

УДК 582.594(234.83)

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. Br. (ORCHIDACEAE) НА ИЗВЕСТНЯКАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2013 г. О. Е. Валуйских, Л. В. Тетерюк

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

e-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru; teteryuk@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 02.11.2011 г.

Приведены данные о численности, структуре и динамике гемипопуляций протокормов и автотрофных особей *G. conopsea* на северной границе ареала. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *G. conopsea* носит флуктуационный характер. Реакция на неблагоприятные погодные условия проявляется в кратковременном снижении плотности и повышении возрастности ценопопуляций в последующие годы. В ряду экотопов при ухудшении условий произрастания наблюдается повышение доли молодых особей, что позволяет нивелировать влияние неблагоприятных погодных условий на численность популяций.

Ключевые слова: *Gymnadenia conopsea*, Orchidaceae, онтогенетическая структура, динамика ценопопуляций, известняки, граница ареала.

DOI: 10.7868/S0367059713060103

На популяционном уровне механизмы устойчивого развития у травянистых растений проявляются в изменении численности популяций, полнотелности онтогенетического спектра, возрастной и половой структуры и других характеристик (Никитина и др., 1980; Папонова, 1989; Заугольнова и др., 1993; Дымова, Тетерюк, 2000; Пичугина, 2007). Для представителей сем. Orchidaceae близ северной границы распространения показано значительное сокращение общей численности популяций, сохранение или уменьшение генеративной ее части, доминирование в онтогенетическом спектре группы вегетативных растений и частые “волны возобновления” (Блинова, 2001, 2009; Василевская, Глазунова, 2008; Blinova, 2002).

В качестве объекта исследований нами выбраны отличающиеся высокой численностью краевые популяции *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (кокушника комарникового) на выходах известняков Тиманского кряжа. Структура ценопопуляций этого вида достаточно детально изучена в центральной части ареала (Денисова и др., 1983; Денисова, Никитина, 1984; Вахрамеева и др., 1993; Гвазава, Кокорюкина, 2000; Антонова, Паланов, 2005; и др.), на северной границе распространения в Фенноскандии (Экзерцева и др., 1987; Блинова, 1995,

2009) и Европейском Севере (Денисова, Никитина, 1984; Баталов, 2000; Кириллова, 2010), на Южном Урале (Ишмуратова и др., 2003; Барлыбаева и др., 2007), в Сибири и на Дальнем Востоке (Татаренко, 1996, 1997; Быченко, 2002; Быченко, Березина, 2004). Сравнительное изучение ценопопуляций *G. conopsea* Л.Б. Заугольновой с соавт. (1993) в разных частях ареала показало, что часто их структура не зависит от географического положения и обусловлена эколого-ценотическими условиями мест произрастания.

Цель настоящей работы – выявить механизмы популяционного уровня, способствующие устойчивому существованию *G. conopsea* на известняках Европейского Северо-Востока России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2002–2007 гг. на территории Республики Коми на Среднем и Южном Тимане. Климатические условия района исследований характеризуются холодной продолжительной зимой, прохладным летом, сравнительно коротким безморозным периодом и большой изменчивостью сумм осадков по территории (см. таблицу). Годы наблюдений отличались по теплообеспеченности вегетационного периода: сумма

Климатические характеристики Южного и Среднего Тимана

Сравниваемые параметры		Южный Тиман	Средний Тиман
Среднегодовая температура воздуха, °С		1.5	1.2–2.2
Средняя температура воздуха января/июля, °С		–17/+15	–17–19/+13–16
Сумма температур	выше 0°	1600	1450
	выше +5°	1550	1350
	выше +10°	1200	1150
	выше +15°	300–350	140–300
Продолжительность безморозного периода, дни		76	75–95
Длительность периода, дни	с температурами выше 0°	175–180	165–170
	с температурой выше +5°	133	120–125
	с температурой выше +10°	89	75–85
Сумма осадков, мм	за год	660–750	600–635
	с мая по сентябрь	315–365	325–390

Примечание. Значения климатических характеристик приведены согласно данным Г.М. Козубова и др. (1999).

эффективных температур в 2002 г. была на 50–120°С ниже нормы, а в 2003–2007 гг. выше нормы на 300–350°С, 140–220°С, 320–410°С, 100–225°С и 120–260°С соответственно (Агрометеорологический бюллетень Коми ЦГМС, 2002–2007 гг.).

При проведении исследований применяли подходы и методы популяционной биологии растений (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Динамика ценопопуляций, 1988). Изучали гемипопуляции (термин В.Н. Беклемишева, 1960) протокормов и автотрофных растений (далее – ценопопуляции) *G. conopsea*. На выходах известняков карбона по рекам Печорская Пижма, Белая Кедва и Сойва маршрутными методами изучены 36 ценопопуляций. Полустационарные исследования проводили в 2002–2007 гг. в 11 ценопопуляциях на выходах известняков по р. Сойва.

Местообитания *G. conopsea* в районе выхода известняков приурочены к разнотравно-мелкозлаковым лугам высокой поймы в долинах рек и конусам осыпных известняковых склонов (крутизной 30–50°) разной экспозиции. Здесь *G. conopsea* встречается в составе скального реликтового флористического комплекса в редколесьях (травяно-зеленомошных еловых, сосновых, березовых и березово-лиственничных) и слабо сформированных травяно-кустарничковых группировках скальной растительности. Модельные ценопопуляции с пойменных лугов, южных (юго-восточных, южных, юго-западных) и северных (северо-восточных, северных, северо-западных) склонов были объединены в экотопические популяции (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994) и обозначены как “луга”, “южные” и “северные” склоны.

В сообществах с участием *G. conopsea* закладывали трансекты длиной 20 м², на которых отмечали все автотрофные особи с учетом их онтогенетического состояния (Валуйских, 2009). Определяли площадь ценопопуляции, численность особей, среднюю и экологическую плотность, коэффициент дисперсии (K_d , по: Т.М. Быченко, 2002), индекс восстановления (I_v , по: Л.А. Жукова, 1995). Типизацию онтогенетических спектров проводили согласно классификации Л.А. Животовского (2001). Учитывая отсутствие в онтогенезе *G. conopsea* особей сенильного онтогенетического состояния, правосторонним считали спектр с доминированием генеративных особей. Численность и структуру гемипопуляций протокормов *G. conopsea* исследовали в 2007 г. с применением модифицированной методики А.Е. Баталова (1998, 2007) на известняках по р. Сойва. В пределах трансекты случайно-регулярным образом выбирали три модельные площадки размером 0.5 × 0.5 м с обязательным присутствием на них генеративных растений, делили площадку на равные сегменты и подрезали ножом до 8 см глубиной. Полученные монолиты почвы помещали в отдельные пакеты и разбирали в камеральных условиях, используя при необходимости бинокляр. Обнаруженные в почве протокормы зарисовывали, картировали на схемах, отмечали их удаленность от генеративных растений и фиксировали в 70%-ном этаноле.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структура гемипопуляций протокормов. Подземная часть популяции *G. conopsea* представляет собой совокупность протокормов разного возрас-

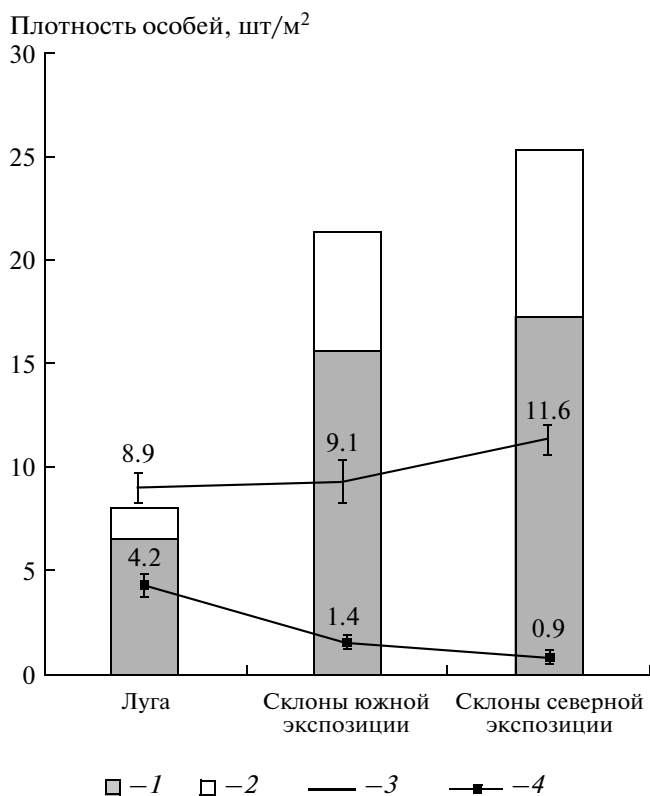


Рис. 1. Плотность размещения особей подземной (протокормы) и надземной (генеративные и все ассимилирующие растения) частей популяций *G. conopsea* в разных местообитаниях. Приведены среднее значение \pm стандартная ошибка.

1 – протокормы pr_1 ; 2 – протокормы pr_2 ; 3 – ассимилирующие особи; 4 – генеративные особи.

та, развивающихся в верхнем слое почвы. Их численность может в несколько раз превышать количество фотосинтезирующих особей и достигать 30–34 шт/м² (Баталов, 2000, 2007; Гвазава, Кокорюкина, 2000). Большая часть протокормов отмирает на подземном этапе развития при переходе к автотрофному типу питания, не образуя стабильного симбиоза с микобионтами (Воронина, 2007).

Изучение структуры гемипопуляций *G. conopsea* в районе выходов известняков Тимана позволило выявить высокую численность протокормов на слабозакрепленных склонах известняковых обнажений разной экспозиции (рис. 1). В луговых ценопопуляциях этот показатель значительно меньше, несмотря на высокую плотность генеративных особей и соответственно большее число продуцируемых семян. Возможно, это связано с высокой сомкнутостью травостоя на лугах, общее проективное покрытие которого достигает 60–80%, и сложностью прорастания семян в плотном слое дернины. На склонах известняковых обнажений условия для прорастания семян *G. conopsea* более благоприятны, так как для них характерны

наличие открытых осыпных участков, низкая межвидовая конкуренция (общее проективное покрытие растений составляет 10–15%), сильно гумусированные нейтральные и слабощелочные почвы. Максимальные значения плотности протокормов отмечены на склонах северной экспозиции. Рост численности протокормов в этих экотопах мы связываем с более стабильным режимом увлажнения по сравнению с южными склонами (вследствие хорошо развитого мохово-лишайникового покрова), а некоторое увеличение доли многолетних протокормов pr_2 – с замедлением развития на ранних этапах онтогенеза при недостатке тепла.

Структура ценопопуляций. Для *G. conopsea* в разных частях ареала характерны небольшие ценопопуляции – от 25 до 100 экз. (Татаренко, 1996; Барлыбаева и др., 2007; Блинова, 2009; Orchids..., 2008), иногда их численность достигает 200–1000 особей (Экзерцева и др., 1987; Ишмуратова и др., 2003; Hansen, Olesen, 1999). Такая же численность ценопопуляций (около 200 особей) наблюдается у этого вида в болотных экотопах Вычегодской равнины и, по данным И.А. Кирилловой (2010), на Северном Урале.

В районе исследований многочисленные ценопопуляции отмечены на слабозакрепленных известняковых склонах обнажений. Несформированный растительный покров этих участков, слабощелочные или нейтральные сильно гумусированные почвы являются благоприятными условиями для семенного размножения, развития протокормов и автотрофных организмов. Численность отдельных ценопопуляций *G. conopsea* здесь колеблется от одной до нескольких сотен особей. Если осыпной склон имеет большую протяженность, численность особей на нем достигает нескольких тысяч. С учетом того, что выходы известняков тянутся по р. Сойва около 20 км, по р. Белая Кедва – 40 км, по р. Печорская Пижма – до 60 км, общая численность популяций *G. conopsea* в бассейнах этих рек оценивается нами в десятки тысяч особей.

Пространственная структура ценопопуляций *G. conopsea* в районе исследования относительно стабильна, а особи образуют небольшие скопления, что в целом характерно для вида (Денисова, Никитина, 1984; Быченко, 2002). Об агрегированности распределения растений на площади можно судить по коэффициенту дисперсии: его значение на лугах колеблется между случайным ($K_d = 1$) и групповым ($K_d > 1$) типами размещения особей и составляет в среднем 1.14. На известняковых склонах сильнее выражен групповой характер размещения растений ($K_d = 1.6–3.9$). Средняя плотность ценопопуляций *G. conopsea* на лугах варьировала от 3.8 до 15.6 особей/м², на обнажениях южной экспозиции – 3.2–32.3, северной – 5.1–27.8.

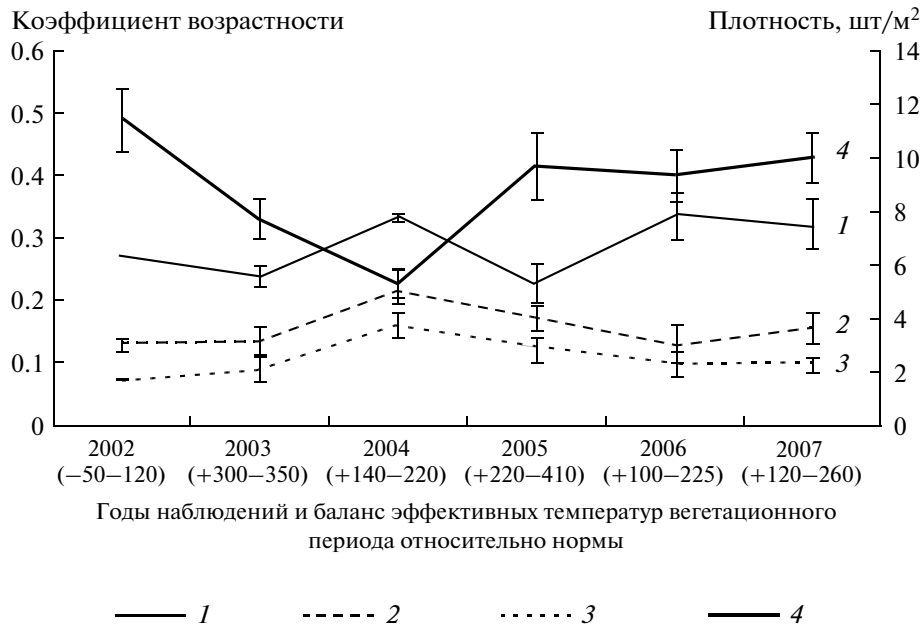


Рис. 2. Изменение плотности и возрастности популяций *G. conopsea* в 2002–2007 гг. в разных экотопах на известняках Тимана. Приведены среднее значение \pm стандартная ошибка.

1 – луга; 2 – склоны южной экспозиции; 3 – склоны северной экспозиции; 4 – плотность особей.

На известняковых склонах плотность может достигать 48.6 особей/м².

Показано, что в краевых популяциях численность зависит от температурных условий вегетационного периода. Крайне неблагоприятный вегетационный сезон холодного 2002 г. привел к резкому снижению числа растений в последующие два года во всех экотопах (рис. 2). В 2004 г. численность и плотность особей в ценопопуляциях достигали минимума. Однако показатель их возрастности был самым высоким за период наблюдений: в среднем для ценопопуляций в 2002 г. $\Delta = 0.16 \pm 0.033$, в 2003 г. $- 0.15 \pm 0.021$, в 2004 г. $- 0.23 \pm 0.022$, в 2005 г. $- 0.17 \pm 0.016$, в 2006 г. $- 0.19 \pm 0.036$ и 2007 г. $- 0.19 \pm 0.029$. Это, по-видимому, связано с гибелью молодых растений в предыдущие годы и массовым цветением *G. conopsea* после теплого года вегетационного сезона 2003 г. Восстановление численности популяций произошло только на третий год.

Онтогенетическая структура и ее динамика. В пределах ареала в ценопопуляциях *G. conopsea* в основном преобладают растения взрослой вегетативной и генеративной групп (Татаренко, 1996; Антонова, Паланов, 2005; Баталов, 2000; Блинова, 2001; Денисова, Никитина, 1984;). Правосторонний онтогенетический спектр в целом характерен для данного вида (“характерный спектр”, термин Л.Б. Заугольной, 1976) и обусловлен его биологией (Orchids..., 2008). Нередко вблизи северной границы распространения наблюдается

увеличение доли молодых особей (Экзерцева и др., 1987; Блинова, 1995, 2009).

Все изученные ценопопуляции *G. conopsea* нормальные, устойчивые в своем развитии (дефинитивные). Выявлено, что в разных типах экотопов соотношение особей в онтогенетическом спектре различается. Нами выделены три типа базовых спектров для популяций лугов, склонов южной и северной экспозиций. Онтогенетическая структура луговых ценопопуляций соответствует характерному спектру и сопоставима с данными Л.В. Денисовой и С.В. Никитиной (1984), Л.Б. Заугольной (1993), В.И. Антоновой и А.В. Паланова (2005), М.Ш. Барлыбаевой и др. (2007) для вида в центральной части ареала (рис. 3а). Здесь доминируют генеративные особи ($I_B = 2-3$).

На известняковых склонах в ценопопуляциях *G. conopsea* наблюдается рост доли прегенеративных особей. Важную роль в этом играет подвижность субстратов, развитие на выходах известняков несформированных растительных сообществ, что способствует активному семенному возобновлению. Отличия базовых спектров популяций склонов южной и северной экспозиций отражают влияние факторов теплообеспеченности и влажности. На теплых склонах (рис. 3б) преобладают иматурные и “молодые” вегетативные особи при достаточно высоком проценте генеративных растений и хорошем возобновлении ($I_B = 4$). На холодных склонах доминируют иматурные растения, высок процент особей ювенильной и “молодой” вегетативной групп (рис. 3в). На одно цветущей

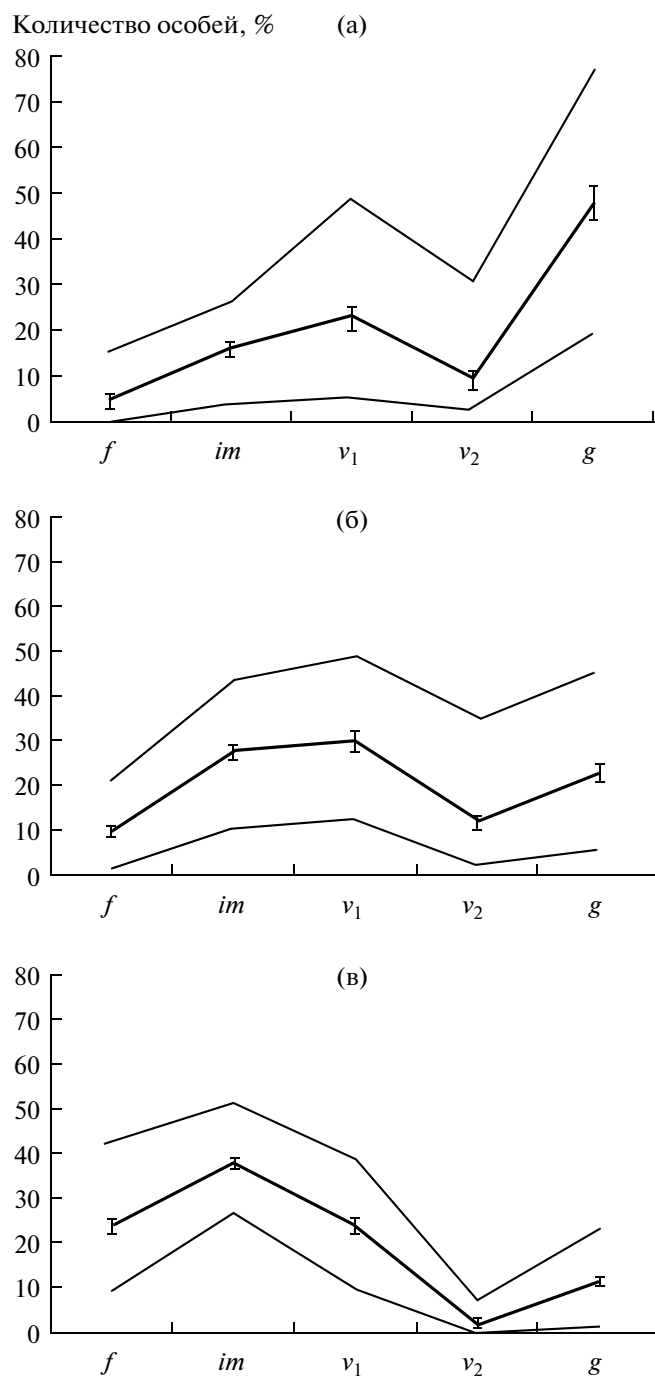


Рис. 3. Базовые онтогенетические спектры экотопических популяций *G. conopsea* на лугах (а), южных (б) и северных (в) склонах. Приведены максимальное, минимальное и среднее значение \pm стандартная ошибка.

щее растение здесь приходится в среднем около 12 потомков (I_B). Сохранение невысокой численности особей “взрослой” вегетативной группы (от 0 до 7.1% от всей совокупности) на протяжении многих лет характерно для ценопопуляций *G. conopsea* на северных склонах и связано с особенностями индивидуального развития особей (переходом к цветению преимущественно “молодых” вегетативных растений).

В период наблюдений существенной перестройки онтогенетической структуры ценопопуляций не происходило. Динамика спектров носила флуктуационный характер. Наиболее динамичен онтогенетический спектр на лугах. Колебания выражены преимущественно в его правой части и связаны в основном с массовым переходом цветущих особей во временно нецветущее состояние, и обратно. В ценопопуляциях с северных склонов

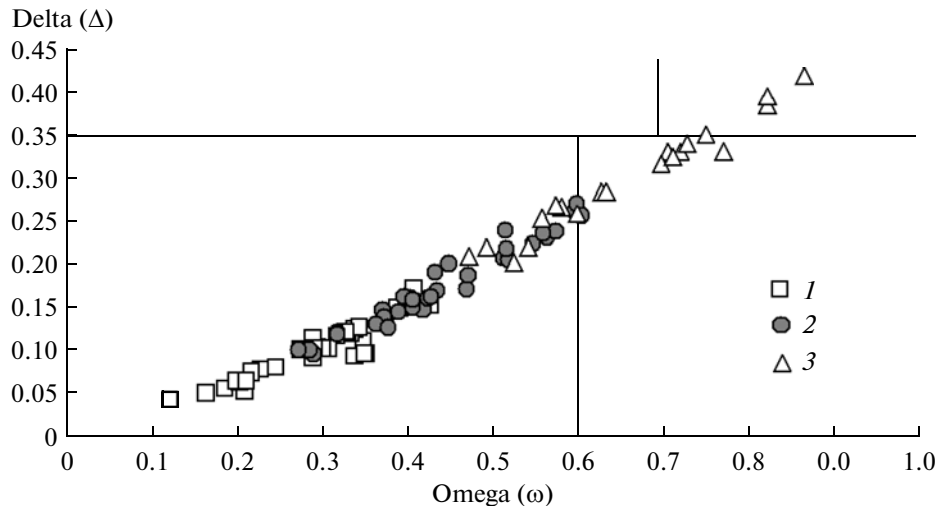


Рис. 4. Ординация ценопопуляций *G. conopsea* на основе значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) склонов северной (1), южной (2) экспозиций и с лугов (3).

генеративная фракция стабильна, изменения преимущественно затрагивают молодые группы. На южных склонах в равной степени динамичны как группа генеративных особей, так и растения прегенеративного периода.

В градиенте ухудшения условий произрастания изменяются типы онтогенетических спектров ценопопуляций *G. conopsea*: для лугов характерны “зреющие” и “зрелые” ценопопуляции, для теплых южных склонов – в основном “молодые” и, редко, “зреющие” (рис. 4). Наиболее “молодые” ценопопуляции с наименьшими значениями индексов возрастности и эффективности приурочены к холодным склонам известняков северной экспозиции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование краевых ценопопуляций *G. conopsea* на известняках Тимана показало, что они отличаются высокой численностью и стабильностью существования. Важную роль на обнажениях коренных пород играют подвижность субстратов, развитие на выходах известняков несформированных растительных сообществ, богатые гумусом нейтральные или слабощелочные почвы, что способствует активному семенному возобновлению ценопопуляций, обеспечивает выживаемость протокормов и молодых ассимилирующих растений. Произрастание в составе длительно существующих несформированных растительных сообществ без антропогенного воздействия ведет к тому, что динамика численности в ценопопуляциях *G. conopsea* носит флуктуационный характер. Направление и амплитуда ее изменений определяются погодными условиями и типом местообитания.

Учитывая отдельные характеристики ценопопуляций *G. conopsea* (плотность, особенности базовых онтогенетических спектров, их динамика, значения индексов возрастности, эффективности и восстановления), типы местообитаний этого вида на известняках Европейского Северо-Востока России можно выстроить в следующий ряд (по убыванию степени благоприятности условий для устойчивого развития популяций): луга – склоны южной экспозиции – склоны северной экспозиции.

К основным приспособлениям популяционного уровня в градиенте ухудшения условий произрастания относятся повышение численности и плотности ценопопуляций на северных склонах в сочетании с омоложением их возрастной структуры. Наличие большого запаса молодых особей при минимальной доле цветущих растений позволяет нивелировать катастрофические последствия влияния неблагоприятных погодных условий на численность популяции. Существование небольшой фракции генеративных особей обеспечивает стабильное поступление семян, а способность особей в неблагоприятных условиях переходить к семенной репродукции при минимальной площади листовой поверхности ($v_1 \rightarrow g$) приводит к перераспределению функций внутри группы вегетативных особей и уменьшению доли “взрослых” вегетативных растений в онтогенетическом спектре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова В.И., Паланов А.В. Мониторинг популяций некоторых видов орхидных в национальном парке “Русский Север” // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных

- территориях: Мат-лы докл. науч. конф. Череповец, 2005. С. 10–12.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г., Ишмуратова М.М.* Экологические и демографические характеристики кокушника длиннорогого в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Вестн. ТверГУ. Серия “Биология и экология”. 2007. Вып. 3. С. 27–30.
- Баталов А.Е.* Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 16 с.
- Баталов А.Е.* Состояние популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Вг. (Orchidaceae) в различных фитоценозах // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 524–532.
- Баталов А.Е.* О гемипопуляциях у орхидных // Охрана и культивирование орхидей: Мат-лы VIII междунар. конф. и 4-го междунар. совещания по динамике популяций орхидных / Вестн. ТверГУ. Серия “Биология и экология”. 2007. Вып. 3. С. 30–34.
- Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 42–48.
- Блинова И.В.* Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства Orchidaceae Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.
- Блинова И.В.* Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 101–113.
- Блинова И.В.* Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 44 с.
- Быченко Т.М.* Методика изучения редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: Учебно-метод. пос. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 2002. 90 с.
- Быченко Т.М., Березина О.В.* Исследование пространственной структуры ценопопуляций орхидных Южного Прибайкалья // Методы популяционной биологии: Мат-лы докл. VII всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 153–156.
- Валуйских О.Е.* Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Вг. (Orchidaceae) на северной границе ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 18 с.
- Василевская Н.В., Глазунова Е.Д.* Онтогенетическая структура *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo. на северном пределе ареала // Северные территории России: проблемы и перспективы развития: Мат-лы всерос. конф. с межд. участием. Архангельск, 2008. С. 209–213 (электронный ресурс).
- Вахрамеева М.Г., Виноградова И.О., Татаренко И.В., Цепляева О.В.* Кокушник комарниковый // Биологическая флора Московской области. 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 51–64.
- Воронина Е.Ю.* Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // Микология сегодня. Т. 1. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 142–285.
- Гвазава Ю.Г., Кокорюкина О.Ж.* Изучение состояния ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Вг. на территории Национального парка “Русский Север” // Тез. докл. I обл. межвузовской науч. конф. Вологда, 2000. С. 18–19.
- Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г., Никитина С.В.* Состав ценопопуляций некоторых дикорастущих представителей семейства Orchidaceae // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. II всесоюз. совещ. Киев: Наукова думка, 1983. С. 33–35.
- Денисова Л.В., Никитина С.В.* Об изучении популяций редких растений на примере некоторых видов семейства Orchidaceae Juss // Общие проблемы охраны растительности. Охрана растительного мира северных регионов: Мат-лы докл. всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1984. Т. 1. С. 154–158.
- Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1988. 207 с.
- Дымова О.В., Тетерюк Л.В.* Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 143 с.
- Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л.Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 81–92.
- Заугольнова Л.Б.* Способы членения исследуемых биосистем // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 50–60.
- Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.* Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 100–108.
- Ишмуратова М.М., Суяндукоев И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В.* Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщ. 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 2. С. 1–17.
- Кириллова И.А.* Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Козубов Г.М., Мартыненко В.А., Дегтева С.В.* и др. Лесорастительное районирование Республики Коми // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 268–269.
- Никитина С.В., Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г.* К характеристике рябчика шахматного на северной границе его ареала // Охрана редких растений и фитоценозов: Сб. науч. трудов. М.: РУ ВНИЭТРУСХ, 1980. С. 54–65.
- Папонова И.Т.* Динамика численности и изменчивость краевых популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. в Предуралье: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Л., 1989. 34 с.
- Пичугина Е.В.* Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenar-*

ius (L.) на Северо-Востоке европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 19 с.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Татаренко И.В. Особенности пространственной структуры ценопопуляций орхидных со стеблекорневыми тубероидами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 2. С. 54–58.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 183 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.

Экзерцева В.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никутина С.В. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III все-союзн. совещ. М., 1987. С. 14–16.

Blinova I. A Northernmost Population of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae): Demography, Flowering, and Pollination // Selbyana. 2002. № 23(1). P. 111–120.

Hansen I., Olesen J.M. Comparison of reproductive success in two orchids: the nectarless *Dactylorhiza majalis* s.s. and the nectar-producing *Gymnadenia conopsea* s.l. // Nordic J. of Botany. 1999. V. 19 (6). P. 665–671.

Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) / M.G. Vakhrameeva, I.V. Tatarenko, T.I. Varlygina et al. Ruggell (Liechtenstein): A. R. G. Gantner Verlag. 2008. 690 p.