляции по системе «дельта-омега» находятся в относительно стабильном молодом состоянии, в отдельные годы наблюдаются незначительные смещения в сторону омоложения или старения.

Ключевые слова: тип леса; ценопопуляция; *Cypripedium calceolus* L.; редкий вид; Красная книга; антропогенно преобразованные территории; онтогенетические спектры; численность; Кировская область; река Вятка

Финансирование: авторы заявляют об отсутствии внешнего финансирования при проведении исследования.

Для цитирования: Динамика демографической структуры и типов ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в южнотаёжной подзоне / Ю. В. Гудовских, Т. Л. Егошина, Ю. О. Бушуева и др. // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2024. № 4 (64). С. 22–35. <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2024.4.22>; EDN: AHRDDQ

© Гудовских Ю. В., Егошина Т. Л., Бушуева Ю. О., Лугинина Е. А., Сорокина А. А., 2024

Введение

Важнейшая задача, стоящая перед современной наукой, – это сохранение биоразнообразия. К числу семейств, наиболее подверженных воздействию антропогенного фактора, относится семейство *Orchidaceae* Juss., представители которого требуют детального исследования, мониторинга и разработки мер по сохранению. Более половины представителей семейства Орхидных являются редкими и охраняемыми видами [1]. *Cypripedium calceolus* L. (Венерин башмачок настоящий) – многолетнее травянистое короткостебельное поликарпическое растение неяснополюсцентрической биоморфы [2, 3]. Жизненная форма по классификации К. Раункиера – криптофит. Вид имеет международный и региональный статус охраны. В странах Европы *C. calceolus* включён в перечень IUCN Red List Category (Europe) со статусом Least concern, LC (Вызывающие наименьшие опасения) [4] и в списки охраняемых видов Бернской конвенции и Конвенции СИТЕС [3, 5]. Занесён в Красную книгу Российской Федерации (2008) со статусом 3б (редкий вид) [6] и Красную книгу Кировской области (III категория статуса редкости) [7]. Охраняется в пределах территории ГПЗ «Нургуш», взят под охрану в заказнике «Былина» и «Пижемский», в памятниках природы «Медведский бор», «Красная гора у д. Паска», «Озеро «Осиновое», «Озеро «Кротовское», «Заросли орешника (лещины) у д. Средняя Тойма». Башмачок настоящий отмечен в 20 районах области, преимущественно в центральных и южных.

Ареал *C. calceolus* охватывает всю Европу (кроме крайнего юга и севера), включая Крым и Средиземноморье, а также значительную часть Азии – растёт в Малой Азии, в Сибири, на Дальнем Востоке. Кроме того, он встречается на северо-востоке Казахстана, в Монголии, в северо-восточном Китае, на Корейском полуострове и в северной Японии [1].

Изученность популяционных характеристик *C. calceolus* достаточно высокая как за рубежом [3, 8, 9], так и в европейской части России, в том числе в Мурманской области [10, 11], Карелии [12], Республике Коми [13, 14], Архангельской области [15, 16] и в средней полосе [17, 18].

В Кировской области имеющиеся сведения о состоянии вида весьма отрывочны и в целом недостаточны для разработки и организации эффективных мероприятий по сохранению вида [19, 20, 21].

Цель данного исследования состояла в выявлении фитоценотической приуроченности, анализе динамики демографической и онтогенетической структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L., произрастающих на склоновых элементах второй надпойменной террасы р. Вятки в условиях южнотаёжной подзоны Кировской области.

Материалы и методы

Объектами исследований являлись семь ценопопуляций (ЦП) *C. calceolus*, изученные в различных типах леса в подзоне южной тайги (Слободской район Кировской области, окр. д. Успенское и д. Бакули) (рис. 1) в период с 2021 по 2023 гг. (табл. 1).



а



б

Рис. 1. Картосхема расположения ЦП, заложенных в окрестностях: а) с. Успенское (ЦП 1, 2, 2а), б) д. Бакули (ЦП 3, 4, 5, 6а)

Fig. 1. Location map of cenopopulations laid in the vicinity of: a) Uspenskoye village (CP 1, 2, 2a), b) Bakuli village (CP 3, 4, 5, 6a)

Таблица 1. Характеристика исследуемых местообитаний *C. calceolus*Table 1: Characteristics of the studied habitats of *C. calceolus*

№ ЦП	Места произрастания	Тип леса	Древостой			Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ)	
			состав	сомкнут. крон	возраст, лет	доминанты ТКЯ	видовое богатство
1	Вершина крутого склона юго-западной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятки (окр. с. Успенское)	Елово-пихтовый зеленомошный лес	7Е3П	0,3	40-50	<i>Rubus saxatilis</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Lathyrus vernus</i>	13
2	Вершина склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятки (окр. с. Успенское)	Елово-пихтовый зеленомошный лес	4Е6П	0,2	60-70	<i>Viola mirabilis</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Asarum europaeum</i>	12
2а	Вершина склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятки, окраина зарастающего поля (окр. с. Успенское)	Пихтовый зеленомошный лес	9П1Е	0,6	70-80	<i>Rubus saxatilis</i> , <i>Actaea europaea</i>	9
3	Окр. д. Бакули, вдоль пологого склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятки	Еловый травяной лес	9Е1С	0,4	80	<i>Melica nutans</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Actaea europaea</i>	14
4	Пологий склон юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули)	Сосново-еловый травяной лес	6С3Е 1П+Ос	0,5	40-50	<i>Rubus saxatilis</i> , <i>Actaea europaea</i> , <i>Briza media</i>	11
5	Холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях 2 надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули)	Сосновый травяной лес	9С1И	0,3	30	<i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Epipactis helleborine</i>	13
6а	Крутые холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях 2 надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули)	Елово-сосновый травяно-зеленомошный лес	5Е5С	0,2	30	<i>Trifolium hybridum</i> , <i>Actaea europaea</i>	12

Исследуемые ЦП вида занимают верхние и средние притеррасные склоны надпойменной террасы р. Вятки и произрастают на дерново-карбонатных суглинистых почвах, формирующихся на обнажениях склонов в местах выходов известняковых пород и на отвалах старого известнякового карьера.

В соответствии с приказом Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 18.08.2014 № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации Перечня лесных районов РФ» [22], территория Слободского городского лесничества отнесена к южнотаёжному району европейской части Российской Федерации таёжной зоны.

Климат исследуемой территории [23] – влажный континентальный с тёплым летом и холодной зимой. Среднегодовая сумма осадков составляет 550–600 мм, 70 % осадков выпадает в тёплый период. Характерной особенностью климата является большое разнообразие и неустойчивость погоды как при переходе от одного сезона к другому, так и в течение одного сезона.

Погодные характеристики за период исследований (2021–2023 гг.) приведены по данным [23] в табл. 2. Наиболее засушливым (количество осадков в вегетационный период=150 мм) и тёплым (сумма температур в вегетационный период составила 52,2 °С) характеризовался 2021 год.

Высокая доля осадков, по сравнению со среднемноголетними величинами, наблюдалась в 2023 году (376 мм). Наиболее холодный (среднесуточная температура варьировала от 8,1 до 19,5 °С) и умеренно влажный (212 мм) весенне-летний период приходился на 2022 год.

В работе использовали общепринятые геоботанические [25] и популяционно-онтогенетические методы и методические подходы [26].

Онтогенетические состояния *C. Calceolus* определяли по описанию онтогенеза, выполненному М. Б. Фардеевой [27]. В онтогенезе башмачка выделены три онтогенетических периода и пять онтогенетических состояний: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g* – генеративное и *s* – сенильное.

Применены периодизация онтогенеза и определение типа ценопопуляций, предложенных Т. А. Работновым [28], А. А. Урановым и О. В. Смирновой [29]. Тип онтогенетического спектра определён согласно рекомендациям Л. А. Жуковой с соавторами [26]. Сравнительный анализ интегральных характеристик вида для оценки эффективности самоподдержания проводили с использованием популяционных индексов восстановления и замещения [30], доли генеративных растений по отношению к общей численности – (*Ig*) [31]. Ординация в системе «дельта-омега» выполнена в соответствии с рекомендациями Л. А. Животовского [32].

Таблица 2. Основные климатические параметры *C. calceolus* в вегетационные периоды (май–июль) в период с 2021 по 2023 гг. в Слободском районе

Table 2. Main climatic parameters of *C. calceolus* during growing seasons (May–July) in the period 2021–2023 in Slobodskoy district

Параметр	Месяц	2021 г.	2022 г.	2023 г.	Среднее многолетнее 1966–2004 гг. [24]
Среднесуточная температура, °С	май	14,7	8,1	13,3	10,9
	июнь	19,3	15,3	13,6	16,1
	июль	18,2	19,5	18,4	18,4
Количество осадков, мм	май	58	63	92	57
	июнь	53	118	130	78
	июль	39	31	154	74

В качестве счётной единицы использовали надземный парциальный побег (НПП).

Названия видов приведены в соответствии с базой данных The Plant List [33].

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с общепринятыми методами [34].

Результаты и их обсуждение

В условиях южнотаёжной подзоны *C. calceolus* встречается, преимущественно, в елово-пихтовых, пихтовых, еловых, сосновых и смешанных елово-сосновых и сосново-еловых разнотравных и зеленомошных типах леса с сомкнутостью крон древостоя от 0,2 до 0,6 (табл. 1). Первый ярус древесных насаждений в растительных сообществах сформирован, преимущественно, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica*, реже встречается *Populus tremula*. Возраст древостоя варьирует от 30 (ЦП 5 и 6а, сформированные на технозёме) до 80 лет (ЦП 1, 2а и 3). В пологе возобновления отмечены *A. sibirica* и *P. obovata*.

Видовой состав подлеска относительно богат и представлен 11 видами: *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*, *Rhamnus cathartica*, *Ribes spicatum*, *Amelanchier spicata* и *Chamaecytisus ruthenicus*. В большинстве исследуемых ЦП сомкнутость полога подлеска не превышает 0,3, за исключением ЦП 6а, описанной в елово-сосновом разнотравно-зеленомошном лесу, где ярус кустарников среднесомкнут (0,5).

В составе флорокомплекса обследованных сообществ с участием *C. calceolus* выявлено 72 вида сосудистых растений, среди которых отмечены и другие редкие виды из сем. *Orchidaceae*: *Epipactis atrorubens*, *Epipactis helleborine*, *Listera ovata*, *Gymnadenia conopsea*. Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ) сложен, преимущественно, типичными представителями бореальных лесов: *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis* и др. Значительно участие в сложении ТКЯ видов неморального происхождения – *Ajuga*

reptans, *Asarum europaeum*, *Maianthemum bifolium*, *Lathyrus vernus* и др. Общее проективное покрытие ТКЯ в сообществах с *C. calceolus* варьирует от 25 до 60 %.

Мохово-лишайниковый покров в исследуемых сообществах фрагментарный, либо не сформирован. Покрытие мхов не превышает 30 % от общего напочвенного покрытия исследованных площадей, за исключением ЦП 1, где проективное покрытие мхов достигает 60 %. Напочвенный покров сформирован, преимущественно, представителями зелёных мхов – *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch.

В целом, видовое богатство растительных сообществ с участием *C. calceolus* представлено 199 таксонами. Постоянными спутниками башмачка в ТКЯ являются лишь 3 % общего состава флоры (пять видов) – типичные представители борových и лугово-лесных фитоценозов – *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda*, *Solidago virgaurea*, *Lonicera xylosteum*.

Все изученные ЦП произрастают в условиях антропогенной нарушенности разной степени. Большая часть исследуемых ЦП произрастает в фитоценозах, сформировавшихся под воздействием многократных пожаров различной давности, либо рубок ухода, вблизи пеших троп и автодорог. ЦП 5 и 6а, описанных в окрестностях д. Бакули, произрастающих на холмах техногенного характера, образовавшихся на известковых обнажениях отработанного известкового карьера. Вблизи местообитаний вида также расположены биатлонные трассы, стрельбище, пешие тропы, автодороги.

Результаты наблюдений за динамикой демографических параметров представлены в табл. 3. На исследуемой территории *C. calceolus* образует отдельные небольшие куртины, которые могут состоять из 20 и более побегов разного возраста. Распределение по площади – диффузно-групповое. Проективное покрытие башмачка в ТКЯ обследуемых биотопов изменяется от 8 до 30 %.

Таблица 3. Динамика демографических показателей ценопопуляций *C. calceolus*
 Table 3. Dynamics of the demographic parameters of *C. calceolus* cenopopulations

№ ЦП	Годы	Численность	Ів. (Жукова, 1995)	Із. (Жукова, 1995)	Іg (Животовский, Османова, 2019)	І воз. (Δ) (Уранов, 1975)	І эфф. (ω) (Животовский, 2001)	Тип ЦП «дельта-омега» (Животовский, 2001)	Тип спектра
1	2021	68	3,60	3,44	0,22	0,12	0,35	молодая	левосторонний
	2022	175	2,57	2,57	0,28	0,15	0,47	молодая	левосторонний
	2023	127	0,98	0,98	0,50	0,19	0,57	молодая	правосторонний
2	2021	56	0,60	0,60	0,63	0,21	0,64	зреющая	правосторонний
	2022	117	1,05	1,05	0,49	0,19	0,58	молодая	правосторонний
	2023	41	1,16	1,16	0,46	0,18	0,56	молодая	правосторонний
2а	2021	34	0,36	0,36	0,74	0,22	0,66	зреющая	правосторонний
	2022	352	2,52	2,52	0,28	0,12	0,38	молодая	бимодальный ¹
	2023	79	0,76	0,76	0,57	0,20	0,62	зреющая	правосторонний
3	2021	47	4,22	4,22	0,19	0,13	0,42	молодая	левосторонний
	2022	133	2,80	2,80	0,26	0,14	0,46	молодая	левосторонний
	2023	74	3,11	3,11	0,24	0,13	0,43	молодая	левосторонний
4	2021	48	0,30	0,30	0,77	0,23	0,69	зреющая	правосторонний
	2022	328	4,21	4,21	0,19	0,14	0,45	молодая	левосторонний
	2023	226	0,61	0,61	0,62	0,21	0,63	зреющая	правосторонний
5	2021	216	2,79	2,79	0,26	0,12	0,38	молодая	бимодальный ¹
	2022	97	1,77	1,77	0,36	0,15	0,49	молодая	левосторонний
	2023	321	3,06	3,06	0,25	0,12	0,40	молодая	бимодальный ¹
6а	2021	91	0,57	0,57	0,64	0,20	0,61	зреющая	бимодальный ²
	2022	178	2,26	2,26	0,31	0,14	0,44	молодая	бимодальный ¹
	2023	47	0,64	0,64	0,61	0,19	0,58	молодая	бимодальный ²

Примечание: ¹ – с абс. max на im, локальным пиком на g; ² – с абс. max на g, локальным пиком на im

Общая численность вида с 2021 по 2023 гг. значительно варьировала в зависимости от метеоусловий вегетационного сезона. Так, наибольшие средние значения показателя отмечены в 2022 году, характеризовавшемся прохладной и влажной весной и началом лета (197 НПП), в два раза меньше – в 2023 году (107 НПП), наименьшие – в 2021 году, с сухим и жарким началом лета (80 НПП). Плотность вида в исследуемых ЦП была невысокой и варьировала от 1 до 3 НПП/м².

Исследования ряда авторов [11, 12, 16, 21] на северном пределе распространения вида доказывают достоверное влияние температурных условий предыдущего и текущего года на численность вида. В центральной части ареала зависимостей между погодными флуктуациями и популяционными характеристиками *C. calceolus* не установлено [17].

Размножение особей в исследуемых ЦП преимущественно вегетативное, реже – семенное. Побеги семенного происхождения отмечены единично. По мнению ряда авторов [3, 18], в том числе в Кировской области [21], вероятными причинами отсутствия семенного способа самоподдержания, помимо климатических условий в регионе произрастания, являются фитоценоотические особенности местообитаний (сомкнутость древостоя и подлеска, густой травянистый ярус).

Анализ онтогенетической структуры *C. calceolus* позволил установить, что все изученные ЦП нормальные, неполночленные (рис. 2). В обобщённых онтогенетических спектрах доля онтогенетических групп изменяется по годам. Так, в 2021 и 2023 гг. абсолютный максимум приходился на генеративную группу. В 2022 году максимум онтогенетического спектра сместился на виргинильные растения и спектр приобрёл левосторонний характер.

Большинство исследуемых ЦП (39 %) имеют правосторонний характер онтогенетического спектра (см. табл. 3), реже отмечен бимодальный тип спектра (33 %). Левосторонний тип спектра установлен для 28 % изученных ЦП.

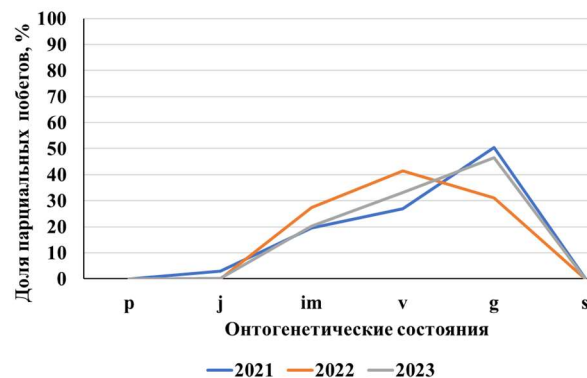


Рис. 2. Усреднённые онтогенетические спектры ценопопуляций *C. calceolus* в динамике с 2021 по 2023 гг. Условные обозначения: по оси абсцисс – онтогенетическое состояние: im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное, s – сенильное; по оси ординат – доля особей, %

Fig. 2. Averaged ontogenetic spectra of *C. calceolus* cenopopulations: dynamics from 2021 to 2023. On the abscissa axis – ontogenetic state: im – immature, v – virginile, g – generative, s – senile; on the ordinate axis – proportion of specimens, %

Следует отметить, что побеги взрослого вегетативного и генеративного состояний были относительно постоянны в онтогенетической структуре ЦП башмачка в период исследований, их процент участия изменялся от 27 до 41 % и от 31 до 51 %, соответственно. Доля ювенильных растений стабильно невысокая (0,04–3 %). Во всех изученных ЦП отсутствовали протокормы.

Следует отметить, что такие типы спектров в целом характерны для короткокорневищных видов со сложным онтогенезом и неглубоким омоложением. Постгенеративная фракция башмачка встречалась крайне редко: сенильные особи отмечены в 2021 году: на их долю пришлось менее 1 %. Это связано с биологическими особенностями вида: после утраты репродуктивных функций растение быстро погибает [27].

По индексу замещения (I_z), оценивающему число потомков, приходящихся на одно взрослое растение генеративного или постгенеративного периодов, среди исследуемых ценопопуляций выделены два типа популяций: неустойчивые ($I_z < 1$)

и перспективные ($I_z > 1$). Популяции угасающего типа ($I_z = 0$) за все годы наблюдений не выявлены. ЦП 3 и 5 на протяжении периода исследований характеризовались как стабильно перспективные, среди остальных ЦП наблюдался постепенный переход от одного типа к другому или чередование типов.

Индекс зрелости (I_g) варьирует в среднем диапазоне значений – от 0,19 до 0,64. Наибольшие значения данного параметра отмечены в ЦП 2а и 4 в 2021 году: доля генеративных растений в онтогенетической структуре популяции составила более 70 % ($I_g > 0,7$).

Индекс восстановления (I_v), характеризующий способность молодого поколения восстановить часть генеративной

фракции после её отмирания, изменялся от 0,3 (в 2021 году, ЦП 4) до 4,22 (в 2021 году, ЦП 3) (табл. 4). ЦП 3 характеризовалась стабильно высокой эффективностью самоподдержания в период наблюдений (в соответствии с условными границами возможностей самоподдержания) [31]. В остальных ценопопуляциях наблюдается варьирование между сильной, умеренной и слабой эффективностью самоподдержания за счёт выпадения, либо увеличения прегенеративной части онтогенетического спектра.

Величина индекса возрастности (Δ) в исследуемых ЦП варьирует в узких пределах от 0,31 до 0,40. Индекс эффективности (ω) не превышает 0,74 и свидетельствует о молодости изученных ЦП.

Таблица 4. Соотношение и оценка эффективности самоподдержания ценопопуляций *C. calceolus* в динамике

Table 4. Ratios and estimation of the self-sustaining efficiency of *C. calceolus* cenopopulations over time

№ ЦП	Годы	Соотношение различных онтогенетических групп, % pl;j:im:v:g:ss:s	Количество куртин, абс. число	Эффективность самоподдержания ЦП
1	2021	0:17:36:25:20:1:0	3	эффективно
	2022	0:0:20:52:28:0:0	4	эффективно
	2023	0:0:13:36:50:0:0	2	слабо
2	2021	0:0:5:32:63:0:0	5	слабо
	2022	0:0:6:45:49:0:0	7	умеренно
	2023	0:0:12:41:46:0:0	1	умеренно
2а	2021	0:0:12:15:74:0:0	7	слабо
	2022	0:0:61:11:28:0:0	5	эффективно
	2023	0:0:5:38:57:0:0	5	слабо
3	2021	0:0:28:53:19:0:0	1	эффективно
	2022	0:0:24:50:26:0:0	5	эффективно
	2023	0:0:34:42:24:0:0	4	эффективно
4	2021	0:0:6:17:77:0:0	1	слабо
	2022	0:0:16:65:19:0:0	3	эффективно
	2023	0:0:7:31:62:0:0	6	слабо
5	2021	0:7:49:18:26:0:0	1	эффективно
	2022	0:0:27:37:36:0:0	3	умеренно
	2023	0:1:45:30:25:0:0	4	эффективно
6а	2021	0:0:20:16:20:64:0:0	3	слабо
	2022	0:0:38:31:31:0:0	2	эффективно
	2023	0:0:15:15:70:0:0	4	слабо

Распределение ценопопуляции *C. Calceolus* в системе «дельта-омега» представлено на рис. 3–5. Состояние исследованных ценопопуляций *C. calceolus* изменялось по годам и оценено в диапазоне от «молодых» до «зреющих». Выявлено три типа динамики состояния ценопопуляций по классификации «дельта-омега» Л. А. Животовского [32]. К первому типу относятся относительно стабильные ЦП, состояние которых свидетельствует о благоприятных условиях для произрастания вида. В период исследований ЦП 1, 3 и 5 находились в молодом состоянии. Для второго типа характерно некоторое омоложение состояния ЦП: для ЦП 2 и 6а наблюдается постепенное смещение состояния ЦП из «зреющей» в «молодую». Для остальных ЦП (2а и 4) характерно чередование состояний. Например, ЦП 2а характеризуется волнообразной динамикой – переходом из состояния «зреющая» в статус молодой в 2022 году, а в 2023 году – снова в статус «зреющей» (рис. 3–5).

Стоит отметить, что в наиболее благоприятных климатических условиях вегетационного сезона 2022 года (тёплая и влажная весна и начало лета) большинство ЦП находились в молодом состоянии.

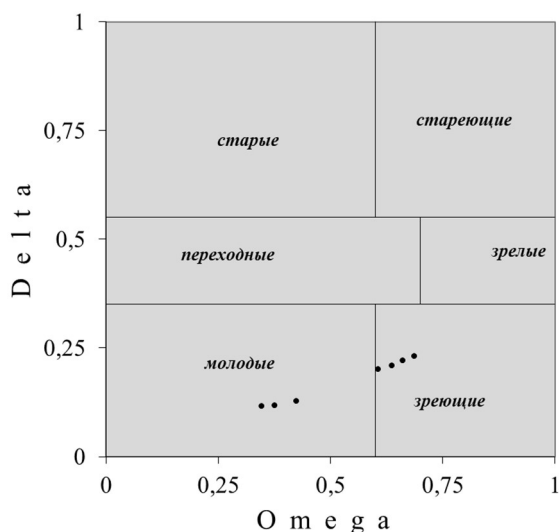


Рис. 3. Ординация исследуемых ЦП в системе «дельта-омега» Л. А. Животовского [32] в 2021 году
Fig. 3. Ordination of the studied cenopopulations in the "delta-omega" system of L.A. Zhivotovskiy [32] in 2021

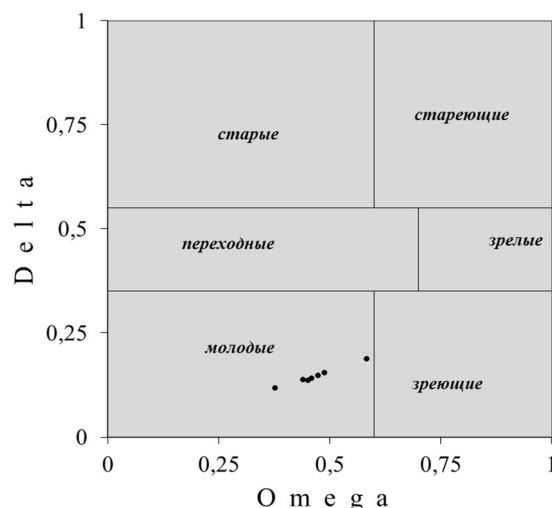


Рис. 4. Ординация исследуемых ЦП в системе «дельта-омега» Л. А. Животовского [32] в 2022 году
Fig. 4. Ordination of the studied cenopopulations in the "delta-omega" system of L.A. Zhivotovskiy [32] in 2022

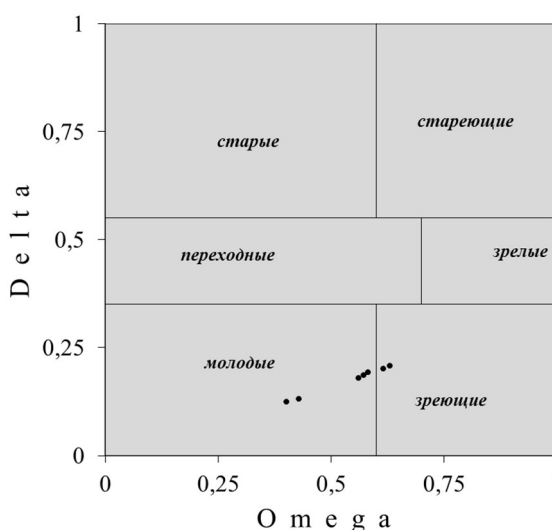


Рис. 5. Ординация исследуемых ЦП в системе «дельта-омега» Л. А. Животовского [32] в 2023 году
Fig. 5. Ordination of the studied cenopopulations in the "delta-omega" system of L.A. Zhivotovskiy [32] in 2023

Выводы

В условиях южнотаёжной подзоны *C. calceolus* приурочен к молодым и средневозрастным хвойным зеленомошным, травяным и разнотравно-зеленомошным лесам различной степени антропогенной нарушенности с густым подлеском из типичных бореальных кустарников. В ярусе древостоя слабой и средней степени сомкнутости доминировали *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica*.

Мониторинг состояния ЦП *Cypripedium calceolus* L. за трёхлетний период наблюдений показал вариабельность динамики демографических и онтогенетических характеристик вида. Средняя численность побегов в исследуемых ЦП изменялась от 80 НПП в условиях сухого и жаркого начала лета (в 2021 году) до 197 НПП в 2023 году, характеризовавшемся прохладной и влажной весной и началом лета.

Анализ онтогенетической структуры *C. calceolus* позволил установить, что усреднённые по годам онтогенетические спектры имели правосторонний характер (в 2021 и 2023 гг.), в 2022 году отмечен левосторонний тип.

Основным способом самоподдержания в исследуемых ЦП является вегетативное размножение с небольшим омоложением, семенной способ размножения встречается редко.

Анализ интегральных характеристик вида в динамике показал, что все изученные ЦП нормальные, неполноценные, со слабыми, умеренными и эффективными темпами самоподдержания.

Все ЦП по системе «дельта-омега» в 2022 году находились в относительно стабильном «молодом» состоянии, в 2021 и 2023 гг. наблюдались незначительные смещения в сторону омоложения или старения.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2014. 511 с.
2. Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Московского университета, 1978. Вып. 4. С. 62–70.
3. Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // Journal of Ecology. 1999. Vol 87, iss. 5. Pp. 913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
4. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. URL: <https://www.iucnredlist.org> (дата обращения: 10.09.2024).
5. European Red List of Vascular Plants / M. Bilz, S. P. Kell, N. Maxted et al. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p. DOI: 10.2779/8515
6. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. редактор: Л. В. Бардунов, А. С. Новиков. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с. EDN: TCNFXR
7. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. 2-е изд. / Сост.: О. Г. Баранова, Т. Л. Егошина, Л. В. Кондакова и др. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с. EDN: UASRHR
8. Nicolè F., Brzosko E., Till-Bottraud I. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence // Journal of Ecology. 2005. Vol. 93, iss. 4. Pp. 716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
9. Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe / E. Brzosko, A. Wróblewska, M. Ratkiewicz et al. // Annales Botanici Fennici. 2009. Vol. 46, iss. 3. Pp. 201–214. DOI: 10.5735/085.046.0303
10. Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987. С. 137–146.
11. Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. № 1 С. 28–35. EDN: IBYSEJ
12. Дьячкова Т. Ю., Шуйская Е. А., Милевская С. Н. Динамика состояния популяций *Cypripedium calceolus* L. в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: материалы XI Перфильевских научных чтений, посвящённых 125-летию со дня рождения И. А. Перфильева, Архангельск, 23–25 мая 2007 г. В 2-х ч. Архангельск: изд-во АГТУ, 2007. Ч. 1. С. 44–47.
13. Биология и экология редких растений Республики Коми: монография / В. А. Мартыненко, И. И. Полетаева, Б. Ю. Тетерюк и др. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 182 с. EDN: QKMJYN
14. Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал): монография. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 144 с. EDN: QKTLCL
15. Федченко И. А., Пучнина Л. В. Сезонная и разнгодовая 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, 13–16 октября 2011 г. Ярославль: изд-во ЯГПУ, 2011. С. 155–158.
16. Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus*

(*Orchidaceae*) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Т. 2, № S1. С. 125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023; EDN: YMDDFN

17. Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красилюкова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2010. Т. 152, №3. С. 159–173. EDN: NBQDNN

18. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*, *Monocotyledones*) в Республике Мордовия / А. А. Хапугин, А. А. Семчук, Т. Б. Силаева и др. // Поволжский экологический журнал. 2014. № 3. С. 403–410. EDN: SYBFUV

19. Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в условиях южнотаетных лесов Кировской области / Н. Ю. Чиркова, В. Н. Сулейманова, Т. Л. Егошина и др. // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2011. № 24. С. 117–126. EDN: OPIMAF

20. Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л. Новые местонахождения редких и нуждающихся в охране сосудистых растений выработанных торфяных месторождений (Кировская область) // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7, № 3(24). С. 35–41. EDN: XUXHRB

21. Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л. Динамика демографической структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в долине реки Вятка // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2020. Т. 125, № 2. С. 51–59. EDN: JXRWIA

22. Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации Перечня лесных районов РФ: приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 18.08.2014 № 367. URL: <https://minjust.consultant.ru/files/11733> (дата обращения: 15.09.2024).

23. Погода в 240 странах мира. URL: <https://rp5.ru/> (дата обращения: 13.09.2024).

24. Переведенцев Ю. П., Френкель М. О., Шаймарданов М. З. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области: монография. Казань: КГУ, 2010. 241 с. EDN: OTSWBJ

25. Методы изучения лесных сообществ: монография / Е. Н. Андреева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков и др. СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, 2002. 240 с. EDN: YSEXKF

26. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура): монография / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова. М.: Наука, 1976. 217 с. EDN: RECZX

27. Фардеева М. Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*Cypripedium calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. 3. С. 114–119.

28. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия III. Геоботаника. М.-Л.: АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7–204.

29. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1969. Т. 74, № 1. С. 119–134.

30. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений: монография. Йошкар-Ола, РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

31. Животовский Л. А., Османова Г. О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: ООО «Вертола», 2019. 128 с. EDN: WCNJHR

32. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. EDN: KLQNCL

33. The Plant List. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 15.09.2024).

34. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / отв. ред. В. Н. Былов. М.: Наука, 1984. 424 с.

Статья поступила в редакцию 14.10.2024; одобрена после рецензирования 11.11.2024; принята к публикации 25.11.2024

Информация об авторах

ГУДОВСКИХ Юлия Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Область научных интересов – экология, биологические ресурсы. Автор 50 научных публикаций. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7955-0803>; SPIN-код: 5438-0187

ЕГОШИНА Татьяна Леонидовна – доктор биологических наук, профессор, зав. отделом экологии и ресурсоведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Область научных интересов – экология, биологические ресурсы. Автор 400 научных публикаций, в том числе 12 монографий. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4663-2332>; SPIN-код: 6737-1267

БУШУЕВА Юлия Олеговна – младший научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Область научных интересов – экология, биологические ресурсы. Автор 23 научных публикаций. SPIN-код: 7725-6795

ЛУГИНИНА Екатерина Андреевна – научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Область научных интересов – экология, биологические ресурсы. Автор 105 научных публикаций. SPIN-код: 3973-5545

СОРОКИНА Анастасия Андреевна – младший научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения растений, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Область научных интересов – экология, биологические ресурсы. Автор 15 научных публикаций. SPIN-код: 3294-3276

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Scientific article

UDC 574.34

<https://doi.org/10.25686/2306-2827.2024.4.22>

EDN: AHRDDQ

Dynamics of the Demographic Structure and Types of *Cypripedium Calceolus* L. Cenopopulations in the Southern Taiga Subzone

Yu. V. Gudovskikh[✉], T. L. Egoshina, Yu. V. Bushueva, E. A. Luginina, A. A. Sorokina

Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming,
79, Preobrazhenskaya St., Kirov, 610020, Russian Federation
gudovskih.yulia@mail.ru [✉]

Abstract. *Introduction.* *Cypripedium calceolus* L. has an international and regional protection status. It is classified into a category of the IUCN Red List (Europe) and included in the lists of species protected by the Bern Convention and the CITES Convention. The species is listed in the Red Data Book of the Russian Federation (2008) and the Red Data Book of the Kirov Region (conservation status category III). It is taken under control within the specially protected areas of the Kirov Region. In the studied area, protecting the species requires the development and organization of effective measures based on the demographic and cenopopulation parameters of the species in the region. *The aim* of the research was to identify the phytocenotic confinement and analyze the demographic and ontogenetic structure dynamics of the *C. calceolus* cenopopulations growing in anthropogenically modified communities in the southern taiga subzone of the Kirov Region. *Objects and methods.* From 2021 to 2023, seven *C. calceolus* cenopopulations were studied in various types of forests growing on the slopes of the above-floodplain terraces of the Vyatka River valley side in the southern taiga subzone (Slobodskoy district of the Kirov Region). Conventional geobotanical and population-ontogenetic methods and methodological approaches were employed in the research. *Results.* The study determined the phytocenotic confinement of the species in different forest types within the southern taiga subzone of the Kirov Region. The dynamics of the demographic and ontogenetic characteristics of the species over a 3-year observation period (from 2021 to 2023) was revealed. *Conclusion.* The studied cenopopulations are confined to young and middle-aged coniferous-green moss, grass and forb-green moss stands of varying stocking levels. Analysis of the integral characteristics of the species showed that the studied cenopopulations are normal, incomplete, with varying self-sustaining efficiency (according to the classification using the recovery index), perspective and unstable (according to the classification using the replacement index). Averaged annual ontogenetic spectra are mainly right-sided with a predominance of generative plants. It was stated that the main method of self-maintenance in the studied cenopopulations is vegetative reproduction with slight rejuvenation while seed reproduction is rare. According to the “delta-omega” system, the studied cenopopulations were found to be in a relatively stable young state; in some years slight shifts towards rejuvenation or senescence were observed.

Keywords: forest type; cenopopulation; *Cypripedium calceolus* L.; rare species; Red Data Book; anthropogenically transformed forests; ontogenetic spectra; abundance; Kirov Region; Vyatka River

Funding: this study was not supported by any external sources of funding.

For citation: Gudovskikh Yu. V., Egoshina T. L., Bushueva Yu. V. et al. Dynamics of the Demographic Structure and Types of *Cypripedium Calceolus* L. Cenopopulations in the Southern Taiga Subzone. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management*. 2024;(4):22–35. (In Russ.). <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2024.4.22>; EDN: AHRDDQ

REFERENCES

1. Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Tatarenko I. V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow, KMK Scientific Press Ltd.; 2014. 437 p. (In Russ.).
2. Denisova L. V., Vakhrameeva M. G. Genus slipper (Venus slipper) – *Cypripedium* L. Biological flora of Moscow region. Moscow, Moscow State University Publ.; 1978. Vol. 4. Pp. 62–70. (In Russ.).
3. Kull T. *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology*. 1999;87(5):913–924. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x
4. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. Available from: <https://www.iucnredlist.org> [Accessed 10 Sept. 2024].
5. Bilz M., Kell S. P., Maxted N. et al. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union; 2011. 131 p. DOI: 10.2779/8515
6. The Red Book of the Russian Federation (plants and fungi). Bardunov L. V., Novikov A. S. (eds.). Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. EDN: TCNFXR (In Russ.).
7. Baranova O. G., Egoshina T. L., Kondakova L. V. et al. The Red Book of the Kirov Region: animals, plants, mushrooms. 2-nd edition. Kirov, Kirov Regional Printing House; 2014. 336 p. EDN: UASRHR (In Russ.).
8. Nicolè F., Brzosko E., Till-Bottraud I. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology*. 2005;93(4):716–726. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01010.x
9. Brzosko E., Wróblewska A., Ratkiewicz M. et al. Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe. *Annales Botanici Fennici*. 2009;46(3):201–214. DOI: 10.5735/085.046.0303
10. Vorobyova E. G., Moskvicheva L. A. Materials on the biology of the Venus slipper *Cypripedium calceolus* L. in the Kandalaksha Nature Reserve. In: *Rare plant species in nature reserves. Collection of scientific papers*. Moscow, Central Scientific Research Laboratory of Glavokhoty of the RSFSR, 1987. Pp. 137–146. (In Russ.).
11. Blinova I. V. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate. *Russian Journal of Ecology*. 2008;(1):28–35. EDN: IBYSEJ (In Russ.).
12. Dyachkova T. Yu., Shuyskaya E. A., Milevskaya S. N. Dynamics of the state of *Cypripedium calceolus* L. populations in the Kivach Nature Reserve (Karelia). In: *Biodiversity, protection and rational use of plant resources of the North*. Materials of the XI Perilyev Scientific Readings dedicated to the 125th anniversary of the birth of I. A. Perilyev (Arkhangelsk, May 23–25, 2007). In 2 parts. Arkhangelsk, Arkhangelsk State Technical University Publ.; 2007. Part 1. Pp. 44–47. (In Russ.).
13. Martynenko V. A., Poletaeva I. I., Tetryuk B. Yu. et al. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Ekaterinburg, UB RAS Publ.; 2003. 182 p. EDN: QKMJYN (In Russ.).
14. Kirillova I. A. Orchids of the Pechora-Ilychsky Reserve (Northern Ural). Syktyvkar, IB Komi SC UB RAS; 2010. 144 p. EDN: QKTLCL (In Russ.).
15. Fedchenko I. A., Puchnina L. V. Seasonal and multiyear dynamics of the cenopopulations of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes and *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in the Pinezhsky Nature Reserve. In: *The role of botanical gardens and protected natural areas in the study and conservation of plant and fungal diversity*. Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference with international participation (Yaroslavl, October 13–16, 2011). Yaroslavl, YSPU Publ.; 2011. Pp. 155–158. (In Russ.).
16. Puchnina L. V. Status of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research*. 2017;2(S1):125–150. DOI: 10.24189/ncr.2017.023; EDN: YMDDFH (In Russ.).
17. Fardeeva M. B., Chizhikova N. A., Krasilnikova O. V. Long-term dynamics of ontogenetic and spatial structure in *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki (Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)*. 2010; 152(3):159–173. EDN: NBQDNN (In Russ.).
18. Khapugin A. A., Semchuk A. A., Silaeva T. B. et al. A comparative characteristics of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, monocotyledones) coenopopulations in the Republic of Mordovia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2014;(3):403–410. EDN: SYBFUV (In Russ.).
19. Chirkova N. Yu., Suleimanova V. N., Egoshina T. L. et al. Ecological phytocenosis and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) populations in conditions of southern taiga forests in Kirov Region. *Vestnik of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2011;(24):117–126. EDN: OPIMAF (In Russ.).
20. Egorova N. Yu., Egoshina T. L. New locations of rare vascular plant species on cut-over peat lands (on the example of Kirov Region). *Samara Journal of Science*. 2018;7(3):35–41. EDN: XUXHRB (In Russ.).

21. Egorova N. Yu., Suleimanova V. N., Egoshina T. L. Dynamics of the demographic structure of populations of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in the Valley of the River Vyatka. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2020; 125(2): 51–59. EDN: JXRWIA (In Russ.).
22. Order No. 367 of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation “On Approval of the List of Forest Zones of the Russian Federation of the List of Forest Regions of the Russian Federation” dated August 18, 2014. Available from: <https://minjust.consultant.ru/files/11733> [Accessed 13 September 2024]. (In Russ.).
23. Weather for 240 countries of the world. *Rp5.ru. Reliable prognosis*. Available from: <https://rp5.ru/> [Accessed 15 September 2024].
24. Perevedentsev Yu. P., Frenkel M. O., Shaymardanov M. Z. et al. Modern changes of climate conditions and resources of the Kirov Region. *Monograph*. Kazan, Kazan State University Publ.; 2010. 242 p. EDN: OTSWBJ (In Russ.).
25. Andreeva E. N., Bakkal I. Yu., Gorshkov V. V. et al. Methods of studying forest communities. *Monograph*. St. Petersburg, Saint Petersburg State University; 2002. 240 p. EDN: YSEXKF (In Russ.).
26. Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Ermakova I. M. et al. Coenopopulations of plants (basic concepts and structure). Moscow, Nauka; 1976. 217 p. EDN: RECZX (In Russ.).
27. Fardeeva M. B. Ontogeny of *Cypripedium calceolus* L. In: *Ontogenetic atlas of medicinal plants*. Yoshkar-Ola, Mari State University; 2002. Vol. 3. Pp. 114–119. (In Russ.).
28. Rabotnov T. A. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy BIN AS USSR. Ser. 3 Geobotany*. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences Publishing House; 1950. Vol. 6. Pp. 7–204. (In Russ.).
29. Uranov A. A., Smirnova O. V. Classification and main features of the development of populations of perennial plants. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 1969;74(1):119–134. (In Russ.).
30. Zhukova L. A. Population life of meadow plants. *Monograph*. Yoshkar-Ola, RIIK Lanar Publ.; 1995. 224 p. (In Russ.).
31. Zhivotovsky L. A., Osmanova G. O. Population biogeography of plants. Yoshkar-Ola, Vertola Publ.; 2019. 128 p. EDN: WCNJHR (In Russ.).
32. Zhivotovsky L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;(1):3–7. EDN: KLQNCL (In Russ.).
33. The Plant List. Available from: <http://www.theplantlist.org/> [Accessed 15 Sept. 2024].
34. Zaitsev G. N. Mathematical statistics in experimental botany. Moscow, Nauka; 1984. 424 p. (In Russ.).

The article was submitted 14.10.2024; approved after reviewing 11.11.2024;
accepted for publication 25.11.2024

Information about the authors

Yulia V. Gudovskikh – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming. Research interests – ecology, biological resources. Author of 50 scientific publications. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7955-0803>; SPIN: 5438-0187

Tatiana L. Egoshina – Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Department of Plant Ecology and Resources, Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming. Research interests – ecology, biological resources. Author of 400 scientific publications including 12 monographs. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4663-2332>; SPIN: 6737-1267

Yulia O. Bushueva – Junior Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming. Research interests – ecology, biological resources. Author of 23 scientific publications. SPIN: 7725-6795

Ekaterina A. Luginina – Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming. Research interests – ecology, biological resources. Author of 105 scientific publications. SPIN: 3973-5545

Anastasia A. Sorokina – Junior Researcher, Department of Plant Ecology and Resources, Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming. Research interests – ecology, biological resources. Author of 15 scientific publications. SPIN: 3294-3276

Contribution of the authors: all authors made an equivalent contribution to the paper preparation.

Conflict of interests: the authors declare no conflict of interest.
All authors read and approved the final manuscript.