

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (ORCHIDACEAE, MONOCOTYLEDONES) В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ

А. А. Хапугин^{1,2}, А. А. Семчук², Т. Б. Силаева², Г. Г. Чугунов^{1,2}

¹ Мордовский государственный природный заповедник им. П. Г. Смидовича
Россия, 431230, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта

² Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева
Россия, 430005, Республика Мордовия, Саранск, Большевицкая, 68
E-mail: hapugin88@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.13 г.

Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) в Республике Мордовия. – Хапугин А. А., Семчук А. А., Силаева Т. Б., Чугунов Г. Г. – *Cypripedium calceolus* L. – вид, включенный в Красную книгу Российской Федерации. В настоящей статье представлены результаты изучения возрастной и пространственной структуры, плодообразования четырёх его ценопопуляций в Республике Мордовия. Показано, что в разных местообитаниях присутствуют ценопопуляции как генеративно-ориентированного, так и вегетативно-ориентированного типа. Наибольший показатель плодообразования (56.7 и 62.5%) отмечен для ценопопуляций в местообитаниях с умеренным затенением, в отличие от биотопов как с избыточным освещением (30.5%), так и с избыточным затенением (34.7%). Наиболее стабильная ценопопуляция находится в ельнике кислично-майниково-зеленомошном (*Maianthemo-Piceetum pleuroziosum* Korot. 1986) на территории Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Она представлена особями всех возрастных состояний.

Ключевые слова: *Cypripedium calceolus*, Orchidaceae, ценопопуляция, возрастная структура, репродуктивная биология, Республика Мордовия.

A comparative characteristics of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) coenopopulations in the Republic of Mordovia. – Khapugin A. A., Semchuk A. A., Silaeva T. B., and Chugunov G. G. – *Cypripedium calceolus* L. is an RF Red Data Book plant species. The paper presents the results of our study of the age and topographic structure, and fruit productivity of 4 coenopopulations in the Republic of Mordovia. It is shown that generatively-oriented and vegetatively-oriented coenopopulations are present in different habitats. The highest fruit productivity (56.7 and 62.5%) was observed for the coenopopulations in the habitats with moderate shading, in contrast to the habitats with excess lighting (30.5%) and those with excess shading (34.7%). The most stable coenopopulation is located in the Mordovian State Nature Reserve at a *Maianthemo-Piceetum pleuroziosum* Korot. 1986 spruce forest. This coenopopulation includes individuals of all age groups.

Key words: *Cypripedium calceolus*, Orchidaceae, coenopopulation, age structure, reproductive biology, Republic of Mordovia.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство орхидные (Orchidaceae) насчитывает около 25000 видов, что выдвигает его на первое место среди цветковых растений (Dressler, 2005). Несмотря на то, что представители семейства распространены на всех континентах, кроме

Антарктиды, большинство видов встречается в тропической и субтропической зонах Земли. В России зарегистрировано около 130 видов орхидей из 42 родов (Варлыгина, 2011).

Виды семейства орхидных являются наиболее уязвимыми в составе природных экосистем. Многие из них имеют статус редких или исчезающих. Более половины представителей семейства, известных на территории нашей страны, внесены в Красную книгу России (2008) и ее субъектов. В Республике Мордовия из 25 видов семейства Orchidaceae в региональную Красную книгу (2003) включены 19, в том числе 6 видов из списка Красной книги Российской Федерации (2008).

Cypripedium calceolus L. – короткокорневищный травянистый кальцефитный многолетник, распространенный в северной Евразии. Он включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Республики Мордовия (2003) с категорией 1 (исчезающий вид). В Мордовии *C. calceolus* известен из 10 административных районов (Силаева и др., 2010). Он проявляет широкую экологическую пластичность – встречается в регионе по окраинам лесных болот, во влажных зеленомошных ельниках, по склонам облесенных оврагов, в сосновых лесах и остепненных дубравах. Но обязательным условием произрастания является близкое залегание известняковых пород.

Среди совокупности научных проблем, лежащих в основе разработки мероприятий по восстановлению численности орхидных в мире (Ефимов, 2010), при исследовании *C. calceolus* в природных условиях наиболее важны следующие: а) определение динамики численности, б) определение причин сокращения численности, в) исследование особенностей репродуктивной биологии, г) изучение онтогенеза. Решение этих проблем невозможно без планомерных стационарных исследований популяций вида.

В Республике Мордовия наиболее стабильные популяции вида находятся в Большеберезниковском, Ичалковском, Лямбирском и Темниковском районах, где в разные годы проводились стационарные популяционные исследования (Чугунов, Шигаева, 2007; Шигаева, Силаева, 2010; Санаева, 2011; Хапугин и др., 2012).

Значительный интерес представляет сравнение ценопопуляций *C. calceolus*, известных в Республике Мордовия, с целью определения их состояния и разработки мер по сохранению этого редкого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе проводится сравнительный анализ четырех ценопопуляций (ЦП) в 4 разных фитоценозах в следующих районах: Темниковском – в Мордовском государственном природном заповеднике им. П. Г. Смидовича (№ 1), Ичалковском (№ 2), Большеберезниковском – в окрестностях биологической станции Мордовского государственного университета им. Н. П. Огарева (№ 3, 4).

ЦП 1 – в ельнике кислично-майниково-зеленомошном (*Maianthemo-Piceetum pleuroziosum* Korot. 1986).

ЦП 2 – в дубраве пролесниковой (*Mercurialo perrenis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003) по склону коренного берега долины р. Алатырь.

ЦП 3 – на поляне в осветленном сосновом лесу зеленомошном разнотравном (*Peucedano-Pinetum* Mat. (1962) 1973).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

ЦП 4 – по краю низинного болота в сосняке брусничном (*Vaccinio vitis-idaeae-Pinetum* Sokolowski 1980).

Изучение ценопопуляций проводили в течение вегетационного периода 2012 г. согласно общепринятым методикам (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Изучение ценопопуляций..., 2006; Куликова, 2006). Закладывались учетные площадки размером 1×1 м. На каждой площадке подсчитывали общее число растений. За счетную единицу принималась «условная особь» – парциальный побег. Изучали некоторые биометрические показатели растений – высоту побегов, ширину и длину листьев. На площадках исследовали возрастную структуру ценопопуляций по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988) с учетом описания онтогенеза орхидных (Татаренко, 1996). В составе ценопопуляций выделяли следующие возрастные группы особей: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *vm* – взрослые вегетативные, *g₁* – молодые генеративные, *g₂* – зрелые генеративные, *g₃* – старые генеративные. Выделение онтогенетических состояний проводилось по методике И. В. Татаренко (1996) для данного вида орхидных. Описание признаков каждой возрастной группы приводим ниже:

im (имматурные особи) – высота стебля 4.5 – 3 см, диаметр стебля у основания 0.10 – 0.15 см; образуются лишь 2 листа с числом жилок 3 – 5;

v (виргинильные особи) – высота стебля от 11 до 20 см (преобладает 16 – 19); диаметр стебля у основания 0.30 – 0.50 см; число листьев 3, очень редко 4; более вероятное количество жилок 7 – 9;

g₁ (молодые генеративные особи) – высота стебля 29 – 38 см, диаметр стебля у основания 0.50 – 0.60 см; обычно развивается 4 листа с преобладающим количеством жилок в числе 9 – 11; репродуктивные органы развиваются редко, если развиваются – практически не образуют плодов;

g₂ (зрелые генеративные особи) – высота побегов от 35 до 58 см, диаметр стебля у основания 0.60 – 0.80 см; количество листьев 5 – 6, иногда 4, на нижних из них в основном насчитывается по 10 – 12 жилок; обладают наибольшей репродуктивной значимостью, на большей части побегов образуются по 1 – 2 цветка и полноценные завязи;

g₃ (старые генеративные особи) – высота стебля 31 – 43 см, диаметр стебля у основания 0.50 – 0.60 см; насчитывается по 4 – 5 листьев, число жилок возрастает до 11 – 13; образуются цветки и плоды, но значительно реже, чем у предыдущей группы.

К взрослым вегетативным были отнесены как виргинильные, так и генеративные особи, которые в год исследования по каким-либо причинам не образовали генеративных побегов, т. е. находились в вегетативном состоянии. В зависимости от соотношения возрастных групп особей, мы различали вегетативно-ориентированный, генеративно-ориентированный и бимодальный типы возрастных спектров ценопопуляций (Горчаковский, Игошева, 2003). Анализ количественных показателей проведен общепринятыми статистическими методами (Лакин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из-за особенностей биологии вида для всех изученных ценопопуляций характерна агрегативная, или пятнистая, структура популяции (Любарский, 1976).

Наибольшее число особей вида отмечено для ЦП 1 и ЦП 3 (табл. 1). Показатель числа особей на 1 м² для разных ценопопуляций колебался с различной амплитудой: от 1 – 12 и 3 – 16 особей (ЦП 1 и ЦП 4 соответственно) до 3 – 7 и 2 – 7 (ЦП 2 и ЦП 3 соответственно), что говорит о формировании более крупных клонов *C. calceolus* в более тенистых и влажных местообитаниях – в ельнике зеленомошном (ЦП 1) и в сосновом лесу по краю низинного болота (ЦП 4).

Таблица 1
Соотношение генеративных и вегетативных побегов в ценопопуляциях *C. calceolus*

Исследованные ценопопуляции	Вегетативные побеги, шт.	Генеративные побеги, шт.	Общее число побегов, шт.	Доля генеративных побегов, %
ЦП 1	24	12	36	33.3
ЦП 2	5	5	10	50.0
ЦП 3	11	27	38	71.5
ЦП 4	8	16	24	66.7

Видовой состав фитоценозов, в составе которых произрастают особи *C. calceolus*, определяется условиями этих растительных сообществ. В составе флоры, сопутствующей редкому виду, лишь *Rubus idaeus* L. отмечен во всех четырех местообитаниях. Общим элементом в хвойных типах леса (ЦП 1, ЦП 3, ЦП 4) являются *Vaccinium vitis-idaea* L., *Trientalis europaea* L.; за исключением ЦП 1 в ельнике сосновом, общим элементом для фитоценозов являются виды *Convallaria majalis* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Лишь в сообществе на участке с ЦП 2 отмечен *Mercurialis perennis* L. (Семчук и др., 2012).

Возрастную структуру рассчитывали по определению онтогенетических состояний особей на учетных площадках, вычисляли отношение генеративных побегов к общему числу побегов на этих площадках. Доля генеративных побегов в изученных ценопопуляциях сравнительно велика и увеличивается в последовательности ЦП 1 → ЦП 2 → ЦП 4 → ЦП 3 (см. табл. 1).

По признакам-маркерам у *C. calceolus* выявлено 2 периода и 5 онтогенетических состояний с выделением раннего, зрелого и позднего генеративных состояний. Отмечено преобладание генеративных особей в составе всех (кроме ЦП 1) изученных ценопопуляций с разной долей участия – от 50.0% в лещиновой дубраве по склону (ЦП 2) до 71.1% на поляне в осветленном сосняке (ЦП 3). Наибольшая доля взрослых вегетативных особей (50.0%) отмечена для ЦП 1 во влажном ельнике зеленомошном. В остальных трех ценопопуляциях их участие изменяется обратно пропорционально доле генеративных – от минимальной в ЦП 3 (26.3%) до максимальной в ЦП 2 (40.0%). Имматурные особи не были отмечены в составе ЦП 4 в сложном сосняке по краю низинного болота, а максимальное их число зарегистрировано в составе ЦП 1 во влажном ельнике зеленомошном (табл. 2).

Группы субсенильных (*ss*) и сенильных (*s*) особей не выделялись, так как постгенеративный период в онтогенезе орхидных слабо выражен или отсутствует. Ювенильные особи не отмечены ни в одной ценопопуляции *C. calceolus*. Таким образом, все ЦП нормальные, но неполноценные (отсутствуют ювенильные, а в ЦП 4 – также имматурные особи). Это говорит об уменьшении доли семенного

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

размножения в ценопопуляциях *C. calceolus* как в сосновом лесу, так и в лещиновой дубраве.

Таблица 2

Возрастная структура ценопопуляций *C. calceolus*

№ ЦП	<i>im</i>		<i>vm</i>		<i>g₁</i>		<i>g₂</i>		<i>g₃</i>		Всего особей
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	
1	6	16.7	18	50.0	0	0	8	22.2	4	11.1	36
2	1	10.0	4	40.0	0	0	4	40.0	1	10.0	10
3	1	2.6	10	26.3	3	7.9	21	55.3	3	7.9	38
4	0	0	8	33.3	2	8.3	9	37.5	5	20.8	24

Примечание. *im* – имматурные, *vm* – взрослые вегетативные, *g₁* – молодые генеративные, *g₂* – зрелые генеративные, *g₃* – старые генеративные, абс. – абсолютное значение, % – доля в процентах от общего числа особей.

В зависимости от соотношения возрастных групп особей две ценопопуляции в сосновых типах леса (ЦП 3 и ЦП 4) отнесены к генеративно-ориентированному типу, так как здесь значительно преобладают генеративные особи (71.1 и 66.7% соответственно). К бимодальному типу отнесена ЦП 2, в которой один пик приходится на вегетативные особи (доля взрослых вегетативных – 40.0%), другой – на генеративные растения. Ценопопуляция в ельнике зеленомошном отнесена к вегетативно-ориентированному типу (66.7% вегетативных особей, в том числе 50.0% взрослых вегетативных).

И. В. Татаренко (1996) приводит базовый возрастной спектр для *C. calceolus* – 0:8:44:48 (*j:im:v:g*). Из 4 изученных ценопопуляций в большей степени близка к этим значениям ЦП 2 на склоне в лещиновой дубраве – 0:10:40:50. Для остальных ЦП характерно смещение возрастного спектра в правую (0:0:29:71 в ЦП 4 и 0:3:21:76 в ЦП 3) или левую (0:17:50:33 в ЦП 1) сторону.

На основании измерения всех отмеченных на учётных площадках особей мы определили их морфометрические параметры (табл. 3). Отмечено, что генеративные особи *C. calceolus* ЦП 1 имеют наибольшую высоту, но вегетативные особи в ельнике характеризуются наименьшими значениями этого показателя из всех изученных ценопопуляций. В целом морфометрические параметры особей изученных ценопопуляций не отличаются от тех, которые приводятся в литературе (Денисова, Вахрамеева, 1978; Аверьянов, 1999; Шигаева, Силаева, 2010; Агудина, Чеснокова, 2011; Ефимов, 2011; Kull, 1999; Brzosko, 2002; Arciszewska, 2003).

Таблица 3

Морфометрические параметры побегов особей *C. calceolus*, см

Показатель	Высота растений		Длина листа 2-го узла		Ширина листа 2-го узла	
	вег.	ген.	вег.	ген.	вег.	ген.
1	2	3	4	5	6	7
ЦП 1 (влажный ельник зеленомошный)*						
<i>M</i>	16.8	44.6	15.3	19.4	5.9	8.4
<i>m</i>	1.6	1.7	0.6	0.6	0.3	0.5

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
<i>min</i>	2.5	36.0	9.0	14.5	3.0	5.5
<i>max</i>	30.5	54.0	20.0	23.0	8.0	10.5
ЦП 2 (лещиновая дубрава по склону)**						
<i>M</i>	13.6	36.9	13.8	15.6	6.1	8.3
<i>m</i>	3.4	1.8	1.8	0.4	0.7	0.6
<i>min</i>	6.5	33.0	8.5	14.5	5.0	6.0
<i>max</i>	22.0	43.0	16.0	16.5	8.0	9.5
ЦП 3 (поляна в осветленном сосновом лесу)***						
<i>M</i>	18.6	39.6	12.6	15.4	7.5	9.7
<i>m</i>	2.5	1.7	0.5	0.4	0.5	0.3
<i>min</i>	9.0	20.0	8.5	11.5	5.0	7.0
<i>max</i>	32.0	55.0	15.0	17.5	9.5	12.0
ЦП 4 (сосняк сложный по краю низинного болота)****						
<i>M</i>	14.9	33.2	12.2	13.2	5.6	8.1
<i>m</i>	1.4	1.6	0.5	0.6	0.6	0.4
<i>min</i>	9.5	23.0	11.0	7.5	3.5	5.5
<i>max</i>	20.0	46.0	15.0	15.5	8.0	10.0

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, *min* – минимальное значение признака, *max* – максимальное значение признака; * – $n_{\text{вег}} = 18$, $n_{\text{ген}} = 12$; ** – $n_{\text{вег}} = 4$, $n_{\text{ген}} = 5$; *** – $n_{\text{вег}} = 10$, $n_{\text{ген}} = 27$; **** – $n_{\text{вег}} = 8$, $n_{\text{ген}} = 18$.

Для учёта потенциального и реального плодообразования в ценопопуляциях определено число цветков и плодов генеративных особей *C. calceolus* на площадках. Число цветков на 1 учетную площадку наиболее варьировало в ЦП 3 (от 1 до 15) и в среднем было в 2.9 – 3.5 раза больше, чем в остальных ценопопуляциях (табл. 4). Процент образования плодов *C. calceolus* меняется от 30.5% в ЦП 3 до 62.5% в ЦП 2.

Таблица 4

Плодообразование у *C. calceolus*

Показатель	Число цветков на 1 площадке, шт.				Число плодов на 1 площадке, шт.				Плодообразование, %			
	1*	2*	3*	4*	1*	2*	3*	4*	1*	2*	3*	4*
<i>M</i>	2.5	2.5	8.8	3.0	1.2	1	3.3	1.7	34.7	62.5	30.5	56.7
<i>m</i>	0.5	1.5	3.0	0.4	0.5	0	1.1	0.2	15.6	37.5	11.4	4.7
<i>min</i>	1	1	1	2	0	1	0	1	40.0	25.0	0	40.0
<i>max</i>	4	4	15	5	3	1	5	2	66.7	100.0	50.0	66.7

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, *min* – минимальное значение признака, *max* – максимальное значение признака, 1* – ЦП 1 ($n = 6$), 2* – ЦП 2 ($n = 2$), 3* – ЦП 3 ($n = 4$), 4* – ЦП 4 ($n = 6$).

На наш взгляд, это связано с доступностью цветков растений опылителям, которыми являются земляные пчелы рода *Andrena* Fabricius, 1775 (Осычнюк, 1978). Они гнездятся на песчаной почве, роя норки. Поэтому более низкий процент пло-

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

дообразования в ЦП 1 и ЦП 3 (34.7 и 30.5% соответственно). Вероятно, он связан с тем, что в местах заложения учетных площадок в ельнике почва торфянистая, имеет хорошо выраженный моховой покров, а на поляне в осветленном сосняке очень густой травяной покров, препятствующий поселению здесь пчел из рода *Andrena*. В местах заложения учетных площадок в сосняке сложном по краю низинного болота (ЦП 4) травяной покров разреженный, с незначительным участием зеленых мхов, а в дубраве лещиновой (ЦП 2) травяной покров представлен единичными растениями со значительными участками, свободными от растительности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что *C. calceolus* в условиях Республики Мордовия проявляет широкую экологическую пластичность, встречаясь в еловых, сосновых типах леса, в нагорных дубравах. Наибольшая доля генеративных особей отмечена на поляне в осветленном сосняке, наименьшая – во влажном ельнике зеленомошном. По возрастному спектру все изученные ценопопуляции нормальные, неполночленные. В зависимости от соотношения возрастных групп особей ценопопуляции в сосновых типах леса (ЦП 3 и ЦП 4) отнесены к генеративно-ориентированному типу, в дубраве лещиновой (ЦП 2) – к бимодальному, а ценопопуляция в ельнике зеленомошном (ЦП 1) – к вегетативно-ориентированному. Процент плодообразования в разных ценопопуляциях варьирует от низкого в ельнике зеленомошном и на поляне в осветленном сосняке (34.7 и 30.5% соответственно) до сравнительно высокого для *C. calceolus* – в сосняке сложном и в дубраве лещиновой (56.7 и 62.5% соответственно). Наиболее стабильной является ценопопуляция во влажном ельнике зеленомошном, где кроме генеративных (с преобладанием зрелых генеративных) присутствуют иматурные (17.6%), что говорит об успешном семенном размножении *C. calceolus* в этих условиях, поддерживаемом значительной долей участия взрослых вегетативных особей (50.0%) в ценопопуляции. Необходим дальнейший мониторинг состояния известных ценопопуляций для разработки адекватных мер по сохранению это редкого кальцефитного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки России (проект № 6.783.2014К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л. В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. 1999. Т. 2, № 2. С. 5 – 40.
- Азудина Л. А., Чеснокова С. Я. Некоторые биологические особенности венериного башмачка настоящего // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX Междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 10 – 12.
- Варлыгина Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX Междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 76 – 80.
- Горчаковский П. Л., Игошева Н. И. Мониторинг популяций орхидных в уникальном месте их скопления на Среднем Урале // Экология. 2003. № 6. С. 403 – 409.
- Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 68 – 70.

Ефимов П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2, № 1. С. 50 – 58.

Ефимов П. Г. Орхидные северо-запада европейской России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 211 с.

Изучение ценопопуляций растений «Красной книги Удмуртской Республики» в природе и при интродукции : учеб.-метод. руководство. Ижевск : Изд. дом «Удмуртский университет», 2006. 74 с.

Красная книга Республики Мордовия : в 2 т. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск : Морд. кн. изд-во, 2003. 288 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Куликова Г. Г. Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Ч. 2. Основные геоботанические методы изучения растительности / под ред. А. К. Тимонина. М. : Изд-во МГУ, 2006. 152 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1973. 342 с.

Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.

Осычнюк А. З. Определитель насекомых европейской части СССР. Andrenidae. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. Т. 3. С. 315 – 369.

Санаева Л. В. Динамика растительных сообществ и группировок, включающих редкие и исчезающие виды сосудистых растений // Вестн. Морд. гос. ун-та. Сер. Биол. науки. 2011. № 4. С. 56 – 89.

Семчук А. А., Хапугин А. А., Силаева Т. Б. Сосудистые растения, сопутствующие *Cypripedium calceolus* L. в Республике Мордовия // Сб. науч. тр. SWorld. Вып. 3. Научные исследования и их практическое применение. Современное состояние и пути развития '2012 : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Одесса, 2012. Т. 31. С. 12 – 14.

Силаева Т. Б., Кирюхин И. В., Чугунов Г. Г., Левин В. К., Майоров С. Р., Письмаркина Е. В., Агеева А. М., Варгоп Е. В. Сосудистые растения республики Мордовия (конспект флоры) / под ред. Т. Б. Силаевой. Саранск : Изд-во Морд. гос. ун-та, 2010. 352 с.

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

Хапугин А. А., Андрюшечкина Г. В., Чугунов Г. Г. О состоянии популяций видов Красной книги Российской Федерации в Мордовском государственном природном заповеднике им. П. Г. Смидовича на 2011 год // Тр. Морд. гос. природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Саранск ; Пушта, 2012. Вып. 10. С. 321 – 327.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 183 с.

Чугунов Г. Г., Шигаева А. Е. О находке венерина башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) и пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) в Ичалковском районе Республики Мордовия // Вестн. Морд. гос. ун-та. Сер. Биол. науки. 2007. № 4. С. 26 – 28.

Шигаева А. Е., Силаева Т. Б. О популяциях редких видов Orchidaceae Juss. в окрестностях биостанции Мордовского государственного университета им. Н. П. Огарёва // Вестн. Морд. гос. ун-та. Сер. Биол. науки. 2010. № 1. С. 101 – 104.

Arciszewska U. Struktura ekologiczna i genetyczna wyspowych populacji obuwika pospolitego (*Cypripedium calceolus*) w Biebrzańskim Parku Narodowym // Materiały VII Ogólnopolskiego Przeglądu Działalności Studentów Przyrodników / eds. S. Maciak, Ł. Mazurek, W. Chętnicki. Białystok : Wydawnictwo Uniwersytetu w Białymstoku, 2003. P. 41 – 46.

Brzosko E. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland) // Botanical J. of the Linnean Society. 2002. Vol. 139. P. 67 – 77.

Dressler R. L. How many orchid species? // Selbyana. 2005. Vol. 26. P. 155 – 158.

Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecol. 1999. Vol. 87. P. 913 – 924.