
ГЕОБОТАНИКА

УДК 574.34: 58.009+58.02

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВЫСОКОТРАВЬЯ В ЕЛЬНИКЕ НА НИЗИННОМ БОЛОТЕ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© М. В. Горнова, А. В. Горнов, Е. В. Ручинская
M. V. Gornova, A. V. Gornov, E. V. Ruchinskaya

Coenopopulation state of some species of tallgrass
in spruce forest in the lowland swamp (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 двух видов высокотравья в ельнике на низинном болоте – *Filipendula ulmaria* и *Cirsium oleraceum*. Установлены характерный онтогенетический спектр и размеры элементарной демографической единицы. По соотношению онтогенетических состояний характерный спектр *F. ulmaria* двувёршинный с преобладанием виргинильных и средневозрастных генеративных особей, а *C. oleraceum* левосторонний с максимумом на виргинильном состоянии. Выявлено, что минимальная площадь, на которой может осуществляться устойчивый оборот поколений лабазника составляет 8 м², при минимальной численности – 51 особь, а у бодяка – 5 м² с минимальной численностью – 106 особей.

Ключевые слова: *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, ценопопуляция, характерный онтогенетический спектр, элементарная демографическая единица, высокотравный ельник.

Abstract. State of *Filipendula ulmaria* and *Cirsium oleraceum* coenopopulation in the tall herb spruce forest in the lowland swamp was assessed. Characteristic ontogenetic spectrum and elementary demographic unit of these plants were revealed. The characteristic ontogenetic spectrum of *Filipendula ulmaria* belongs to bimodal type with a maximum of virgin and generative individuals, the characteristic ontogenetic spectrum of *Cirsium oleraceum* is left-hand type with a maximum on virgine individuals. Minimum area with normal turnover of generations of meadowsweet is 8 square meters, minimum number is 51 individuals. Minimum area of meadow distaff is 5 square meters with 106 minimum number of individuals.

Keywords: *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, coenopopulation, characteristic ontogenetic spectrum, elementary demographic unit, tall herb spruce forest.

DOI: 10.22281/2686-9713-2019-3-67-74

Введение

Леса, в травяном покрове которых доминируют высокорослые цветковые растения и крупные папоротники, называют высокотравными (Смирнова и др., 2006; Заугольнова и др., 2009). Высокотравные ельники отличаются сложной пространственной структурой и высоким флористическим разнообразием (Харлампиева, Евстигнеев, 2013; Шевченко, Смирнова, 2017). Выявить механизмы поддержания многовидовых сообществ возможно только при изучении особенностей популяционной жизни всех видов, слагающих сообщества, и взаимодействия их популяций (Восточноевропейские..., 2004). В связи с этим в работе поставлена цель – по совокупности популяционных признаков оценить состояние ценопопуляций некоторых представителей высокотравья, играющих важную фитоценологическую роль и определяющих облик елового леса, на примере модельной территории памятника природы «Болото Рыжуха» (юго-восток Брянской области).

Материалы и методы

Материал собран в высокотравном ельнике на низинном болоте памятника природы «Болото Рыжуха» (рис. 1). Древостой формируют *Picea abies*, *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, а также единичные особи *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. Возраст ели в сообществах составляет более 120 лет. Следы рубок не обнаружены. Сомкнутость древесного яруса – 0,6–0,8.

В подросте помимо этих видов встречаются единичные особи *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*. Кустарники представлены *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*, *Corylus avellana*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*. Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев – 0,5–0,8.

Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием в ярусе крупных трав: *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Urtica dioica* и др. Исследуемый ельник отличается высоким видовым разнообразием растений, в том числе занесённых в Красные книги РФ (2008) и Брянской области (2016): *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum*, *Epipactis helleborine*, *Malaxis monophyllos*, *Melandrium dioicum* и др.

Местообитание характеризуется наличием торфяной залежи со средней мощностью 1 м.



Рис. 1. Расположение памятника природы «Болото Рыжуха» (по: Евстигнеев, Федотов, 2012).

Fig. 1. Location of natural sanctuary «Swamp Ryzhukha» (Evstigneev, Fedotov, 2012).

Для изучения состояния ценопопуляций выбраны два высококонстантных вида травяного покрова ельника: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и *Cirsium oleraceum* (L.) Scop.

Filipendula ulmaria – высокотравный вид, который часто занимает доминирующее положение в травяном покрове сырых пойменных лугов, травяных и осоковых болот, влажных лесов и опушек (Маевский, 2014).

Cirsium oleraceum – высокотравный вид, который преимущественно растет по сырым лесным лугам, светлым влажным лиственным и смешанным лесам, окраинам болот (Маевский, 2014).

В работе применяли популяционно-онтогенетические и геоботанические методы. Онтогенетические (возрастные) состояния выделяли на основе качественных и количественных признаков. При этом использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т. А. Работновым (1975), дополненную А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1988). К качественным признакам относили наличие или отсутствие семядоли, ювенильных, переходных (полузрелых, иматурных) и взрослых листьев, способность растения к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах. Состояние ценопопуляций модельных видов растений оценивали при помощи следующих параметров: экологическая плотность особей, тип онтогенетического (возрастного) спектра ценопопуляции, тип характерного онтогенетического спектра, размеры элементарной демографической единицы. Для этого заложены 126 пробных площадок размером по 1 м². На них выявлялось число особей каждого онтогенетического состояния модельных видов. Онтогенетические состояния *Filipendula ulmaria* определяли по работе А. В. Горнова (2015), а *Cirsium oleraceum* – на основе биоморфологических измерений. Экологическая плотность – среднее число особей на единицу обитаемого пространства. Онтогенетический спектр ценопопуляции – распределение особей по онтогенетическим состояниям (Ценопопуляции..., 1988). Характерный онтогенетический спектр (ХОС) – это полночленная возрастная структура, в которой численное соотношение особей разных онтогенетических групп обусловлено биологическими свойствами видов (Восточноевропейские..., 1994). Такой спектр характеризует дефинитивное, или динамически устойчивое состояние популяции, при котором осуществляется непрерывный оборот поколений (Заугольнова, Смирнова, 1978; Восточноевропейские..., 2004). ХОС обычно выявляется в ненарушенных (климаксных) сообществах (Восточноевропейские..., 1994; Горнова, Евстигнеев, 2016). В ценозах, измененных антропогенно, онтогенетический спектр, как правило, в разной степени отклонен от характерного (Ценопопуляции..., 1976). В работе использовали классификацию спектров, предложенную О. В. Смирновой и Н. А. Тороповой (Восточноевропейские..., 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 (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 оценивали методом увеличивающихся площадок в 11-кратной повторности. В сообществах выполнены геоботанические описания на площадках по 100 м². Под деревьями и в окнах ежедневно измеряли освещенность на уровне высокотравья с помощью люксметра LXP-1 в безоблачный июньский день (с 10 до 18 ч.). Люксы переводили в проценты от полной освещенности, которую определяли на открытом месте. Латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Результаты и обсуждение

По возрастной и пространственной структуре древостоя, флористическому составу и внутриценотической мозаичности ельник можно отнести к климакскому состоянию. Об этом свидетельствует полночленный онтогенетический состав деревьев-эдикаторов (*Picea abies*, *Alnus glutinosa*), развитая система парцелл и микросайтов, а также высокое видовое разнообразие растений и сохранность популяций редких видов (Евстигнеев, Горнова, 2017 а, б). Перечисленное позволяет определить ХОС модельных видов высокотравья. По соотношению онтогенетических групп ХОС *Filipendula ulmaria* двувёршинного типа с преобладанием виргинильных и средневозрастных генеративных особей (рис. 2, а). Численность ценопопуляции относительно высокая – на 63 пробных площадках размером по 1 м² насчитывается около 300 особей. Экологическая плотность – 5 особей на 1 м². Размеры ЭДЕ: минимальная площадь – 8 м², а минимальная численность – 51 особь. На площади этого размера и при такой численности может сформироваться двувёршинный онтогене-

тический спектр ценопопуляции с полным набором возрастных состояний. ХОС *Cirsium oleraceum* относится к левостороннему типу с преобладанием виргинильных особей (рис. 2, б). Численность ценопопуляции очень высокая: на 63 пробных площадках отмечено 937 особей. Экологическая плотность – 15 особей на 1 м². Размеры ЭДЕ: минимальная площадь – 5 м², а минимальная численность – 106 особей. На площади этого размера и при этой численности может сформироваться левосторонний онтогенетический спектр популяции с полным набором возрастных состояний.

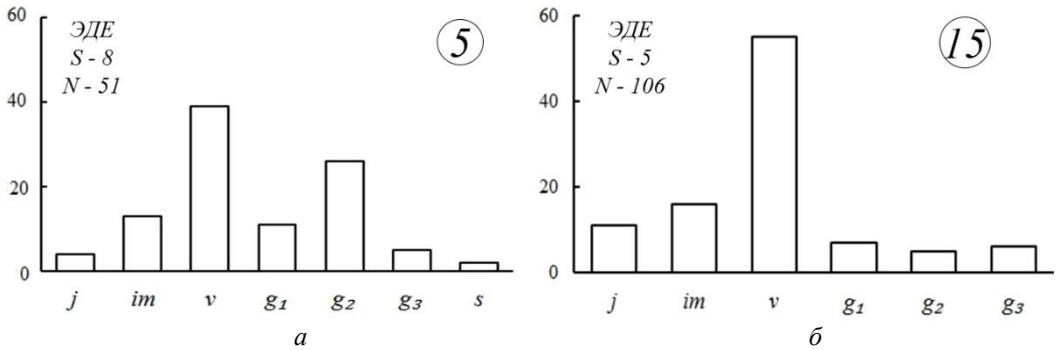


Рис. 2. Характерные онтогенетические спектры *Filipendula ulmaria* (а) и *Cirsium oleraceum* (б) в высокотравном ельнике на низинном болоте (памятник природы «Болото Рыжуха»).

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – средневозрастное генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *s* – сенильное. Параметры ЭДЕ: *S* – площадь; *N* – численность. Цифра в кружке – экологическая плотность (число особей на 1 м²)

Fig. 2. Characteristic ontogenetic of *Filipendula ulmaria* (а) и *Cirsium oleraceum* (б) in tall herb spruce forest in the lowland swamp (Nature reserve «Swamp Ryzhukha»).

Ontogenetic stages are indicated on the abscissa and the percentage of the total number of individuals on the ordinate. Ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *s* – senile. Elementary demographic unit: *S* – area; *N* – number. In circle – ecological density of coenopopulation per square meter.

Ельник обладает выраженной парцеллярной горизонтальной структурой, включающей участки сомкнутого древостоя и окна (рис. 3, 4, 5), для которых характерны разные типы популяционных локусов *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria*. Первый тип приурочен к парцеллам с сомкнутым древостоем, а другие – к окнам.



Рис. 3. Парцелла сомкнутого древостоя: а – напочвенный покров, б – сомкнутые кроны.

Fig. 3. Parcel of closed forest stand: а – ground cover, б – dense leaf canopy

Под пологом сомкнутых группировок взрослых деревьев и подроста средняя освещённость на уровне травяного покрова составляет всего 2% от полной. При таком уровне свето-

вого дозволів *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria* не способны пройти все этапы онтогенеза: их развитие останавливается в виргинильном состоянии. Формируются популяционные локусы инвазионного типа с относительно низкой численностью: у лабазника всего 29 особей на 21 пробной площадке, а у бодяка – 49 (рис. 6, 1а, 2а). При этом единичные плодonoсящие растения бодяка иногда встречаются в лучше освещённой части этих парцелл. На остальной площади световой режим не позволяет особям перейти в генеративное состояние.



Рис. 4. Окна в пологе древостоя: а – большое, б – малое.

Fig. 4. Gaps in forest canopy: a – big, b – small-sized.



Рис. 5. Окно на месте вывала *Picea abies*.

Fig. 5. Gap on the place of *Picea abies* fall.

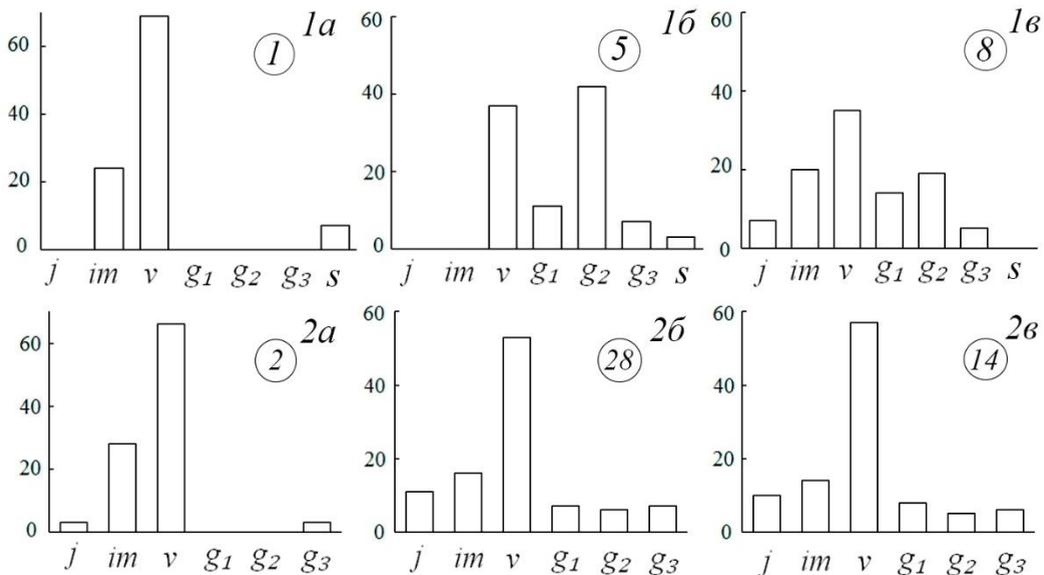


Рис. 6. Состояние ценопопуляций *Filipendula ulmaria* (1) и *Cirsium oleraceum* (2).

Парцеллы: а – сомкнутые группировки взрослых деревьев, б – большое окно, е – малое окно. По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей. Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, s – сенильное. Цифра в кружке – экологическая плотность (число особей на 1 м²).

Fig. 6. State of coenopopulations of *Filipendula ulmaria* (1) and *Cirsium oleraceum* (2).

Parcels: a – closed stands of mature plants, б – big gap, е – small-sized gap. Ontogenetic stages are indicated on the abscissa and the percentage of the total number of individuals on the ordinate. Ontogenetic stages: j – juvenile, im – immature, v – virginile, g₁ – young generative, g₂ – mature generative, g₃ – old generative, s – senile. In circle – ecological density of coenopopulation per square meter.

В лесном пологе формируются окна на месте вывалов деревьев (рис. 5). По размеру окна можно разделить на две группы: большие (площадь от 100 м² до 300 м²) и малые (площадь менее 100 м²). После образования большого окна средняя освещённость на уровне травяного покрова возрастает до 50% от полной. Такой уровень светового довольствия достаточен *Cirsium oleraceum* для плодоношения и прохождения всех этапов онтогенеза. В больших окнах у бодяка формируется полночленный левосторонний онтогенетический спектр (рис. 6, 2б), при котором возможен устойчивый оборот поколений. У *Filipendula ulmaria* в больших окнах в спектрах отсутствуют ювенильные и имматурные растения. Онтогенетический спектр ценопопуляции неполночленный двувершинный с максимумом на виргинильных и средневозрастных генеративных особях (рис. 6, 1б). При этом численность особей в 4 раза больше, чем в парцеллах сомкнутого древостоя. В малых окнах онтогенетические спектры *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria* полночленные левосторонние с преобладанием виргинильных особей (рис. 6, 1е, 2е). Однако у бодяка плотность особей в малых окнах почти в 2 раза меньше, чем в больших, а у таволги – в 1,5 раза больше. По мере зарастания окон древесными растениями освещённость на уровне травяного покрова уменьшается. В результате сначала снижается плотность всех особей бодяка и лабазника, а затем из онтогенетической структуры популяционных локусов выпадают генеративные растения.

Заключение

В малонарушенных высокотравных ельниках ценопопуляции *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria* находятся в нормальном состоянии. Характерный онтогенетический спектр *C. oleraceum* – полночленный левосторонний с максимумом на виргинильных особях,

а *F. ulmaria* – двувершинный с преобладанием виргинильных и средневозрастных генеративных особей. Для поддержания ценопопуляций бодяка и лабазника в устойчивом состоянии необходимо, чтобы в лесном сообществе постоянно в спонтанном режиме формировались окна с достаточной освещённостью. Минимальная площадь, на которой может осуществляться устойчивый оборот поколений *F. ulmaria* составляет 8 м², при минимальной численности 51 особь, а у *C. oleraceum* – 5 м² при минимальной численности 106 особей.

Исследование выполнено в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем» № АААА-А18-118052400130-7 и при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 18-34-00911 мол_а.

Список литературы

- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Кн. 1. М.: Наука. 479 с. [Vostochnoevropeiskie lesa: istoriia v golotsene i sovremennost'. 2004. Kn. 1. M.: Nauka. 479 p.]
- Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М.: Наука. 364 с. [Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa. 1994. M.: Nauka. 364 p.]
- Горнов А. В. 2015. Влияние сенокосения на состояние ценопопуляций *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) – доминанта влажных лугов Брянской области // Бот. журн. Т. 100. № 10. С. 1077–1091. [Gornov A. V. 2015. Vliianie senokosheniia na sostoiianie tsenopopuliatsii *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) – dominantna vlaznykh lugov Brianskoi oblasti // Bot. zhurn. T. 100. № 10. P. 1077–1091.]
- Евстигнеев О. И., Горнова М. В. 2017 а. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокоотравных 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. 2017 a. Mikrosaity i podderzhanie floristicheskogo raznoobrazia vysokotravnnykh el'nikov (na primere pamiatnika prirody «Boloto Ryzhukha», Brianskaia oblast') // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (2). P. 1–21.]
- Евстигнеев О. И., Горнова М. В. 2017 б. Ельники высокотравные – климатские сообщества на низинных болотах Брянского полейя // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (3). P. 1–23. [Evstigneev O. I., Gornova M. V. 2017 b. El'niki vysokotravnnye – klimatsnye soobshchestva na nizinykh bolotakh Brianskogo poles'ia // Russian Journ. Of Ecosystem Ecology. Vol. 2 (3). P. 1–23.]
- Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П. 2012. К флоре памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 7. Брянск. С. 143–149. [Evstigneev O. I., Fedotov Yu. P. 2012. K flore pamiatnika prirody «Boloto Ryzhukha» // Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobrazia Brianskoi oblasti. Vyp. 7. Briansk. P. 143–149.]
- Заугольнова Л. Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Науч. докл. ... докт. биол. наук. СПб. 70 с. [Zaugol'nova L. B. 1994. Struktura populiatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa. Nauch. dokl. ... dokt. biol. nauk. SPb. 70 p.]
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. 1978. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и её динамика // Журн. общей биол. Т. 39. № 6. С. 849–858. [Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V. 1978. Vozrastnaia struktura tsenopopuliatsii mnogoletnikh rastenii i ee dinamika // Zhurn. obshchei biol. T. 39. № 6. P. 849–858.]
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина Л. Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций // Успехи современной биол. Т. 113. Вып. 4. С. 402–414. [Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V., Komarov A. S., Khanina L. G. 1993. Monitoring fitopopuliatsii // Uspekhi sovremennoi biol. T. 113. Vyp. 4. P. 402–414.]
- 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. P. 74–93.]
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Браславская Т. Ю., Дегтева С. В., Проказина Т. С., Луговая Д. Л. 2009. Высокотравные таёжные леса восточной части Европейской России // Растительность России. № 15. С. 3–26. [Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V., Braslavskaiia T. Yu., Degteva S. V., Prokazina T. S., Lugovaia D. L. 2009. Vysokotravnnye taezhnye lesa vostochnoi chasti Evropeiskoi Rossii // Rastitel'nost' Rossii. № 15. P. 3–26.]
- 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. [Krasnaia kniga Brianskoi oblasti. 2016. Red. A. D. Bulokhov, N. N. Panasenkov, Yu. A. Semenishchenkov, E. F. Sitnikova. 2-e izd. Briansk: RIO BGU. 432 p.]
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. Отв. ред. Л. И. Бардунов, В. С. Новиков. М.: Тов. науч. изд. КМК. 855 с. [Krasnaia kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniia i griby). 2008. Otв. red. L. I. Bardunov, V. S. Novikov. M.: Tov. nauch. izd. KMK. 855 p.]
- Маевский П. Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Тов. науч. изд. КМК. 635 с. [Maevskii P. F. 2014. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. 11-e izd. M.: Tov. nauch. izd. KMK. 635 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 travianistykh rastenii v lugovykh tzenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. № 6. P. 7–204.]

Смирнова О. В. 1998. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биол. Т. 118. Вып. 2. С. 148–165. [Smirnova O. V. 1998. Populatsionnaia organizatsiia biogeotsenoticheskogo pokrova lesnykh landshaftov // Uspekhi sovremennoi boil. 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 биол. Т. 126. Вып. 1. С. 27–49. [Smirnova O. V., Bobrovskii M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E. 2006. Bioraznoobrazie i suksessionnyi status starovozrastnykh temnokhvoynykh lesov Evropeiskoi Rossii // Uspekhi sovremennoi biol. T. 126. Vyp. 1. P. 27–49.]

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 fitotsenopopuliatsii kak funktsiia vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. Vyssei shkoly. Biol. nauki. № 2. P. 7–34.]

Харламбиева М. В., Евстигнеев О. И. 2013. Состав и структура высокоотравного 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» (Brianskaia 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. [Tsenopopuliatsii rastenii (osnovnye poniatia i struktura). 1976. M.: Nauka. 216 p.]

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М.: Наука. 184 с. [Tsenopopuliatsii rastenii (oчерki populatsionnoi biologii). 1988. M.: Nauka. 184 p.]

Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб: Мир и семья–95. 990 с. [Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb: Mir i sem'ia–95. 990 p.]

Шевченко Н. Е., Смирнова О. В. 2017. Рефугиумы флористического разнообразия темнохвойных лесов Серного Урала как маркеры природной растительности восточноевропейской тайги // Экология. № 3. С. 171–177. [Shevchenko N. E., Smirnova O. V. 2017. Refugiумы floristicheskogo raznoobraziaia temnokhvoynykh lesov Serного Urала kak markery prirodnoi rastitel'nosti vostochnoevropskoi taigi // Ekologiya. № 3. P. 171–177.]

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

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 Biological sciences, Researcher of the Laboratory of
Structural and Functional Organization and Resilience of Forest Ecosystems
Center for Forest Ecology and Productivity
of the Russian Academy of Sciences, Moscow
E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Gornov Aleksey Vladimirovich

Ph. D. in Biological sciences, Deputy Director for Science
Center for Forest Ecology and Productivity
of the Russian Academy of Sciences, 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 Russian Academy of Sciences, Moscow
E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com