

**Особенности ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae)
в условиях антропогенной нагрузки**

**Peculiarities of *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae)
coenopopulations under anthropogenic load**

Шабалкина С. В., Пересторонина О. Н.

Shabalkina S. V., Perestoronina O. N.

Вятский государственный университет, г. Киров, Россия. E-mails: Nasturtium2017@yandex.ru, olgaperest@mail.ru
Vyatka State University, Kirov, Russia

Реферат. Исследования биологических особенностей редких и уязвимых видов семейства Orchidaceae Juss, к которому относится *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, продолжают оставаться значимыми и актуальными. Изучение структуры популяций таких видов на территориях различного природопользования способствует оценке их состояния, выявлению специфики жизнедеятельности, разработке мер по охране и восстановлению. Цель работы – охарактеризовать некоторые организменные параметры и онтогенетическую структуру ценопопуляций (ЦП) *D. incarnata* в условиях двух местообитаний г. Кирова, подвергнутых антропогенному воздействию. Обследованные ЦП находятся в разнотравно-злаковых сообществах, зарастающих древесными растениями, в травостое которых преобладают виды Poaceae. При оценке условий биотопа выявлено отклонение большинства почвенных факторов от оптимальных. В онтогенетическом спектре выделены иматурные, виргинильные и генеративные особи. Анализ большинства параметров показал, что особи ЦП г. Кирова имеют близкие морфометрические значения с приводимыми в литературе для других частей ареала и естественных местообитаний. Генеративные особи здесь выше, больше длина соцветий и число цветков, тогда как длина нижнего листа меньше при равной или меньшей ширине. ЦП малочисленные, структура нормальная неполночленная: в ЦП 1 с пиком на генеративных особях, в ЦП 2 – на иматурных и виргинильных; семенное возобновление подавлено. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 – зреющая, ЦП 2 – молодая. Для возобновления устойчивого полного оборота поколений, увеличения численности и сохранения ЦП необходимо не только регулировать антропогенную нагрузку, но и поддерживать умеренное землепользование после созревания плодов.

Ключевые слова. Антропогенное воздействие, онтогенез, онтогенетическая структура, ценопопуляция, экологический фактор, *Dactylorhiza incarnata*.

Summary. Studies of the biological characteristics of rare and vulnerable species of the Orchidaceae Juss family, to which *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó belongs, continue to be significant and relevant. The study of the structure of populations of such species in the territories of various nature management contributes to the assessment of their condition, the identification of the specifics of life, the development of measures for protection and restoration. The purpose of this work is to characterize some organismal parameters and the ontogenetic structure of *D. incarnata* coenopopulations (CP) in two habitats of the city of Kirov subjected to anthropogenic impact. The surveyed CPs are located in forb-grass communities overgrown with woody plants, the herbage of which is dominated by Poaceae species. When assessing the biotope conditions, the deviation of most soil factors from optimal ones was revealed. Immature, virginal and generative individuals are distinguished in the ontogenetic spectrum. The analysis of most parameters showed that the individuals CP of the Kirov city have close morphometric values with those given in the literature for other parts of the range and natural habitats. Generative individuals are higher here, the length of inflorescences and the number of flowers are greater, while the length of the lower leaf is shorter with equal or lesser width. CPs are few in number, the structure is normal incomplete: in CP 1 with a peak on generative individuals, in CP 2 – on immature and virginal ones; seed regeneration is suppressed. According to the “delta-omega” classification, CP 1 – is maturing, CP 2 – is young. In order to resume a steady full turnover of generations, increase the number and preserve the CP, it is necessary not only to regulate the anthropogenic load, but also to maintain moderate land use after fruit ripening.

Key words. Anthropogenic impact, coenopopulation, *Dactylorhiza incarnata*, ecological factor, ontogenetic structure, ontogeny.

Введение. Исследования, связанные с познанием биологических особенностей редких и уязвимых видов, к которым относятся многие представители семейства *Orchidaceae* Juss., продолжают оставаться значимыми и актуальными в настоящее время. Полученные данные важны для разработки и реализации специальных мер по охране и восстановлению таких видов и их местообитаний, для сохранения биоразнообразия в целом. Исследование структуры популяций редких видов растений на участках разного природопользования в современных условиях изменяющегося климата и антропогенных воздействий позволит оценить их состояние и выявить специфику жизнедеятельности в условиях трансформирующихся местообитаний.

К числу таких видов относится и *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó – пальчатокоренник (пальцекорник) мясо-красный, который занесен в Красные книги 30 регионов, охраняется на территории 36 заповедников, 8 национальных и природных парков (Вахрамеева и др., 2014). В Кировской области растение встречается редко и включено в Приложение 2 Красной книги (Красная книга ..., 2014), как уязвимый вид, нуждающийся в регионе в постоянном контроле и наблюдении. В области он произрастает в Центральном северном и южном, Юго-западном и Южном ботанико-географических районах (Определитель растений ..., 1975). Основные местообитания здесь – низинные и ключевые болота, сырые и заболоченные луга, выходы родников, придорожные канавы, топкие берега рек и прудов, заросли кустарников (Определитель растений ..., 1975; Тарасова, 2007). Целью исследования было оценить ряд организменных параметров и онтогенетическую структуру ценопопуляций *D. incarnata* в условиях местообитаний г. Кирова, подвергнутых антропогенному воздействию.

Материалы и методы исследования. В 2020 г. изучены две ценопопуляции (ЦП) в разных частях г. Кирова (рис.). Одна (ЦП 1) произрастает в зеленой зоне города на территории, которая до 2009 г. принадлежала Кировскому военному авиационному техническому училищу (КВАТУ), в настоящее время большая часть находится в областной собственности. С момента расформирования КВАТУ участок никак не используется и не облагораживается, стал доступным для массового посещения горожанами. На этой территории имеются асфальтированные дорожки, луговые сообщества с естественной флорой, аллеи из посаженных деревьев, выходы родников, противопожарный водоем с прибрежно-водными и водными травами. В последние годы зеленые участки все больше подвергаются замусориванию, вытаптыванию или зарастанию древесными растениями и высокими травами. Вторая ЦП (ЦП 2) расположена на восточной окраине г. Кирова, в 300–400 м от массово проходимой трассы Киров – Пермь, испытывает высокую нагрузку от выхлопных газов автомобилей. Кроме того, этот участок в последние годы интенсивно застраивается, что приводит к изменению гидрологического режима исходного местообитания.

В месте произрастания ЦП проводили геоботаническое описание растительных сообществ в соответствии с общепринятыми методами (Методы изучения ..., 2002). Условия биотопа оценивали с использованием амплитудных шкал Д. Н. Цыганова (1983) по спискам выявленных видов. Для местообитаний особей *D. incarnata* определено также значение индекса экологического дискомфорта – D (Клименко, 2012). Увеличение его значения свидетельствует о меньшем соответствии условий потребностям вида. Исследование проводили с использованием программы и методики изучения ЦП видов, внесенных в Красную книгу СССР (Денисова и др., 1986), без выкапывания растений. За счетную единицу при изучении онтогенетической структуры ЦП принята особь. При выделении возрастных (онтогенетических) состояний руководствовались общепринятыми методиками (Ценопопуляции растений ..., 1976) с учетом разработок для *D. incarnata* М. Г. Вахрамеевой (2000). У всех обнаруженных растений определили следующие биометрические пара-



Рис. Местонахождение ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata*: белая точка – ЦП 1, оранжевая точка – ЦП 2 (Online-Maps.pro ... URL: <https://online-maps.pro/kirovskaya-oblast/kirov/sputnik/>).

метры: высота побега, длина соцветия, число цветков в соцветии, число листьев срединной формации, длина и ширина каждого листа. Изменчивость признаков особей оценивали по значению коэффициента вариации (CV, %) с учетом шкалы уровней изменчивости, разработанной С. А. Мамаевым (1969); динамические процессы в ЦП – посредством индексов восстановления и замещения (Жукова, 1995). Тип ЦП определяли по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) на основе индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Результаты исследования и обсуждение. Местообитанием ЦП 1 является разнотравно-злаковое сообщество, зарастающее ивами. Из древесных растений, кроме *Salix* sp., отмечены *Betula pendula* Roth., *Alnus incana* (L.) Moench, *Acer negundo* L., *Acer platanoides* L., *Quercus robur* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Malus domestica* Borkh. Видовой состав травостоя разнообразен, включает 57 видов; общее проективное покрытие яруса составляет 85 %, значительное обилие в котором имеют *Dactylis glomerata* L., *Melilotus albus* Medik., *Epilobium hirsutum* L., *Festuca pratensis* Huds., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Agrostis stolonifera* L., меньше покрытие – у *Tussilago farfara* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Elytrigia repens* (L.) Devs. ex Nevski, *Alopecurus pratensis* L., *Ranunculus repens* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Carex acuta* L., реже встречаются *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv, *Carum carvi* L., *Galium mollugo* L., *Trifolium pratense* L., *Geum rivale* L., *Veronica chamaedrys* L., *Lathyrus pratensis* L., *Geranium pratense* L. и др.

Местообитание ЦП 2 – разнотравно-злаковый луг в пойме р. Вятки, на котором произрастают также отдельные особи *Salix* sp. и *Rosa majalis* Herrm. Общее проективное покрытие травостоя 97 %, доминируют в нем *Bromopsis inermis*, *Alopecurus pratensis* и *Poa pratensis* L. Из злаков встречаются еще *Elytrigia repens* и *Festuca pratensis*; разнотравье представлено *Allium angulosum* L., *Cenolophium denudatum* (Fisch. ex Hornem.) Tutin, *Glechoma hederacea* L., *Heracleum sibiricum* L., *Galium mollugo*, *Achillea millefolium* L., *Pimpinella saxifraga* L. и др.

Обработка флористических списков с использованием шкал Д. Н. Цыганова показала, что обе ЦП произрастают в идентичных условиях по факторам увлажнения и кислотности почв: промежуточные между сухо- и влажнолесолуговыми и слабокислые с pH = 5,5–6,5 соответственно при требуемых сырлесолуговых и нейтральных (табл. 1). Не оптимальны также азотообеспеченность и переменность увлажнения почвы: особям *D. incarnata* необходимы субстраты, бедные азотом с умеренно- и сильно-переменным увлажнением, в сообществах они со слабопеременным увлажнением и достаточно обеспечены азотом (ЦП 1). Значение индекса экологического дискомфорта равно 1,75 для обоих фитоценозов, что демонстрирует почти единство параметров факторов. В целом, условия местообитаний обеих ЦП находятся в пределах потенциально возможных границ, за исключением фактора переменности увлажнения, точка минимума которого смещена влево (табл. 1). По отношению к нему вид имеет низкий уровень толерантности, о чем свидетельствует также и принадлежность к стенобионтной группе.

Таблица 1

Сравнительная характеристика условий местообитаний *Dactylorhiza incarnata*

Экологический фактор	Позиция вида по шкале	Экологическая амплитуда		Балльные оценки		
		ЦП 1	ЦП 2	Точка оптимума	ЦП 1	ЦП 2
Увлажнение почвы	11–19	11–13	11–13	15	12	12
Солевой режим почвы	3–11	5–9	5–7	7	7	6
Богатство почвы азотом	1–7	7	4–7	4	7	5,5
Кислотность почвы	7–11	7	7	9	7	7
Переменность увлажнения почвы	7–9	5–7	3–7	8	6	5
Освещенности-затенения	1–5	2–3	3	3	2,5	3

Примеч.: серым цветом залиты ячейки со значениями факторов, наиболее отличающимися от теоретически оптимальных

Влияние изменения условий гидрологического режима почв особенно сказалось на положении ЦП 2. Первые исследования ее были проведены в 2005 г., она произрастала севернее относительно со-

временного положения (рис.), включала 31 особь (Чупракова, Пересторонина, 2006). Некоторое осушение участка обусловлено постройкой комплекса и оканавливанием застроенного участка, что привело к смещению ЦП 2 ближе к кустарникам.

Таблица 2
Значения биометрических параметров особей разных онтогенетических состояний *Dactylorhiza incarnata*

Признак	Ценопопуляция 1						Ценопопуляция 2					
	im	CV, %	v	CV, %	g	CV, %	im	CV, %	v	CV, %	g	CV, %
Высота растеньица, см	31,4 ± 1,2 28,1–33,3	7,3	39,4 ± 1,5 32,5–44,9	10,4	52,6 ± 3,3 38,5–64,0	17,7	31,5 ± 0,6 28,5–32,5	5,6	34,1 ± 1,4 30,9–42,5	12,1	58,3 ± 2,3 50,0–66,0	11,3
Длина соцветия, см					9,6 ± 1,0 4,2–13,1	30,2					14,9 ± 0,9 11,7–18,0	16,3
Число цветков, шт.					32,6 ± 4,6 17,0–51,0	40,1					38,5 ± 3,3 30,0–52,0	24,0
Число листьев, шт.	3	0	4,6 ± 0,2 4,0–5,0	11,7	5,1 ± 0,2 4,0–6,0	12,5	3	0	4,1 ± 0,1 4,0–5,0	8,1	5,0 ± 0,2 4,0–6,0	10,7
Длина 1-го листа, см	8,1 ± 2,0 5,0–14,1	50,3	8,4 ± 0,7 5,5–10,0	21,0	7,6 ± 1,5 3,0–15,0	53,3	15,2 ± 2,2 1,5–20,5	43,9	11,1 ± 2,7 1,5–19,5	71,8	10,9 ± 1,7 3,5–16,0	37,4
Ширина 1-го листа, см	1,5 ± 0,3 0,9–2,3	38,0	1,9 ± 0,1 1,7–2,1	8,1	2,4 ± 0,2 1,5–3,4	26,2	1,7 ± 0,1 0,9–2,2	23,5	1,6 ± 0,2 0,8–2,9	43,7	2,6 ± 0,3 1,0–3,3	31,5
Длина 2-го листа, см	23,2 ± 0,9 21,5–25,5	7,6	23,1 ± 0,8 19,3–25,2	8,9	19,1 ± 2,4 13,6–29,1	30,3	22,7 ± 1,3 18,5–28,7	17,5	20,3 ± 0,8 18,4–25,3	11,5	16,6 ± 1,2 13,7–21,9	20,0
Ширина 2-го листа, см	2,4 ± 0,3 1,7–3,3	29,0	3,2 ± 0,3 2,6–4,6	20,1	4,0 ± 0,4 3,1–5,7	25,4	2,3 ± 0,2 2,0–3,3	19,9	2,6 ± 0,2 1,8–3,6	23,2	3,8 ± 0,2 2,9–4,7	14,3

Продолжение таблицы 2

Признак	Ценопопуляция 1						Ценопопуляция 2					
	im	CV, %	v	CV, %	g	CV, %	im	CV, %	v	CV, %	g	CV, %
Длина 3-го листа, см	26,8 ± 1,3 23,-28,6	9,6	27,6 ± 0,6 24,3-29,1	5,9	22,8 ± 1,2 19,9-29,0	14,6	22,6 ± 1,3 17,6-29,2	17,0	26,4 ± 0,5 24,5-29,0	5,9	20,4 ± 0,8 15,6-23,5	10,7
Ширина 3-го листа, см	1,6 ± 0,2 1,1-1,9	22,1	3,0 ± 0,3 2,1-4,6	27,2	4,1 ± 0,3 3,0-5,7	22,8	2,0 ± 0,1 1,2-2,4	18,1	2,9 ± 0,2 1,9-3,8	10,4	4,0 ± 0,3 3,4-5,5	19,8
Длина 4-го листа, см			27,4 ± 1,1 22,0-31,5	10,7	21,8 ± 0,9 16,5-25,7	12,2			24,4 ± 1,0 19,6-30,0	12,3	20,0 ± 0,9 14,0-22,2	12,9
Ширина 4-го листа, см			2,5 ± 0,3 1,0-3,6	33,4	3,7 ± 0,3 2,4-4,7	25,0			2,2 ± 0,2 1,5-2,8	21,1	4,1 ± 0,3 3,0-5,9	23,1
Длина 5-го листа, см			22,0 ± 2,3 16,5-27,7	20,9	17,7 ± 1,1 14,8-22,0	16,11			25,6		15,2 ± 1,0 13,5-18,8	19,1
Ширина 5-го листа, см			1,5 ± 0,2 1,0-2,0	27,9	3,2 ± 0,5 1,6-4,8	37,69			2,7		3,0 ± 0,2 2,0-4,9	32,0
Длина 6-го листа, см					15,8 ± 0,3 15,5-16,1	2,69					12,3	
Ширина 6-го листа, см					3,17 ± 0,3 2,6-3,7	17,39					2,4	

Примеч.: длина и ширина листьев измерены от основания побега к его верхушке; в числителе – среднее значение ± ошибка среднего, в знаменателе – минимальное и максимальное значения

Онтогенетическая структура является одним из наиболее важных признаков популяций, обеспечивающих ее самоподдержание и устойчивое существование (Заугольнова, Смирнова, 1978; Цено-

популяции растений ..., 1988). Обе ЦП малочисленные, в спектре выделены имматурные (im), виргинильные (v) и генеративные (g) особи (табл. 2).

Растения имматурного онтогенетического состояния имеют три листа срединной формации, размеры которых увеличиваются от основания к верхушке. Биометрические параметры растений обеих ЦП близки, лишь средняя длина нижнего листа у побегов в ЦП 2 оказалась почти в два раза больше, именно этот признак отличается высоким уровнем изменчивости (табл. 2).

Виргинильные особи обладают большими размерами побеговой системы, число листьев срединной формации обычно 4, реже 5, самыми длинными среди которых являются третий и четвертый от основания. Высоким уровнем изменчивости характеризуются также длина и ширина первого листа, прежде всего в ЦП 2.

У генеративных особей развиваются 4–5 (редко 6) ланцетных листьев срединной формации, выше могут быть 1–2 линейных листа длиной 3–9 см, шириной 0,6–1,2 см. Следует отметить, что длина листьев срединной формации у растений этого состояния несколько уступает таковой у побегов особей прегенеративного периода, тогда как ширина заметно увеличивается. У генеративных растений также высоко варьируемы длина первого листа, в ЦП 2 – еще и число цветков в соцветии. Высокая изменчивость размеров первого листа, по всей видимости, обусловлена мощностью дернины или длительностью оводненности субстрата. В местообитаниях обеих ЦП неровный микрорельеф, что приводит к неравномерному обсыханию почвы, разной скорости дернинообразования, впоследствии определяют скорость развития побега.

Сравнивая биометрические параметры *D. incarnata* в разных частях ареала, следует отметить, что наши данные по генеративным особям сопоставимы с приводимыми для ЦП промышленных отвалов Среднего Урала (Филимонова и др., 2020). Обследованные ЦП в г. Кирове отличаются лишь большей высотой растений, что важно при произрастании в условиях густого травостоя с доминированием злаков. Значения морфометрических признаков, описываемых для ЦП в районе аэропорта Большое Савино г. Перми (Верещагина и др., 2009), несколько уступают нашим сведениям, прежде всего по генеративным растениям. У обследованных особей ЦП г. Кирова больше высота вегетативно-генеративного побега, длина соцветия и число цветков, что способствует привлечению насекомых. У растений всех онтогенетических состояний Московской области характеризуются длиннее нижние листья при равной или меньшей ширине, тогда как число цветков уступает нашим данным (Вахрамеева, 2000).

Возрастные спектры неполноценные, с пиком на генеративных особях в ЦП 1, имматурных и виргинильных – в ЦП 2 (табл. 3), ювенильные и растения постгенеративного периода не выявлены. Отсутствие проростков и ювенильных особей свидетельствует о слабом семенном возобновлении, поскольку оно затруднено из-за конкуренции с длиннокорневищными и дерновинными травами. Также показано, что большое влияние оказывает освещенность на онтогенетический спектр: зарастание открытых участков древесно-кустарниковыми видами приводит к снижению освещенности, исчезновению в ЦП ювенильных и генеративных особей, либо последние могут длительное время находиться в нецветущем состоянии, снижению скорости онтогенеза, задержке растений в имматурном и виргинильном состояниях, нарушению устойчивого оборота поколений в целом (Железная, 2009). По-видимому, обследованные ЦП произрастают в сообществах, которые находятся на средней стадии зарастания, когда выпадают ювенильные особи. Немаловажную роль играет и расположение ЦП в городе, когда местным населением обрываются соцветия или целостные вегетативно-генеративные побеги, вытаптывается травостой, что приводит к снижению интенсивности семенного размножения; застройка территории сопровождается осушением субстрата.

Таблица 3

Онтогенетическая структура и некоторые демографические показатели ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata*

ЦП	Соотношение онтогенетических групп, %			Iв	Iз	Δ	ω	Тип ЦП «Δ-ω»
	im	v	g					
ЦП 1	21,1	36,8	42,1	1,38	1,38	0,26	0,61	зреющая
ЦП 2	34,6	34,6	30,8	2,25	2,25	0,21	0,52	молодая

Примеч.: Iв – индекс восстановления; Iз – индекс замещения

ЦП 2 является молодой, что обусловлено значительным преобладанием растений прегенеративного периода над генеративными в 2,25 раза. Индексы восстановления и замещения равны из-за отсутствия особей постгенеративного периода, свидетельствуют о более успешном возобновлении в ЦП 2, когда на генеративную особь приходится 2,25 жизнеспособных потомка.

Заключение. Таким образом, ЦП испытывают ценоотическое воздействие вследствие того, что в их местообитаниях встречаются древесные растения и в травостое доминирующую роль играют представители семейства Poaceae, а также антропогенное из-за расположения в городе и на его окраине. Кроме того, оценка условий эдафотопы и освещенности-затенения показала, что на них оказывают воздействие практически идентичные стрессовые почвенные факторы (за исключением солевого режима), наиболее отклоняется от оптимального режим переменности увлажнения.

В онтогенетическом спектре выделены иматурные, виргинильные и генеративные особи, семенное возобновление подавлено. ЦП малочисленные, онтогенетическая структура нормальная неполночленная: в ЦП 1 с пиком на генеративных особях, в ЦП 2 – на иматурных и виргинильных. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 – зреющая, ЦП 2 – молодая и в ней успешнее протекают процессы омоложения.

В целом, *D. incarnata* способен переносить антропогенное воздействие, как это показано в работах других исследователей (Верещагина и др., 2009; Филимонова и др., 2020). Наличие молодых особей свидетельствует пока о стабильном состоянии обеих ЦП в г. Кирове, но требует бережного отношения и защиты от вытаптывания и срывания цветоносов. С другой стороны, этот вид не выносит конкуренции с другими растениями, поэтому для увеличения численности и возобновления устойчивого полного оборота поколений целесообразно проводить периодическую вырубку кустарников и деревьев при повышении сомкнутости полога, немеханизированное сенокошение после созревания плодов (Железная, 2009), нарушение дернины.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеева М. Г. Род пальчатокоренник // Биол. флора Московской области. – М.: Изд-во «Гриф и К^о», 2000. – Вып. 14. – С. 55–86.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. – 437 с.

Верещагина В. А., Шибанова Н. Л., Антипина М. Г. Влияние антропогенной нагрузки на состояние ценопопуляций орхидей // Вестник Пермского университета, 2009. – Вып. 10(36). – С. 130–135.

Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». – М.: ВАСХНИЛ, 1986. – 34 с.

Железная Е. Л. Изменение структуры популяции *Dactylorhiza incarnata* (L.) Соф в процессе зарастания лугово-болотного комплекса сообществ в Московской области // Экология, 2009. – № 1. – С. 44–48.

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., Смиронова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биологии, 1978. – Т. 39, № 6. – С. 849–858.

Клименко Г. О. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: II Міжнародна наукова конференція, 9–12 жовтня 2012 р. (Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України): матеріали конф. – Умань, 2012. – С. 107–110.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. / под ред. О. Г. Барановой и др. – Киров: Кировская областная типография, 2014. – 336 с.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. – Свердловск, 1969. – С. 3–38.

Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с.

Определитель растений Кировской области. Часть I / Сост. Ф. А. Александров, В. П. Клирсова, Л. И. Красовский и др. – Киров, 1975. – 256 с.

Тарасова Е. М. Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения. – Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2007. – 440 с.

Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А., Чибрик Т. С., Раков Е. А. Ценопопуляции *Dactylorhiza*

incarnata (L.) Soó на промышленных отвалах Среднего Урала // Актуальные вопросы охраны биоразнообразия на заповедных территориях: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Уфа, 24–26 ноября 2020 г.). – Уфа: РИЦ БашГУ, 2020. – С. 202–208.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 214 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 197 с.

Чупракова Е. И., Пересторонина О. Н. О состоянии ценопопуляции *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó // Экология родного края: проблемы и пути их решения: матер. первой областной науч.-практ. конф. молодежи. – Киров, 2006. – С. 60.

Online-Maps.pro – карта России со спутника. 2020–2022. URL: <https://online-maps.pro/kirovskaya-oblast/kirov/sputnik/>.