ГЕОБОТАНИКА

УДК 574.34: 58.009

Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в Брянской области

© М. В. Горнова, О. И. Евстигнеев, А. В. Горнов, Е. В. Ручинская
M. V. Gornova, O. I. Evstigneev, A. V. Gornov, E. V. Ruchinskaya

The state of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) coenopopulations in the Bryansk region

ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14. Тел.: +7 (499) 743-00-25, e-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Аннотация. Оценено состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в Брянской области. В малонарушенных лесах памятника природы «Болото Рыжуха» ценопопуляция *C. calceolus* обладает характерным онтогенетическим спектром, который отличается полночленной структурой с максимумом на виргинильных и генеративных особях. Здесь высока доля ювенильных и имматурных растений. В других ценопопуляциях онтогенетические спектры *C. calceolus* в разной степени отличаются от характерного. Выявлены размеры элементарной демографической единицы *C. calceolus*: минимальная площадь – 4 м^2, минимальная численность – 24 особи. На такой площади и при данной численности может сформироваться полночленный онтогенетический спектр с максимумом на виргинильных и генеративных особях с относительно высоким участием молодых растений.

Ключевые слова: *Cypripedium calceolus*, ценопопуляция, популяционный локус, экологическая плотность, характерный онтогенетический спектр, элементарная демографическая единица, Брянская область.

Abstract. The state of coenopopulations of *Cypripedium calceolus* in the Bryansk region was estimated. In the undisturbed forests of the nature reserve «Swamp Ryzhukha», the coenopopulation of *C. calceolus* has a characteristic ontogenetic spectrum, which is distinguished by a complete structure with a maximum of *v* and *g* individuals. There is a high percentage of *j* and *im* plants. In other coenopopulations, the ontogenetic spectra of *Cypripedium calceolus* are deviated from the characteristic to varying degrees. The size of *C. calceolus* elementary demographic unit is revealed: the minimum area is 4 square meters, the minimum number is 24 species. On that area and with such a number of individuals, a complete ontogenetic spectrum can be formed with a maximum of *v* and *g* individuals and with a relatively high participation of young plants.

Keywords: *Cypripedium calceolus*, coenopopulation, population locus, ecological density, characteristic ontogenetic spectrum, elementary demographic unit, Bryansk region

DOI: 10.22281/2307-4353-2018-4-19-29

Введение

Cypripedium calceolus L. (башмачок настоящий) – вид, встречающийся преимущественно в малонарушенных лесах. Он охраняется на территории Российской Федерации (Красная…, 2008). Распространение башмачка в Брянской области обобщено в Красной книге региона (Евстигнеев, 2004; Красная…, 2004; Красная…, 2016). Однако исследования по оценке состояния ценопопуляций *C. calceolus*, которые необходимы для рекомендаций по охране и восстановлению редких видов, единичны (Железная, Евстигнеев, 2005; Рылина и др., 2017). В связи с этим в работе поставлена цель – по совокупности популяционных признаков оценить состояние ценопопуляций *C. calceolus* в Брянской области.

Материалы и методы

Материал собран на территории Брянской области, где *C. calceolus* представлен в южной части ареала (Cribb, 1997; Красная…, 2008). В качестве модельных территорий выбраны памятники природы «Болото Рыжуха» и «Орловские дворики», заповедник «Брянский лес»,

а также заказник «Колпины» (рис. 1). Предпочтение отдано этим охраняемым территориям по двум причинам. Во-первых, здесь отмечены, как многочисленные ценопопуляции *C. calceolus*, так и ценопопуляции с небольшим числом особей (Красная…, 2004; Красная…, 2016). Во-вторых, на территории объектов проведены популяционные учёты более 10 лет назад (Железная, Евстигнеев, 2005).

Рис. 1. Расположение исследуемых ценопопуляций *C. calceolus* на территории Брянской области.

C. calceolus – евро-азиатский бореально-неморальный вид; многолетний травянистый поликарпик неявнополицентрической биоморфы с коротким гипогеогенным симподиальным корневищем (Денисова, Вахрамеева, 1978; Kull, 1999; Блинова, 2003; Кириллова, 2015). В работе использовали популяционно-онтогенетические и геоботанические методы. Применена периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), учтены дополнения, разработанные другими авторами (Ценопопуляции…, 1988). Онтогенетические состояния *C. calceolus* определяли по работам И. В. Блиновой (2003) и Е. Л. Железной (2008). В онтогенезе башмачка выделены следующие состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g* – генеративное и *s* – сенильное.

Учёт проводили в период цветения *C. calceolus*: конец мая – начало июня. В качестве счётной единицы на начальных этапах развития башмачка выбрана особь, а затем – парциальный побег. В работе парциальный побег рассматривается как аналог особи. При изучении ценопопуляций в местах, где был отмечен башмачок, закладывали площадки размером 1 м^2.

Всего заложены более 200 площадок, на которых выявляли число счётных единиц в каждом онтогенетическом состоянии.

На основе учётов определяли численность, экологическую плотность особей, тип онтогенетического (возрастного) спектра ценопопуляции, тип характерного онтогенетического спектра, размеры элементарной демографической единицы. Численность популяции – число особей на изучаемой территории (Чернова, Былова, 2004). Численность башмачка определяли в пределах всей ценопопуляции. Площадь ценопопуляции выявляли по крайним точкам, где отмечен башмачок. Экологическая плотность – среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Онтогенетический спектр ценопопуляции – распределение особей по онтогенетическим состояниям (Ценопопуляции…, 1988; Заугольнова, 1994). Характерный онтогенетический спектр (ХОС) – это полночленная возрастная структура, в которой численное соотношение особей разных онтогенетических групп обусловлено биологическими свойствами вида (Заугольнова, 1994). Такой спектр характеризует дефинитивное, или динамически устойчивое состояние популяции, при котором осуществляется непрерывный оборот поколений (Заугольнова, Смирнова, 1978; Смирнова, Торопова, 2004). ХОС обычно выявляется в ненарушенных (климаксных) сообществах (Чистякова, 1994; Евстигнеев, Харлампиева, 2014; Горнова, Евстигнеев, 2016). В ценозах, преобразованных человеком, онтогенетический спектр, как правило, в разной степени отклонён от характерного (Ценопопуляции…, 1976; Смирнова, 1987; Восточноевропейские…, 2004). В работе использовали классификацию спектров, предложенную О. В. Смирновой и Н. А. Тороповой (2004). Элементарная демографическая единица (ЭДЕ) – часть ценопопуляции, которая представляет собой множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории (Заугольнова и др., 1993; Смирнова, 1998). ЭДЕ определяли методом увеличивающихся площадок. Размер площадки считался окончательным, как только выявлялся полный онтогенетический состав, а структура онтогенетического спектра соответствовала характерному. Параметры ЭДЕ определяли в 11-кратной повторности. В сообществах с *C. calceolus* выполнены геоботанические описания на площадках по 100 м^2, на которых составляли флористический список с учётом ярусной структуры. В древесном и кустарниковом ярусах определена сомкнутость крон, а в травяном – проективное покрытие видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). Под деревьями и в окнах ежечасно измеряли освещённость на уровне башмачка с помощью люксметра LXP-1 в безоблачный июньский день (с 10 до 18 ч.). Люксы переводили в проценты от полной освещённости, которую определяли на открытом месте.

Латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Результаты и их обсуждение

Ниже даны геоботаническая характеристика сообществ и результаты оценки состояния ценопопуляций *C. calceolus*.

Памятник природы «Болото Рыжуха». Ценопопуляция представлена в ельнике высокотравном[1] на низинном болоте. Почвы – торфяные, глубина торфа достигает более 2 метров. Ценоз отличается высоким флористическим разнообразием и слабой нарушенностью (Харлампиева, Евстигнеев, 2013). Древостой формируют *Picea abies*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, а также единичные особи *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra*. В подросте, помимо перечисленных видов, встречаются: *Acer platanoides*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. Кустарники представляют *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Salix cinerea* и др. Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием в ярусе трав *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Urtica dioica* и др.

---

[1]Растительные сообщества, в травяном покрове которых доминируют высокорослые цветковые растения и крупные папоротники, называют высокотравными (Смирнова и др., 2006; Заугольнова и др., 2009).

По возрастной и пространственной структуре древостоя, флористическому составу и внутриценотической мозаичности ельник близок к климаксному состоянию (Евстигнеев, Горнова, 2017 а, б). Это позволяет определить характерный онтогенетический спектр башмачка. Его ценопопуляция занимает площадь около 5 га и насчитывает более 400 особей. Экологическая плотность – 5,3 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр – полночленный одновершинный с максимум на *v* и *g* особях (табл. 1; рис. 3, *1а*). Поскольку ценопопуляция существует в слабонарушенном сообществе, отличается относительно высокой численностью особей и полночленным составом, её онтогенетический спектр можно считать характерным.

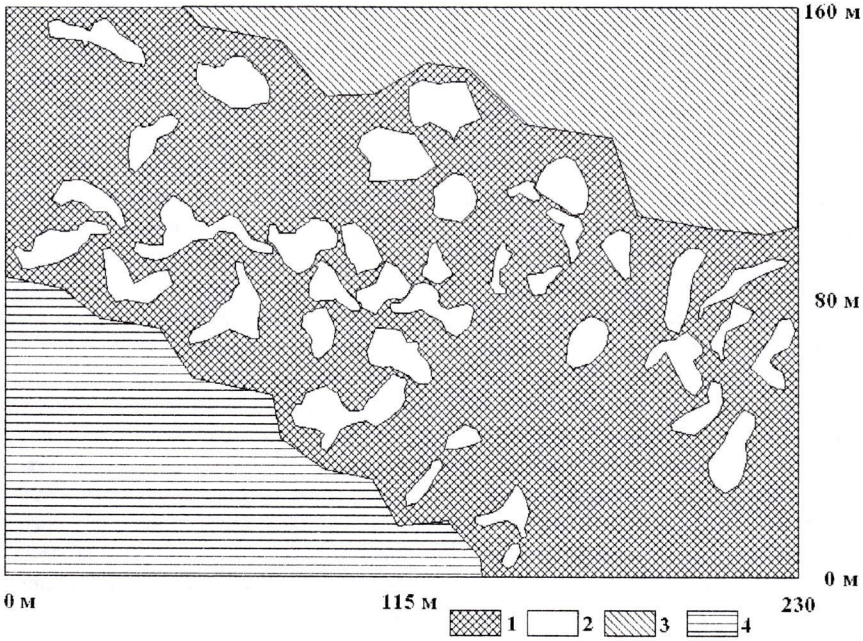


Рис. 2. Горизонтальная структура ельника высокотравного на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха» (по: Евстигнеев, Горнова, 2017б).
По горизонтали и вертикали – протяжённость закартированного сообщества в метрах. 1 – высокотравный ельник с сомкнутым древесным ярусом («тёмные» парцеллы), 2 – окна в древесном ярусе на месте вывалов деревьев в высокотравном ельнике («светлые» парцеллы), 3 – черноольшаник крапивный, 4 – березняк неморального состава.

Ельник обладает выраженной горизонтальной структурой и включает парцеллы сомкнутого древостоя и окон (рис. 2). В связи с этим ценопопуляция *C. calceolus* состоит из двух типов популяционных локусов. Первый тип приурочен к парцеллам с сомкнутым древостоем, а второй – к небольшим окнам до 300 м^2 (рис. 4). В более крупных окнах башмачок почти полностью вытесняется конкурентным высокотравьем (рис. 5). В небольших окнах экологическая плотность башмачка – 9,3 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр этих локусов – полночленный одновершинный с максимумом на *g* растениях (табл. 1; рис. 3, *1б*). Относительно высокая плотность ценопопуляции и полночленный онтогенетический спектр в небольших окнах определяются достаточным световым довольствием этих местообитаний (40% от полной). Этой освещённости достаточно для цветения башмачка, а также для его семенного и вегетативного размножения. По мере зарастания окон и формирования парцелл с сомкнутым древостоем экологическая плотность башмачка уменьшается почти в три раза. Популяционные локусы характеризуются полночленным одновершинным онтогенетическим спектром. Однако максимум приходится на *v* растения (табл. 1; рис. 3, *1в*). Это указывает на то, что для активного цветения и плодоношения не хватает освещённости (всего 2% от полной).

Поскольку возрастная структура ценопопуляции *C. calceolus* в ельнике высокотравном близка к характерному онтогенетическому спектру, то в этом сообществе можно выявить размеры элементарной демографической единицы, при которых может осуществляться непрерывный (устойчивый) оборот поколений. Методом увеличивающихся площадок определены размеры ЭДЕ *C. calceolus*: минимальная площадь – 4 м^2, минимальная численность – 24 особи. На площади этого размера и при такой численности может сформироваться полночленный онтогенетический спектр с максимумом на *v* и *g* особях и с относительно высоким участием *j* и *im* растений.

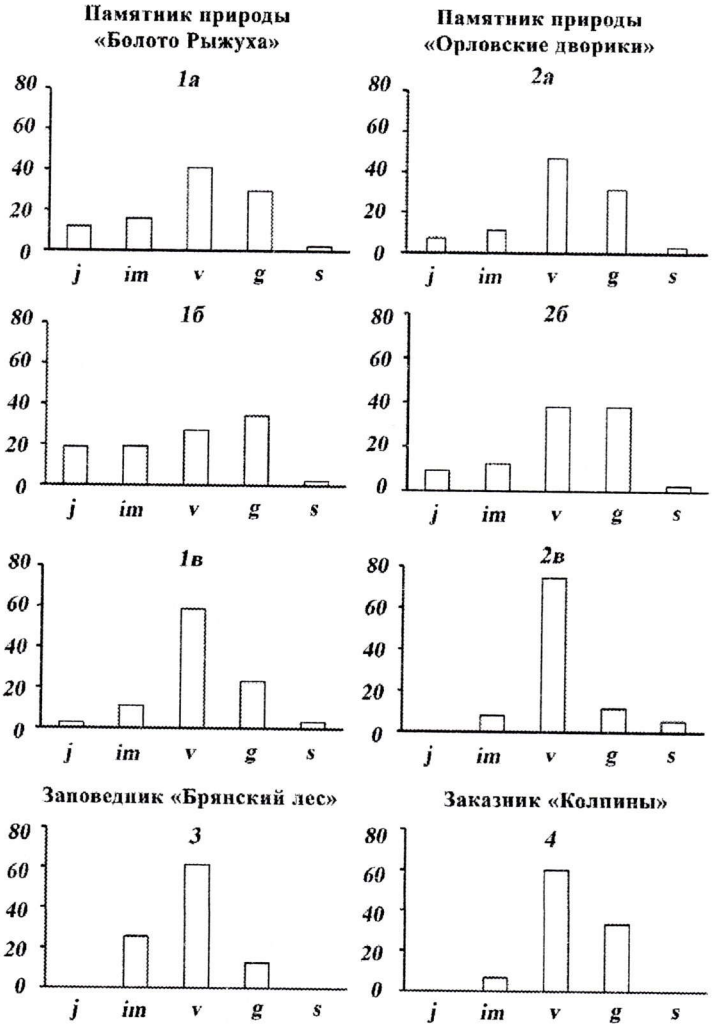


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляций (*1а, 2а, 3, 4*), популяционных локусов (*1б, 1в, 2б, 2в*) и характерный онтогенетический спектр (*1а*) *C. calceolus* в Брянской области.

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g* – генеративное, *s* – сенильное. Сообщества: *1а-1в* – высокотравный ельник (памятник природы «Болото Рыжуха», Навлинский р-н); *2а-2в* – хвойно-широколиственный разнотравный лес (памятник природы «Орловские дворики», Брянский р-н); 3 – елово-осиновый лес на границе с черноольшаником (заповедник «Брянский лес», Трубчевский р-н); 4 – слово-осиновый лес на границе с черноольшаником (заказник «Колпины», Суземский р-н). Популяционные локусы: *1б, 2б* – окна в древесном ярусе («светлые» парцеллы); *1в, 2в* – сомкнутый древостой («тёмные» парцеллы).

Таблица 1

Популяционные характеристики *Cypripedium calceolus* в памятнике природы «Болото Рыжуха»

Характеристика	Онтогенетические состояния					Всего
	j	*im*	*v*	*g*	*s*	
Сомкнутый древостой («тёмные» парцеллы)						
Число учтённых особей на 5 га	5	19	98	39	6	167
Экологическая плотность*	0,1	0,4	2,0	0,8	0,1	3,4
Небольшие окна («светлые» парцеллы)						
Число учтённых особей на 5 га	40	41	58	74	2	215
Экологическая плотность	1,7	1,8	2,5	3,2	0,1	9,3
Ценопопуляция						
Число учтённых особей на 5 га	45	60	156	113	8	382
Экологическая плотность	0,6	0,8	2,2	1,6	0,1	5,3

*Примечание: в таблицах экологическая плотность даётся на 1 м^2.

Памятник природы «Орловские дворики». Ценопопуляция расположена в пределах небольшого участка хвойно-широколиственного леса, который окружен суходольным лугом. Почвы – дерново-подзолистые с близким залеганием карбонатных пород. Древостой формируют *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и *Salix caprea*. Ярус кустарников и подроста деревьев состоит из молодого поколения перечисленных видов и *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Swida sanguinea* и др. Травяной покров образуют *Asarum europaeum*, *Carex digitata*, *C. pilosa*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Convallaria majalis*, *Listera ovata*, *Rubus saxatilis*, *Sanicula europaea*, *Solidago virgaurea*, *Viola mirabilis* и др.

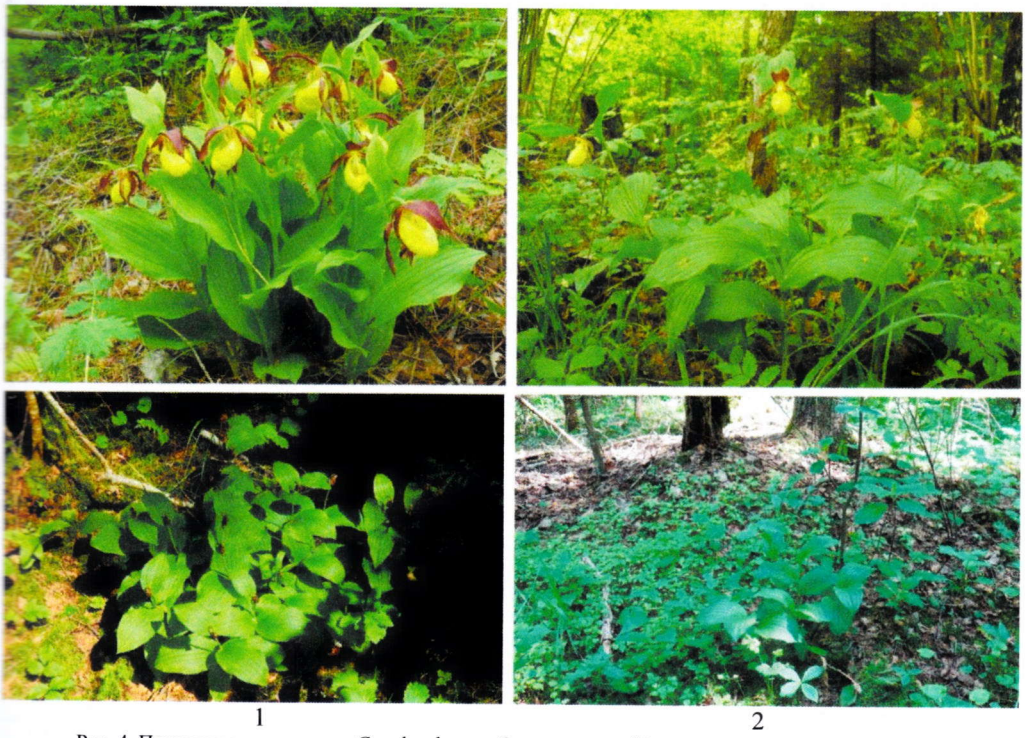
Ценопопуляция *C. calceolus* занимает площадь 1 га и насчитывает 450 особей. Экологическая плотность – 6,1 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр – полночленный одновершинный с максимумом на *v* и *g* растениях (табл. 2; рис. 3, *2а*). Здесь участие *j* и *im* особей в 1,5 раза ниже по сравнению с ценопопуляцией на болоте Рыжуха.

Таблица 2

Популяционные характеристики *C. calceolus* на территории памятника природы «Орловские дворики»

Характеристика	Онтогенетические состояния					Всего
	j	*im*	*v*	*g*	*s*	
Сомкнутый древостой («тёмные» парцеллы)						
Число учтённых особей на 1 га	–	9	82	13	6	110
Экологическая плотность	–	0,2	2,4	0,4	0,2	3,2
Небольшие окна («светлые» парцеллы)						
Число учтённых особей на 1 га	31	40	127	127	8	333
Экологическая плотность	0,8	1,1	3,3	3,3	0,2	8,7
Ценопопуляция						
Число учтённых особей на 1 га	31	49	209	140	14	443
Экологическая плотность	0,4	0,7	2,9	1,9	0,2	6,1

Ценопопуляция состоит из двух типов популяционных локусов. Первые приурочены к сомкнутым группировкам деревьев, а вторые – к небольшим окнам в пологе древостоя и к опушкам колка. Под пологом деревьев освещённость на уровне трав составляет всего 2% от полной, в небольших окнах и на опушках – 40–50%. В небольших окнах и на опушках экологическая плотность относительно высокая – 8,7 особей на 1 м^2. Онтогенетический спектр – полночленный одновершинный с максимумом на *v* и *g* растениях (табл. 2; рис. 3, *2б*). Относительно высокая плотность и полночленный онтогенетический спектр популяционных локусов светлых местообитаний (окон и опушек), как и в ельнике высокотравном, определяются достаточной освещённостью. Здесь башмачок успешно размножаются как семенным, так и вегетативным способами. Об этом свидетельствует относительно большое число *j* и *im* особей. Под сомкнутыми деревьями при низкой освещённости формируются популяционные локусы с невысокой экологической плотностью – всего 3,2 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр – неполночленный одновершинный с максимумом на *v* особях (табл. 2; рис. 3, *2в*). Здесь отсутствуют *j* растения, а участие *im* – минимально. Такая структура определяется недостатком света.



1 2

Рис. 4. Популяционные локусы *C. calceolus* в небольшом окне (1) и под сомкнутым древостоем (2) ельника высокотравного на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха»

Рис. 5. Большое окно в ельнике на низинном болоте, заросшее высокотравьем, вытесняющим *C. calceolus*. Памятник природы «Болото Рыжуха».

Заповедник «Брянский лес». Ценопопуляция *C. calceolus* находится в елово-осиновом лесу на границе с черноольшаником. Почвы – дерново-подзолистые. В состав древостоя входят *Populus tremula*, *Picea abies* и *Betula pubescens*. В подросте деревьев – *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*. Кустарниковый ярус формируют *Frangula alnus*, *Corylus avellana* и др. В травяном ярусе отмечены *Aegopodium podagraria*, *Botrychium virginianum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex vaginata*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Pteridium aquilinum*, *Pyrola rotundifolia* и др.

Ценопопуляция *C. calceolus* занимает площадь 0,5 га и насчитывает 39 особей. Экологическая плотность ценопопуляции – всего 2,8 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр – неполночленный одновершинный с максимум *v* растениях (табл. 3; рис. 3, *3*). В нем отсутствуют *j* и *s* особи. В 2002 году численность ценопопуляции составляла 90 особей (Красная…, 2004). Снижение численности башмачка в заповеднике более чем в два раза связано с формированием сомкнутого подроста из *Acer platanoides* и *Tilia cordata*, который затеняет травостой. Освещённости (2% от полной) становится недостаточно для семенного и вегетативного пополнения ценопопуляции.

Таблица 3

Популяционные характеристики *C. calceolus* в заповеднике «Брянский лес» и заказнике «Колпины»

Характеристика	Онтогенетические состоя-					Всего
	j	*im*	*v*	*g*	*s*	
Заповедник «Брянский лес»						
Число учтённых особей на 0,01 га	–	10	24	5	–	39
Экологическая плотность	–	0,7	1,7	0,4	–	2,8
Заказник «Колпины»						
Число учтённых особей на 0,01 га	–	1	9	5	–	15
Экологическая плотность	–	0,2	1,5	0,8	–	2,5

Заказник «Колпины». Ценопопуляция *C. calceolus* произрастает в елово-осиновом лесу на границе с черноольшаником. Почвы – дерново-подзолистые. В состав древостоя входят *Picea abies*, *Populus tremula*, *Betula pubescens* и *Alnus glutinosa*. Подрост деревьев состоит из *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*. В кустарниковом ярусе – *Frangula alnus*, *Corylus avellana* и др. В травяном ярусе доминируют *Impatiens noli-tangere*, *Convallaria majalis*, *Geum rivale*, *Rubus saxatilis*.

Ценопопуляция *C. calceolus* занимает площадь 0,01 га и насчитывает 15 особей. Экологическая плотность ценопопуляции – всего 2,5 особи на 1 м^2. Онтогенетический спектр – неполночленный одновершинный с максимумом на *v* растениях (табл. 3; рис. 4, *4*). В нём отсутствуют *j* и *s* особи. Ценопопуляция обнаружена в 2004 г. На тот момент численность ценопопуляции составляла 41 парциальный побег: из них 22 прегенеративных и 19 генеративных (Красная…, 2004). Сокращение численности связано с увеличением сомкнутости подроста и подлеска и, следовательно, с уменьшением освещённости на уровне травяного покрова (менее 2% от полной).

Заключение

В малонарушенном ельнике высокотравном на болоте Рыжуха выявлен характерный онтогенетический спектр ценопопуляции *C. calceolus*. Он отличается полночленным составом, где максимум приходится на *v* и *g* особи. Для формирования такого спектра необходимо, чтобы в лесу постоянно появлялись окна в пологе древостоя с достаточным световым довольствием для семенного и вегетативного размножения башмачка. Установлено, что минимальная площадь и минимальная численность, при которых может поддерживаться устойчивая структура ценопопуляции *C. calceolus*, составляют 4 м^2 и 24 особи соответственно. В других ценопопуляциях онтогенетические спектры башмачка в разной степени отклонены от характерного. Наиболее устойчива ценопопуляция на территории «Орловских

двориков». Она обладает полночленным онтогенетическим спектром с максимумом на *v* и *g* растениях. Однако, по сравнению с характерным спектром, здесь в полтора раза ниже участие *j* и *im* особей. В заповеднике «Брянский лес» и заказнике «Колпины» онтогенетические спектры неполночленные. Это связано с отсутствием окон в пологе древостоя и с формированием сомкнутого яруса подроста, который затеняет ценопопуляцию башмачка.

Исследование выполнено в рамках темы № 0110-2018-0004 «Сохранение и восстановление экологических функций лесных почв» ГЗ ЦЭПЛ РАН и при финансовой поддержке РФФИ (проект N 18-34-00911 мол_а).

Список литературы

Блинова И. В. 2003. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в разных частях ареала вида // Бот. журн. Т. 88. № 6. С. 36–47. [*Blinova I. V.* 2003. Ontogenetichcskaya struktura i dinamika populyatsii *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) v raznykh chastyakh arcala vida // Bot. zhurn. T. 88. № 6. P. 36–47.]

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Кн. 1. М.: Наука. 479 с. [Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. 2004. Kn. 1. M.: Nauka. 479 p.]

Горнова М. В., Евстигнеев О. И. 2016. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melandrium dioicum* (*Caryophyllaceae*) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область) // Бот. журн. Т. 101. № 8. С. 896–910. [*Gornova M. V., Evstigneev O. I.* 2016. Ontogenez i sostoyanie tsenopopulyatsii *Melandrium dioicum* (*Caryophyllaceae*) v vysokotravnykh el'nikakh zony shirokolistvennykh lesov (Bryanskaya oblast') // Bot. zhurn. T. 101. № 8. P. 896–910.]

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. 1978. Род башмачок (Венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М.: Изд-во Московского ун-та. С. 62–70. [*Denisova L. V., Vakhrameeva M. G.* 1978. Rod bashmachok (Venerin bashmachok) -- *Cypripedium* L. // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 4. M.: Izd-vo Moskovskogo un-ta. P. 62–70.]

Евстигнеев О. И. 2004. Проект Красной книги Брянской области. Сосудистые растения. Трубчевск: Изд-во «Кириллица». 252 с. [*Evstigneev O. I.* 2004. Proekt Krasnoi knigi Bryanskoi oblasti. Sosudistye rasteniya. Trubchevsk: Izd-vo «Kirillitsa». 252 p.]

Евстигнеев О. И., Горнова М. В. 2017а. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокотравных ельников (на примере памятника природы «Болото Рыжуха», Брянская область) // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (2). С. 1–21. [*Evstigneev O. I., Gornova M. V.* 2017a. Mikrosaity i podderzhanie floristicheskogo raznoobraziya vysokotravnykh el'nikov (na primere pamyatnika prirody «Boloto Ryzhukha», Bryanskaya oblast') // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (2). P. 1–21.]

Евстигнеев О. И., Горнова М. В. 2017б. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (3). P. 1–23. [*Evstigneev O. I., Gornova M. V.* 2017б. El'niki vysokotravnye – klimaksnye soobshchestva na nizinnykh bolotakh Bryanskogo poles'ya // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (3). P. 1–23.]

Железная Е. Л. 2008. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей) / Дисс. … канд. биол. наук. М. 367 с. [*Zheleznaya E. L.* 2008. Osobennosti populyatsionnoi biologii nekotorykh vidov orkhidnykh v raznykh tipakh fitotsenozov (na primere Moskovskoi i Bryanskoi oblastei) / Diss. … kand. biol. nauk. M. 367 p.]

Железная Е. Л., Евстигнеев О. И. 2005. Состояние популяций башмачка настоящего в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Мат. по ведению Красной книги Брянской области. Т. 1. Трубчевск: Кириллица. С. 104–109. [*Zheleznaya E. L., Evstigneev O. I.* 2005. Sostoyanie populyatsii bashmachka nastoyashchego v Bryanskoi oblasti // Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoi oblasti. Mat. po vedeniyu Krasnoi knigi Bryanskoi oblasti. T. 1. Trubchevsk: Kirillitsa. P. 104–109.]

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. 1978. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и её динамика // Журн. общей биологии. Т. 39. № 6. С. 849–858. [*Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V.* 1978. Vozrastnaya struktura tsenopopulyatsii mnogoletnikh rastenii i ee dinamika // Zhurn. obshchei biologii. T. 39. № 6. P. 849–858.]

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Браславская Т. Ю., Дёгтева С. В., Проказина Т. С., Луговая Д. Л. 2009. Высокотравные таёжные леса восточной части Европейской России // Растительность России. Т. 15. С. 3–26. [*Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V., Braslavskaya T. Yu., Degteva S. V., Prokazina T. S., Lugovaya D. L.* 2009. Vysokotravnye taezhnye lesa vostochnoi chasti Evropeiskoi Rossii // Rastitel'nost' Rossii. T. 15. P. 3–26.]

Заугольнова Л. Б. 1994. Методика сбора и объём материала // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. С. 74–93. [*Zaugol'nova L. B.* 1994. Metodika sbora i ob"em materiala // Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa. M.: Nauka. S. 74–93.]

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина Л. Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций // Успехи современной биологии. Т. 113. Вып. 4. С. 402–414. [*Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V., Komarov A. S., Khanina L. G.* 1993. Monitoring fitopopulyatsii // Uspekhi sovremennoi biologii. T. 113. Vyp. 4. P. 402–414.]

Кириллова И. А. 2015. Орхидные Приполярного Урала: особенности биологии и структура ценопопуляций // Изв. КомиНЦ УрО РАН. Вып. 1 (21). С. 48–54. [*Kirillova I. A.* 2015. Orkhidnye Pripolyarnogo Urala: osobennosti biologii i struktura tsenopopulyatsii // Izv. KomiNTs UrO RAN. Vyp. 1 (21). P. 48–54.]

Красная книга Брянской области. 2016. Ред. А. Д. Булохов, Н. Н. Панасенко, Ю. А. Семенищенков, Е. Ф. Ситникова. 2-е изд. Брянск: РИО БГУ. 432 с. [Krasnaya kniga Bryanskoi oblasti. 2016. Red. A. D. Bulokhov, N. N. Panasenko, Yu. A. Semenishchenkov, E. F. Sitnikova. 2-e izd. Bryansk: RIO BGU. 432 p.

Красная книга Брянской области. Растения. Грибы. 2004. Брянск: ЗАО «Издательство «Читай-город». 272 с. [Krasnaya kniga Bryanskoi oblasti. Rasteniya. Griby. 2004. Bryansk: ZAO «Izdatel'stvo «Chitai-gorod». 272 p.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). 2008. Отв. ред. Л. И. Бардунов, В. С. Новиков. М.: Тов. науч. изд. КМК. 855 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (Rasteniya i griby). 2008. Otv. red. L. I. Bardunov, V. S. Novikov. M.: Tov. nauch. izd. KMK. 855 p.]

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 222 с. [*Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G.* 1989. Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii. M.: Nauka. 222 p.

Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с. [*Odum Yu.* 1986. Ekologiya. T. 2. M. 376 p.]

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер 3. Геоботаника. № 6. С. 7–204. [*Rabotnov T. A.* 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Ser 3. Geobotanika. № 6. P. 7–204.]

Рылина Е. В., Рогова И. В., Рылова М. А., Анищенко Л. Н. 2017. К обзору состояния популяций редких и интересных в созологическом аспекте видов памятника природы «Орловские дворики» (Брянская область) // Научное обозрение. Биол. науки. Саратов: ООО «Научно-издательский центр «Академия Естествознания». С. 141–147. [*Rylina E. V., Rogova I. V., Rylova M. A., Anishchenko L. N.* 2017. K obzoru sostoyaniya populyatsii redkikh i interesnykh v sozologicheskom aspekte vidov pamyatnika prirody «Orlovskie dvoriki» (Bryanskaya oblast') // Nauchnoe obozrenie. Biol. nauki. Saratov: OOO «Nauchno-izdatel'skii tsentr «Akademiya Estestvoznaniya». P. 141–147.]

Смирнова О. В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 208 с. [*Smirnova O. V.* 1987. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov. M.: Nauka. 208 p.]

Смирнова О. В. 1998. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. Т. 118. Вып. 2. С. 148–165. [*Smirnova O. V.* 1998. Populyatsionnaya organizatsiya biogeotsenoticheskogo pokrova lesnykh landshaftov // Uspekhi sovremennoi biologii. T. 118. Vyp. 2. P. 148–165.]

Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э. 2006. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи современной биологии. Т. 126. Вып. 1. С. 27–49. [*Smirnova O. V., Bobrovskii M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E.* 2006. Bioraznoobrazie i suktsessionnyi status starovozrastnykh temnokhvoinykh lesov Evropeiskoi Rossii // Uspekhi sovremennoi biologii. T. 126. Vyp. 1. P. 27–49.]

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Попадюк Р. В. 1993. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общей биологии. Т. 54. № 4. С. 438–448. [*Smirnova O. V., Zaugol'nova L. B., Popadyuk R. V.* 1993. Populyatsionnaya kontseptsiya v biotsenologii // Zhurn. obshchei biologii. T. 54. № 4. P. 438–448.]

Смирнова О. В., Торопова Н. А. 2004. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М.: Наука. С. 154–164. [*Smirnova O. V., Toropova N. A.* 2004. Osnovnye cherty populyatsionnoi biologii rastenii (edifikatorov i assektatorov) sovremennogo lesnogo poyasa // Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M.: Nauka. P. 154–164.]

Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 2. С. 7–34. [*Uranov A. A.* 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. Vysshei shkoly. Biol. nauki. № 2. P. 7–34.]

Харлампиева М. В., Евстигнеев О. И. 2013. Состав и структура высокотравного ельника в урочище «Болото Рыжуха» (Брянская область) // Уч. зап. Орловского гос. ун-та. Сер. Естественные, технические и медицинские науки. № 6. С. 145–151. [*Kharlampieva M. V., Evstigneev O. I.* 2013. Sostav i struktura vysokotravnogo el'nika v urochishche «Boloto Ryzhukha» (Bryanskaya oblast') // Uch. zap. Orlovskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki. № 6. P. 145–151.]

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М.: Наука. 216 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura). 1976. M.: Nauka. 216 p.]

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М.: Наука. 184 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii). 1988. M.: Nauka. 184 p.]

Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья. 992 с. [*Cherepanov S. K.* 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv. SPb.: Mir i sem'ya. 992 p.]

Чернова Н. М., Былова А. М. 2004. Общая экология. М.: Дрофа. 416 с. [*Chernova N. M., Bylova A. M.* 2004. Obshchaya ekologiya. M.: Drofa. 416 p.]

Чистякова А. А. 1994. Реконструкция возрастной пространственной структуры деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. С. 132–143. [*Chistyakova A. A.* 1994. Rekonstruktsiya vozrastnoi prostranstvennoi struktury derev'ev // Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa. M.: Nauka. P. 132–143.]

Cribb P. The Genus *Cypripedium*. 1997. Timber Press, Portland. 301 p.

Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // Journ. of Ecology. 1999. Vol. 87, № 5. P. 913–924.

Сведения об авторах

Горнова Мария Владимировна
к. б. н., н. с. Лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем
ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва
E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Евстигнеев Олег Иванович
д. б. н., в. н. с. научного отдела
Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»
E-mail: quercus_eo@mail.ru

Горнов Алексей Владимирович
к. б. н., заместитель директора по науке
ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва
E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

Ручинская Елена Владимировна
м. н. с. Лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем
ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва
E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com

Gornova Maria Vladimirovna
Ph. D. in Biology, researcher of the Laboratory of structural and functional organization and resilience of forest ecosystems
Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Moscow
E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Evstigneev Oleg Ivanovich
Sc. D. in Biology, leading research scientist of the Dpt. of Science
Nature State Biosphere Reserve «Bryansky Les»
E-mail: quercus_eo@mail.ru

Gornov Aleksey Vladimirovich
Ph. D. in Biology, deputy director for science
Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Moscow
E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

Ruchinskaya Elena Vladimirovna
Junior researcher of the Laboratory of structural and functional organization and resilience of forest ecosystems
Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Moscow
E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com