

Муниципальное бюджетное общеобразовательное учреждение
Лицей с.Толбазы
муниципального района
Аургазинский район Республики Башкортостан

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ
ДРЕМЛИКА ШИРОКОЛИСТНОГО
(*EPIACTIS HELLEBORINE* L., ORCHIDACEAE JUSS.)
НА ПРИМЕРЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ЕРМЕКЕЕВСКОГО И БЛАГОВЕЩЕНСКОГО И РАЙОНОВ**

Выполнил: ученик 9Б класса
МБОУ Лицей с.Толбазы
Аургазинского района
Ахмаев Динислам Ильфирович

Научные руководители: методист
РДЭБЦ, асс.кафедры ботаники
БашГУ, к.б.н., Кривошеев Михаил
Михайлович;
учитель МБОУ Лицей с.Толбазы
Бахтигареева Фануза Хусаиновна

2017 г

Содержание

Введение	3
ГЛАВА 1. ИЗУЧЕННОСТЬ ЭКОЛОГИИ <i>EPIPACTIS HELLEBORINE</i> (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)	4
1.2. Фитоценоотические и экологические характеристики мест обитания	6
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	11
2.1. Объект исследований	11
2.2. Методы и категориальный аппарат	17
2.3. Краткая характеристика районов исследований	19
2.3.1. Природно-климатические характеристики Благовещенского района	19
2.3.2. Природно-климатические характеристики Ермекеевского района	20
ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	22
3.1. Популяционные характеристики <i>Epipactis helleborine</i>	22
3.2. Антропогенная нагрузка на ценопопуляцию <i>Epipactis helleborine</i> в Ермекеевском и Благовещенском районах	25
3.3. Морфологические особенности ценопопуляции <i>Epipactis helleborine</i>	
3.3.1. Метрические характеристики	27
3.3.2. Аллометрические показатели и особенности репродуктивной сферы <i>Epipactis helleborine</i>	30
3.3.3. Измерение семенной продуктивности ценопопуляции <i>Epipactis helleborine</i> в Благовещенском районе	33
3.4. Заключение рекомендации	36
ВЫВОДЫ	37
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	38

Введение

Орхидные – один из самых уязвимых компонентов флоры (Конвенция...,1992; Стратегия...,2004). На территории России встречается 136 видов орхидей, 66 из них включены в перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008). Из 36 видов, встречающихся на территории Башкортостана, 31 внесен в региональную Красную Книгу (Красная книга РБ, 2011).

Во флоре Башкортостана обитают три вида орхидных рода *Epipactis*. Два из них (*Epipactis palustris*, *Epipactis atrorubens*) имеют третью и вторую категории редкости (Красная книга РБ, 2011). Третий вид рода – *Epipactis helleborine* (L.)Crantz наиболее распространённый представитель всего семейства орхидных в умеренной зоне. Одной из причин широкого распространения этого вида может быть особенности его репродуктивной биологии.

Цель: изучить особенности экологии и репродуктивной биологии *Epipactis helleborine*.

Задачи:

1. Описать местообитание ценопопуляций *Epipactis helleborine*.
2. Изучить морфологические характеристики *Epipactis helleborine*.
3. Изучить особенности репродуктивной биологии *Epipactis helleborine*.

ГЛАВА 1. ИЗУЧЕННОСТЬ ЭКОЛОГИИ *EPIRACTIS HELLEBORINE* (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Род дремлик – *Epipactis* Zinn включает, по разным оценкам от 60 до 80 видов, распространенных, главным образом, в Евразии, в Северной Африке, по одному виду произрастает в Центральной Африке и Северной Америке. Род травянистых многолетних растений семейства Орхидные (Orchidaceae), представленный на обширной территории России всего несколькими видами. Практически все они характеризуются высокой степенью декоративности в период цветения (Ефимов, 2004).

Приуроченность отдельных видов к определенным почвенно-экологическим условиям объясняет их очаговое присутствие в одних местах, и полное отсутствие практически по соседству, при выпадении хотя бы одного из необходимых для развития факторов. Так, сильное иссушение почвы или продолжительное ее переувлажнение, чрезмерное отклонение реакции почвенного раствора в кислую или щелочную сторону, внесение в почву чрезмерных доз минеральных удобрений могут привести к гибели грибов-симбионтов. Их присутствие необходимо для развития орхидных в первые годы существования, когда эти растения ведут скрытый, подземный образ жизни. При достижении достаточного развития, иногда только на 10-й – 12-й год, когда повзрослевшие растения научатся самостоятельно извлекать питательные вещества из почвы, эта зависимость пропадает, и орхидея может перебраться на другое место жительства, где нет грибов – кормильцев, где другие, но все же подходящие для существования, условия. Это дает преимущество в распространении тем орхидеям, которые в процессе развития выработали способность не только семенного размножения, но и вегетативного. Высокая степень вегетативного размножения характерна именно для дремликов. Благодаря разветвленным корневищам, постепенно

расползающимся в стороны в поверхностном слое почвы, эти растения способны образовывать довольно многочисленные сообщества.

Семенное размножение орхидных определяет значительное внутривидовое различие, существование отличающихся друг от друга форм, а способность к вегетативному размножению позволяет закрепить эти различия в новом поколении.



Рис.1. Соцветия видов рода *Eipactis*: *Eipactis palustris*, *E. Helleborine* и *E. atrorubens* (слева направо).

1.2. Фитоценологические и экологические характеристики мест обитания

Epipactis helleborine произрастает в лесах разного типа, но не в сильно заболоченных, в широколиственных лесах (буковых, дубовых, грабовых), мелколистных (березовых, реже – осиновых), смешанных, изредка хвойных (еловых, пихтовых, сосновых), а также в зарослях кустарников, на лугах, на лесных опушках и полянах, зарастающих открытых лугах, на обочинах дорог (Вахрамеева и др., 1997; Аверьянов, 2000; Ефимов, 2004).

П.В. Куликов (2005) характеризует *E. helleborine* как мезофит, опушечно-лесной вид.

На Южном Урале *E. helleborine* встречается в светлых березовых и сосновых лесах, на опушках, полянах, в зарослях кустарников (Мамаев и др., 2004).

В Республике Башкортостан обитает в лиственных, смешанных, реже сосновых лесах и кустарниках, по всем районам (Определитель..., 1988; Жирнова 1999; Жирнова и др., 2008; Набиуллин, 2008).

В БГПЗЕ *Helleborine* обитает в сосновых, березовых, лиственничных, осиновых и смешанных лесах, а также встречается в редколесье, полянах, опушках, лугах, горных степях, свежих и старых гарях, выбросах хромитового рудника (Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010).

По данным М. А. Галкиной (2007) на территории Московской области *E. helleborine* произрастает в следующих типах леса – широколиственный, мелколиственный и смешанный.

На территории Архангельской области встречается в хвойных травяно-болотных лесах, в светлых лиственных лесах и на их опушках, на сырых лугах, ключевых болотах (Пучнина, Баталов, 2007).

На территории Днепропетровской области встречается в пойменных и байрачных дубравах, борах, кустарниках, лугах (Тарасов и др., 2011).

Синтаксономическая и экологическая характеристики мест обитаний *E. Helleborin* представлены лишь в единичных работах (Жирнова, 1999; Мартыненко, Жирнова, 1999; Мартыненко и др., 2003; Жирнова и др., 2008; Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010). Исследования, проведенные на территории Башкирского государственного природного заповедника, свидетельствуют, что *E. helleborine* является одним из диагностических видов класса *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. Et Vlieger in Vlieger 1937. *Epipactis helleborine* чаще всего присутствует в сообществах ассоциации *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 и *Seselikrilovii-Laricetum sibiricae* Martynenko et al. 2003, изредка *E. helleborine* отмечается в сообществах ассоциации *Georivali-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003. Редко *E. helleborine* встречается в сообществах ассоциации *Caricacaryophylleae-Pinetum sylvestris* Martynenko in Ermakov et al. 2000 союза *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002 того же порядка и класса. *Epipactis helleborine* характерен также для сообщества ассоциации *Digitali grandiflorae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 союза *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert, 1933) Matuszkiewicz 1962 порядка *Piceetalia excelsae* Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1982 класса *Vaccinio-Piceetum* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissing et Vlieger 1939.

Epipactis helleborine теневынослив, чаще растет в полутени, хотя может встречаться и на открытых местах, например, на лесных полянах, вырубках, по обочинам дорог. Обычно растет на участках с увлажнением от свежего до влажного, индикатор среднего увлажнения. Иногда может расти на сухих склонах благодаря глубокому проникновению корней в почву. В основном растет на нейтральных и щелочных почвах, иногда на слабо-кислых, но никогда на кислых. Предпочитает почвы богатые гумусом, средне богатые другими питательными веществами, но может встречаться и на бедных почвах. Растет чаще на тонкоструктурных почвах, но отмечен также на

каменистых и песчаных почвах (Вахрамеева и др., 1997; Жирнова и др., 2008; Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010; Vakhrameeva et al., 2010).

Во флоре степного Приднепровья (Тарасов и др., 2011) *E.helleborine* обладает следующими экоморфами: геофит, сциогелиофит, мезоксерофит, мезотроф, пратант, силвант.

Исследователи (Вахрамеева и др., 1997, Набиуллин и др., 2006, Балаханова, 2007; Стецук, 2008; Жирнова и др., 2008; Галушка и др., 2011), проводящие популяционные исследования с *E. helleborine* в различных точках его ареала отмечают, что возрастной спектр ценопопуляций неполночленный правосторонний с постоянным преобладанием генеративных растений.

М.Г. Вахрамеева с соавт. (1997) для Московской области показывают, что *E. helleborine* образует ценопопуляции с возрастными спектрами двух типов: большей частью – неполночленные, реже – полночленные.

М.И. Набиуллин (2006) в своих исследованиях отмечает, что ценопопуляции *E. helleborine* на территории Башкирского государственного природного заповедника характеризуются как «стареющие» и «зрелые», а на территориях с разной степенью антропогенного воздействия оценивались преимущественно как «зрелые», в соответствии с классификацией Л.А. Животовского (2001) (Набиуллин и др., 2006).

В литературе приводятся сведения о различной численности особей *E. helleborine* в ценопопуляциях, например, на территории Московской области обнаружена крупная популяция свыше 2 тыс. особей (Вахрамеева и др., 1997).

Н.П. Стецук (2007) отмечает, что численность *E. helleborine* на территории Южного Приуралья варьирует от 16 до 156 особей, возрастной спектр правосторонний.

На Южном Урале численность особей этого вида может быть различна как на охраняемых так и на иных территориях. В БГПЗ численность

особей в популяциях не зависимо от охраны низкая – от 8 до 61 шт. (Набиуллин, 2008; Ишмуратова и др., 2010). В заказнике «Шайтан-Тау» численность особей в ценопопуляциях составляла 100 – 200 экз. (Бускунова, 2005).

При анализе пространственно-возрастной структуры ценопопуляций *E. helleborine* выделены два типа макроструктур (клинально-контагиозный и случайный) и два подтипа микроструктур (контагиозный и случайный), в 70 % отмечается случайное распределение особей в пространстве (Фардеева и др., 2011).

По типу возрастного спектра определена жизненность ценопопуляций *E. helleborine*. И.А. Тимченко отмечает, что 75 % исследованных им ценопопуляций были дегрессивными, а 25 % были процветающими и равновесными. М.И. Набиуллин и Г.Н. Бускунова характеризуют ценопопуляции *E. helleborine* на территории БГПЗ как «стареющие» и «зрелые», а на территориях с разной степенью антропогенного воздействия преимущественно как «зрелые».

Считают (Мамаев и др., 2004; Куликов, 2005), что *E. helleborine* полиморфен и требует особого внимания.

Для *E. helleborine* выявлена закономерность в изменчивости признаков (Набиуллин и др., 2007). По данным автора наиболее изменчивыми признаками являются длина соцветия и число цветков, а наименее изменчивые признаки – высота побега, число и длина листьев.

И.В. Татаренко и М.Г. Вахрамеева (1999) *E. helleborine* характеризуют как вид, проявляющий свойства эксплерентов (образование большого числа семян с высокой степенью летучести, вегетативной подвижностью ряда жизненных форм, быстрым прохождением ранних стадий онтогенеза, широкой экологической амплитудой и способностью заселять нарушенные местообитания) и виолентов (образование крупных ценопопуляций, активное вегетативное размножение).

Epipactis helleborine обладает смешанным типом жизненной стратегии – пионерный вид с признаками эксплорента и экотопического пациента (Жирнова и др., 2008).

Для Европы D. Frank и S. Klotz(1990) отмечается, что вид имеет CSR-тип стратегии.

На территории БГПЗ у *E. Helleborine* отмечены проявления таких черт стратегии жизни, как фитоценотическая пациентность (длительное время могут удерживать занятую территорию),эксплорентность. Свойства эксплорентности проявляются в высоком проценте завязывания плодов и встречаемости в нарушенных и вторичных ценозах (Набиуллин, Ишмуратова, 2008).

По данным М.М. Ишмуратовой с соавт. (2010) *E. helleborine* на территории БГПЗ и прилегающих территориях имеет защитную онтогенетическую стратегию.

Г.Н. Бускуновой (2005) отмечается стрессовая онтогенетическая стратегия. Возможно, стрессовая компонента на территории БГПЗ не проявилась вследствие не полного охвата экологического ареала вида.

При усилении стресса происходит сначала ослабление, а затем усиление морфологической интеграции – стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, для *E. helleborine* наиболее выражена стрессовая компонента в стратегии выживания, что соответствует по классификации Раменского-Грайма смешанному стресс-толерантно-рудеральному типу стратегии (Суюндуков, 2011).

И.В. Суюндуков (2011) отмечает, что для *E. helleborine* в целом выявлена дивергентная онтогенетическая тактика как для признаков вегетативной сферы (высота растений, длина и ширина листьев), так и для признаков семенного размножения – длина соцветия и число цветков в соцветии.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ:

2.1. Объект исследований

Дремлик широколистный- наиболее широко распространенный вид рода, встречается в Европе (от Скандинавии и Британских островов до Средиземноморья и Урала), в значительной части Азии (Малая Азия, Иран, Средняя Азия, Сибирь, Монголия, Гималаи), а также в Северной Африке. Дремлик широколистный - один из немногих видов орхидных Старого Света, натурализовавшихся в Северной Америке - США и Канаде.

В России распространен в европейской части от Карелии до Волжско-Донского и Заволжского районов, а в Азиатской части - в Западной и Восточной Сибири до северо-восточного побережья Байкала и Якутии.

Многолетнее корневищное травянистое растение, с побегами, междоузлия которых разновелики (Суюндуков, 2011).

По И.Г. Серебрякову (1962, 1964), дремлик широколистный следует относить к классу наземных травянистых поликарпических растений с ассимилирующими побегами не суккулентного типа, подклассу корневищных многолетников.

Корневище - гипогоеенное, симподиально формирующееся, укороченное плагиотропное. Почки возобновления закладываются в пазухах чешуевидных листьев при основании монокарпического побега. Наиболее развитой оказывается верхняя по положению почка, несущая зачаток генеративного побега. Из нижележащей почки (редко двух) формируются вегетативные побеги неполного цикла развития. Направление роста корневища - поступательное, побеги возобновления, развивающиеся из верхней по положению почки, ежегодно растут в одном направлении (Татаренко, 1996).

Глубина залегания корневища зависит от характера субстрата и поддерживается за счет контрактильной деятельности корней. Корни растут несколько лет, достигая минерального горизонта почвы (длина корней в

среднем 15-17, иногда до 60 см). Одновременно у взрослых особей функционируют около 20-25 корней. От корневища обычно отходит 1 побег.

Стебель - прямой, крепкий, 25-80 (100) см высотой, внизу - голый, вверху - рассеянно опушенный, иногда пурпуровый в нижней части.

Зеленые (срединные) листья в числе 4-10 (12), спирально расположенные, эллиптически-ланцетные, тупые или немного заостренные, 5-10 (12) см длиной, 3-5,5 (8) см шириной. Нижние листья - широкоовальные, яйцевидные, переходящие во влагалище, верхние - яйцевидно-ланцетные, не образующие влагалища. Прицветники - ланцетные, зеленые, нижние - превышающие цветок (Summerhayes, 1951).

Цветки - без запаха, варьируют по окраске от бледных желтовато-зеленых до зеленовато-вишневых. Листочки околоцветника - распростертые, овальные или овально-ланцетные, заостренные, зеленоватые, 1-1,3 см длиной, внутренние немного короче - до 1,1 см, эллиптически-овальные, бледно-зеленые, в нижней половине чаще более или менее окрашенные в розовато-фиолетовый цвет. Губа - 9-11 мм длиной.

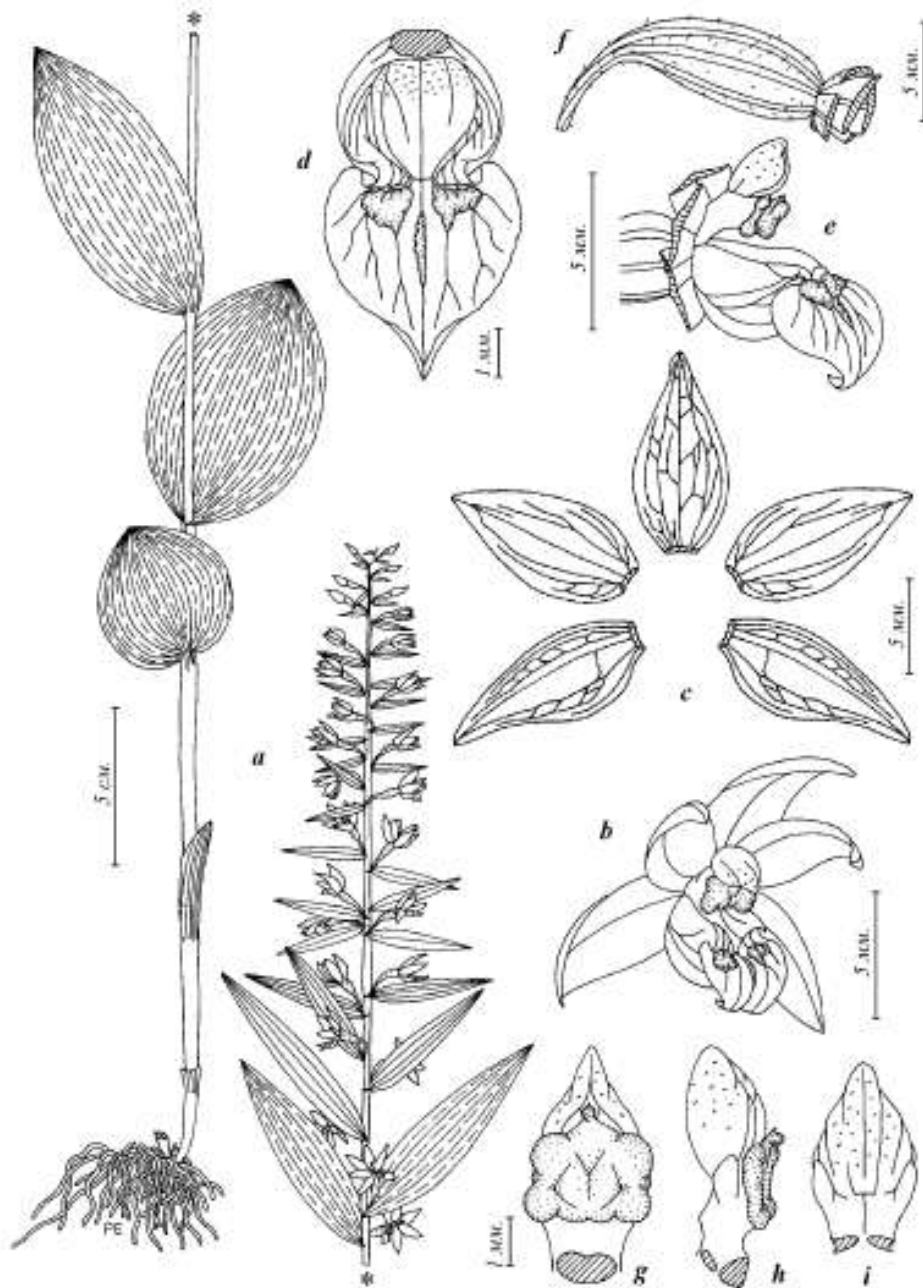


Рис.2. Строение дремлика широколистного(Ефимов, 2004).

Epipactis helleborine (а – цветущее растение; б – цветок; ñ – расправленные листочки околоцветника (без губы); d – губа в расправленном состоянии; e – губа в естественном состоянии; f – центральная часть цветка с губой и колонкой; g – завязь; h – колонка, вид спереди; i – колонка, вид сбоку; j – колонка, вид сзади).

Гипохилий 5-5,5 мм длиной и шириной, округлый, полушаровидно-мешковидный, чашевидно-вогнутый, внутри - голый, красновато-темно-бурый, снаружи - зеленоватый, по краям - зеленовато-беловатый.

Эпихилий - 5-5,5 мм длиной и шириной, широко-сердцевидно-яйцевидный, зеленовато-бледно-фиолетовый, немного заостренный, при основании с двумя гладкими или почти гладкими бугорками. Завязь - голая или слабо опушенная, вместе с цветоножкой 7-9 мм длиной, постепенно сужена к основанию.

Плод - коробочка, повислая, овальная, нередко шестигранная, раскрывается двумя щелями. Семена - мелкие бледно-желтые, 1,2-1,4 мм длиной (Рис.3).

Семена прорастают с помощью грибов, образуя протокорм (микоризом), который находится на значительной глубине, что затрудняет его изучение (Ziegenspeck, 1936).

Протокорм интенсивно инфицируется грибом, каждый год, образуя новые междоузлия, несущие корни и чешуевидные листья, в пазухах которых заложены спящие почки. Отмечено, что протокорм до 7 лет растет моноподиально, а позже - симподиально. На 9-й год после прорастания семени развивается первый надземный олиственный побег. Корневище начинает расти более интенсивно в горизонтальном направлении. В 10-11 лет растение зацветает. К этому возрасту отмирают корни, образовавшиеся первыми (в неблагоприятных условиях это происходит через 3 года) (Ziegenspeck, 1936).

По сведениями V. Summerhayes (1951), от момента прорастания семени до первого цветения происходит не менее 8 лет. После этого растение может цвести ежегодно много лет без перерыва. Дремлик широколистный размножается преимущественно семенным путем. Процент плодообразования в различных частях ареала вида сильно колеблется.

Вегетативное размножение дремлика широколистного может осуществляться путем "деления" и отмирания старого участка корневища при образовании двух и более надземных побегов, но так как расстояние между этими побегами незначительное, то расходятся вновь возникшие особи в стороны очень медленно (Summerhayes, 1951).

Число особей, имеющих более одного побега, в разных частях ареала невысоко (не более 5%), а расстояние между побегами составляет от 0,5 до 1,2 см. В.Г. Собко (1990) отмечает возможность вегетативного размножения этого вида в культуре делением корневища на 2-3 части.

Дремлик широколистный - один из самых поздноцветущих видов наших орхидных. Заканчивается вегетация этого вида в Московской области в конце сентября. Сроки цветения дремлика широколистного в других частях ареала близки к вышеуказанным - в Германии (Ziegenspeck, 1936) конец июня-августа (в тени - до сентября), в Англии (Summerhayes, 1951) - июль - конец августа. К концу вегетации побег будущего года в почке полностью сформирован. Внутривушечное развитие побега происходит в течение трех лет.

Среди дремлик, произрастающих в России, широколистный отличается наибольшей экологической амплитудой. Теневынослив, чаще растет в полутени, хотя может встречаться и на открытых местах, например, на лесных полянах, вырубках, по обочинам дорог. Обычно растет на участках с увлажнением от свежего до влажного, индикатор среднего увлажнения. По отношению к кислотности почв сходен с другими видами дремлик - в основном растет на нейтральных и щелочных почвах, иногда - на слабо кислых, но никогда на очень кислых. Предпочитает почвы, богатые гумусом, средне богатые другими питательными веществами, но может встречаться и на бедных почвах. Растет чаще на тонкоструктурных почвах, но отмечен также и на каменистых и песчаных почвах (Вахрамеева, 1994, Тимченко, 1996).

Дремлик широколистный встречается в широколиственных лесах (буковых, дубовых, грабовых), мелколиственных (березовых, реже - осиновых), смешанных, изредка в хвойных (еловых, пихтовых, сосновых), а также в зарослях кустарников, на лугах. В Эстонии дремлик широколистный встречен нами в коротконожковых березняках с можжевельником, в Калининградской области - в сосновых и смешанных лесах, в Вологодской области - в березняках, осинниках, ольшаниках, в заболоченных сосняках с березой, на опушках и обочинах лесных дорог. На Северном Кавказе (Тебердинский заповедник, Ставропольский край) - в буковых, сосновых и пихтовых лесах. Чаще растет небольшими группами или одиночными растениями, но иногда может образовать и значительные скопления.

Дремлик широколистный образует ценопопуляции с возрастными спектрами двух типов: большей частью (около 80%) - неполночленными (отсутствуют преимущественно ювенильные и имматурные особи или только первые), реже (около 20%) - полночленными. Прцветающие ценопопуляции чаще встречаются в более светлых лесах, нередко - при слабом антропогенном нарушении (Вахрамеева и др., 1996; Вахрамеева и др., 1997).

Дремлик широколистный относится к числу немногих европейских орхидных, которые не только хорошо приживаются во вторичных местообитаниях - в посадках деревьев, на вырубках, обочинах шоссе и железных дорог, но и натурализуются за пределами естественного ареала в США и Канаде, образуя там довольно значительные скопления (Catling, 1983; Brunton, 1986 и др.).

2.2. Методы и категориальный аппарат

В пределах одной ценопопуляции изучались до 30 особей вида находящихся в генеративном состоянии. Если в данной ЦП особей было более 30, то 30 из них изучались, а для остальных учитывалось только количество, если их было менее 30, то изучались все особи в данной ЦП. Для прегенеративных учитывалось только количество особей. При изучении использовали следующие показатели: высота растения, длина соцветия, число листьев, ширину и длину второго листа, число цветков, число плодов.

Также использовали аллометрические показатели: индекс листовой поверхности (ИЛП), рассчитанный через отношение длины побега к длине соцветия, и индекс репродуктивного усилия (ИРУ), который был получен через отношения длины листа к ширине листа.

Проводились геоботанические описания растительных сообществ с участием изучаемого вида, в ходе которых рассмотрены следующие характеристики: средняя высота травостоя (СВТ), общее проективное покрытие (ОПП). Описание растительных сообществ с участием изучаемого вида в пределах пробной площадки размером 1м² проводилось по общепринятым геоботаническим методикам (Браун-Бланке). Использовалась модифицированная бальная шкала обилия видов (Миркин, Наумова, 2012).

Особенности цветения и плодообразования изучали в соответствии с классическими рекомендациями Понамарева А.Н. (1960), Уранова А.А. (1975), Гилярова М.С. (1960), И.Н. Бейдеман (1960, 1974), Фегри и Пэйла (1981), Ходачек Е.А. (1970, 2000), Левиной Р.Е. (1981), Злобина Ю.А. (2009).

Изменчивость морфологии особей в пределах одной ценопопуляции и между ними высчитывалась через коэффициент вариации. Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву (1973): $CV < 10\%$ - низкий, $CV = 11-20\%$ - средний, $CV > 21\%$ - высокий.

Статическая обработка и построение графиков проводилась в MicrosoftOfficeExcel (2010) и STATISTICA6.0. Вычислены средние значения для всех признаков и стандартная ошибка среднего.

Работа выполнена на базе оснащения (компьютеры, микроскопы, программное обеспечение и оптическая техника) сетевой детской эколого-биологической лаборатории РДЭБЦ.

2.3. Краткая характеристика районов исследований

2.3.1. Природно-климатические характеристики Благовещенского района.

Район расположен в центральной части Башкортостана, в пригородной зоне Уфы. Площадь района составляет 2291 км². Граничит на юге с Уфимским и Иглинским, на западе – с Кушнаренковским и Бирским, на севере – с Мишкинским, Караидельским и на востоке – с Нуримановским районами (Фаткуллин, 1994).



Основная часть территории района находится в пределах Прибельской увалисто-волнистой равнины, северо-восточная часть относится к Уфимскому плато. По юго-западной окраине района протекает река Белая, по восточной – река Уфа с притоками Уса и Изяк. В долинах рек, особенно Белой, немало пойменных озёр. Леса занимают 21,2 % территории района. Распространены светло-серые лесные почвы, по долинам Белой и Уфы – почвы речных пойм (Фаткуллин, 1994).

Город Благовещенск и район характеризуются континентальным климатом. Среднегодовая температура 2,5°C, средняя температура января составляет –14,3°C, июля +19,5°C. Минимальная и максимальная температуры –46°C и +40°C. Средне годовое количество

осадков 550-650 мм. На территории города и района преобладают юго-западные ветры (Атлас..., 2005).

2.3.2. Природно-климатические характеристики Ермекеевского района.

Район расположен на юго-западе Республики Башкортостан в междуречье рек Ик — Ря — Стивензья — Кидаш (бассейн реки Кама). На севере территория района граничит с Туймазинским, на юге с Бишбулякским, на востоке — с Белебеевским районами Республики Башкортостан. На западе река Ик отделяет территории района от Оренбургской области и Республикой Татарстан.



Основной климатической особенностью района является его континентальность. Зима холодная, продолжительная и многоснежная с частыми метелями. Лето с обилием солнечного света и тепла, порой сухое и даже жаркое. Переходные сезоны весны и осени короткие, отмечаются поздние весенние и ранние осенние заморозки.

На климат района, с учётом его географического положения, влияют и Атлантический океан, и материк. Первое проявляется в преобладании западного переноса влажных воздушных масс, второе — в увеличении годовых амплитуд температуры воздуха до 33°C, в резких колебаниях её в течении суток, в быстром повышении температуры весной и быстром понижении осенью. Приходящие с Атлантического океана влажные

воздушные массы зимой приносят тепло, летом — прохладу. Вторжение арктического воздуха летом и континентального — из Сибири зимой вызывают резкие похолодания.

На равнинной части района абсолютная амплитуда температуры воздуха измеряется в пределах 84°C . На вершинах и верхних открытых частях склонов она уменьшается до 75°C , в долинах, котловинах она увеличивается до 90°C . Среднемесячная температура самого теплого месяца июля составляет $+19^{\circ}\text{C}$, а самого холодного месяца января — 15°C . Среднегодовая температура равна $+2,3^{\circ}\text{C}$. Абсолютный максимум температуры иногда достигает до $+39^{\circ}\text{C}$, абсолютный минимум (тоже редко) — до -45°C мороза и даже ниже.

ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Популяционные характеристики *Epipactis helleborine*

Ценопопуляция дремлика широколистного в Ермакеевском районе (ЦП 1) обитает в разнотравном березняке с примесью дуба. Сомкнутость крон составляет от 60 до 75 %.

Общее проективное покрытие травостоя составляет 45-55 %. Средняя высота травостоя 40-45 см. Среди травянистых растений доминируют такие виды как земляника зеленая, лабазник вязолистный, сныть обыкновенная, кровохлебка лекарственная, герань лесная, пырей ползучий, кострец безостый, различные виды осок. В целом травянистая растительность довольно характерная для березняков.

Ценопопуляция дремлика широколистного в Благовещенском районе (ЦП 2) обитает на территории детского лагеря. В связи с этим флора здесь сильно изменена. Большая часть ЦП расположена на открытом пространстве а не в лесу, что характерно для экологических особенностей дремлика широколистного. Необходимо отметить, что большинство растений дремлика описаны нами среди культивируемой на территории лагеря спиреи иволистной, где создается достаточное для орхидных затенение. Общее проективное покрытие в таких сообществах достигает 80 %. Ввиду периодического кошения средняя высота травостоя здесь не оценивалась.

Среди травянистых растений здесь доминируют такие виды как пырей ползучий, мятлик луговой, лопух паутинистый, одуванчик лекарственный, крапива жгучая и другие характерные для нарушенных мест обитаний представители флоры.

Небольшой локус ЦП располагается за пределами территории лагеря на опушке широколиственного леса (клен остролистный, дуб черешчатый).

Здесь общее проективное покрытие составляет от 5 до 15 %, а средняя высота травостоя 65-70 см. Видовое разнообразие флоры низкое. Присутствуют такие виды как гравилат городской, первоцвет весенний, пырей ползучий, различные виды осок.

Относительная численность особей дремлика широколистного в ЦП Ермакеевского района составляет 455,5 особей, а относительная плотность здесь 0,058 особей на 1 м².

В ЦП Благовещенского района относительная численность и плотность произрастания особей ниже. Численность составляет 118,9 растений, плотность 0,021 особей на 1 м².

Возрастные спектры обеих ЦП представлены на рис. Стадии проростков нами не выделялись для сохранения структуры популяций. Стадии сенильных и субсенильных особей у орхидных не выделяются, так как это многолетние растения.

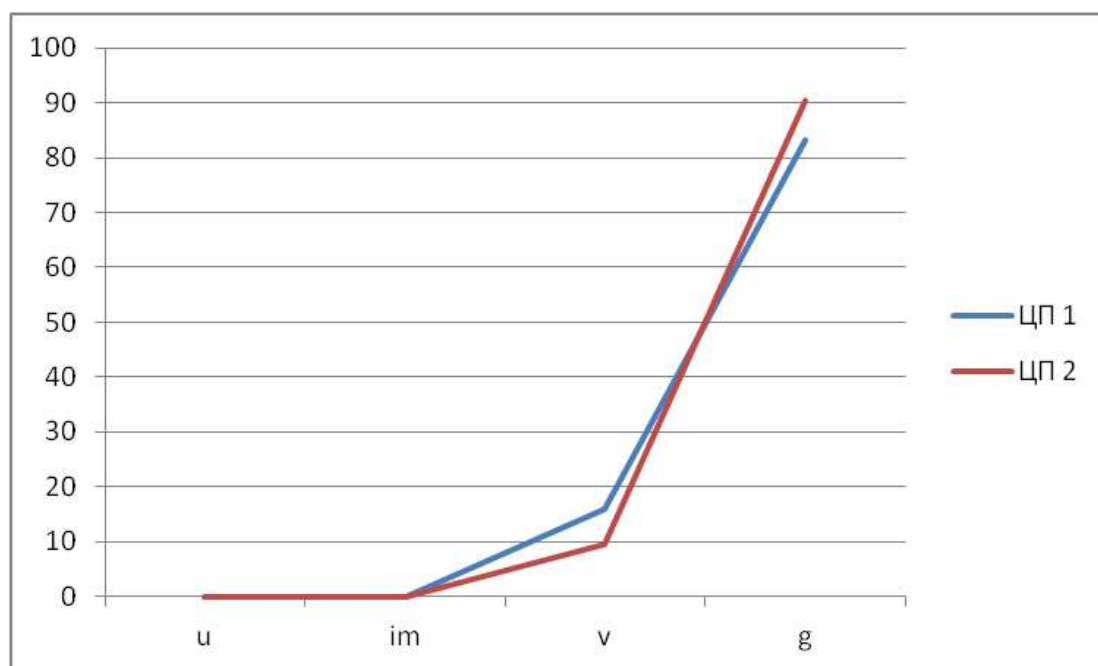


Рис. Примечание: *u* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – вегетивные, *g* – генеративные растения. ЦП 1 – Ермакеевский район, ЦП 2 – Благовещенский район. Доля особей указана в процентах.

В обоих ЦП спектры правосторонние одновершинные со значительным преобладанием генеративных особей. Ювенильных и имматурных растений

нами не обнаружено. Незначительно больше вергинильных особей описано в ЦП Ермакеевского района. Онтогенетический спектр показывает, что обе ЦП являются стареющими.

Индекс виталитета ЦП Ермакеевского района составил 0,84, а индекс виталитета ЦП Благовещенского района 1,16.

Таким образом, изученные ценопопуляции различаются по таким характеристикам как сомкнутость крон, общее проективное покрытие, высота травостоя, видовой состав фитоценозов, численность и плотность произрастания особей, характеру и интенсивности антропогенной нагрузки.

3.2. Антропогенная нагрузка на ценопопуляцию *Epipactis helleborine* в Ермекеевском и Благовещенском районах:

Антропогенная нагрузка – это всегда воздействие, прямо или косвенно производимое на ту или иную геосистему с участием человека (общества). Преобладающая часть воздействий осуществляется с помощью различных технических средств (вспашка земли – плугами на тракторной тяге; загрязнение реки – неочищенными стоками, сбрасываемыми промышленным предприятием и т.д.). Такого рода воздействия (и связанные с ними нагрузки) принято называть антропогенно-техногенными или просто техногенными. Сравнительно небольшой удельный вес имеют чисто антропогенные воздействия (например, вытаптывание людьми почвы и напочвенного покрова, в результате чего образуются тропы, дороги и некоторые площадные нарушения ландшафтов). И, наконец, можно выделить еще один тип воздействий, играющий в ряде районов весьма существенную роль: имеется в виду влияние на природу выпаса скота, что можно назвать антропогенно-зоогенной нагрузкой на ландшафт (Долгушин, 1990).

Все исследования, описанные в этой работе, были проведены на территории детских оздоровительных лагерей, а это значит, что они проходили в экологически чистых районах, что говорит нам об относительно низкой антропогенной нагрузке.



Рис.3 Местообитание ценопопуляции дремлика широколистного в Ермекеевском районе.

В случае обследуемого биотопа в Ермакеевском районе, был сделан вывод о том, что прямая антропогенная нагрузка приближена к нулю. Вытаптывание и воздействие техники минимально, так как место исследования находилось на большом расстоянии от главных троп и дорог. Выпас скота не наблюдается.



*Рис.4 Местообитание
ценопопуляции Epiractis
helleborine в
Благовещенском районе.*

В случае обследуемого биотопа в Благовещенском районе прямая антропогенная нагрузка на порядок выше, по сравнению с Ермакеевским районом. Это связано с тем, что место обитания дремлика широколистного находилось вблизи троп или асфальтированных дорожек. При этом выпаса скота не наблюдалось, а воздействие техники, аналогично другому району, минимально.

3.3. Морфологические особенности ценопопуляции *Epipactis helleborine*

3.3.1. Метрические характеристики

Морфологические особенности ценопопуляций *Epipactis helleborine* изученных в Ермакеевском и Благовещенском районах представлены в таблице 1. В каждом из районов были измерены показатели 30 особей *Epipactis helleborine*. Далее данные были усреднены и приведены в таблице 1.

Таблица 1

Морфологические особенности ценопопуляции *Epipactis helleborine* в Ермакеевском и Благовещенском районах

Признак Значение	ВР	ДС	ДВЛ	ШВЛ	ЧЛ	ЧЦ	ЧП
Среднее значение признака	<u>60,0±2,14</u>	<u>12,6±0,83</u>	<u>9,9±0,33</u>	<u>4,9±0,18</u>	<u>8,6±0,33</u>	<u>15,7±1,27</u>	<u>12,6±1,21</u>
	64,6±3,55	19,7±1,50	8,1±0,31	5,3±0,24	8,1±0,51	32,3±3,08	29,9±3,05
макс	<u>77,3</u>	<u>21,0</u>	<u>14,0</u>	<u>6,9</u>	<u>13,0</u>	<u>27,0</u>	<u>27,0</u>
	96,9	34,5	10,9	7,6	14,0	61,0	60,0
мин	<u>32,0</u>	<u>2,4</u>	<u>7,0</u>	<u>3,0</u>	<u>5,0</u>	<u>4,0</u>	<u>3,0</u>
	28,9	5,0	5,4	2,4	5,0	3,0	0,0
CV, %	<u>19,20</u>	<u>35,40</u>	<u>18,03</u>	<u>19,89</u>	<u>21,00</u>	<u>43,33</u>	<u>51,59</u>
	29,61	41,00	20,40	24,27	24,05	51,33	54,94

Примечание: в числителе указаны значения для Ермакеевского района, в знаменателе для Благовещенского. ВР – высота растения, ДС – длина соцветия, ШВЛ – длина второго листа, ДШЛ – ширина второго листа, ЧЛ – число листьев, ЧЦ – число цветков, ЧП – число плодов.

По показателю высоты растения в обоих изученных ЦП схожи и составляют около 60 см. Как максимальным, так и минимальным значением высоты растения обладает Благовещенский район (97 см и 29 см). Изменчивость при этом в Благовещенском районе находится на высоком уровне (30%), в Ермакеевском же районе этот показатель имеет среднее значение (19%).

Длина соцветия дремлика широколистного в ЦП Благовещенского района (19 см) примерно на 7 см больше, чем в ЦП Ермакеевского района (12 см). Максимальная длина соцветия принадлежит особи Благовещенского района (35 см). Минимальная длина особи в обследуемых ЦП составляет 2,4 см и принадлежит особи Ермакеевского района. Изменчивость и в первом, и во втором районах находится на высоком уровне (35%;41%).

По длине и ширине второго листа показатели Ермакеевского и Благовещенского районов схожи. Средняя длина второго листа составляет 9 см, ширина 5 см. Максимальная длина второго листа наблюдается у особи Ермакеевского района и составляет 14 см. Максимальная ширина второго листа составляет 7,6 см и принадлежит ЦП Благовещенского района. Минимальная длина второго листа принадлежит особи ЦП Благовещенского района (5,4 см). Минимальная ширина второго листа также принадлежит ЦП Благовещенского района и составляет 2,4 см. Показатели изменчивости длины второго листа находятся на среднем уровне (Ермакеевский район - 18%, Благовещенский район 20%). Коэффициент вариации ширины второго листа Ермакеевского района составляет 20%, то есть изменчивость находится на среднем уровне. Коэффициент вариации ширины второго листа Благовещенского района составляет 24%, значит изменчивость находится на высоком уровне.

По показателю числа листов данные ЦП первого района и второго схожи и составляют 8 листов. Максимальным количеством листов обладает особь ЦП Благовещенского района (14 листов). Минимальное количество листов и в первом, и во втором районе равно 4. Показатель изменчивости при этом в Ермакеевском районе (21%) находится на среднем уровне, а в Благовещенском районе (24%) – на высоком.

Среднее число цветков в Благовещенском районе (32), на 17 больше чем в Ермакеевском (15). Как максимальное (61), так и минимальное (3) количество цветков имеют особи ЦП Благовещенского района. Изменчивость

для данного показателя как и в Ермакеевском районе, так и в Благовещенском районе находится на высоком уровне(43%;51%).

Количество плодов в Благовещенском районе (29) на 12 больше, чем в Ермакеевском районе (12). Как максимальное (60), так и минимальное(0) количество плодов имеют особи ЦП Благовещенского района. Коэффициент вариации при этом составил 52 % для Ермакеевского района, 54% для Благовещенского района. Это значит, что и в первом, и во втором районах изменчивость числа плодов находится на высоком уровне.

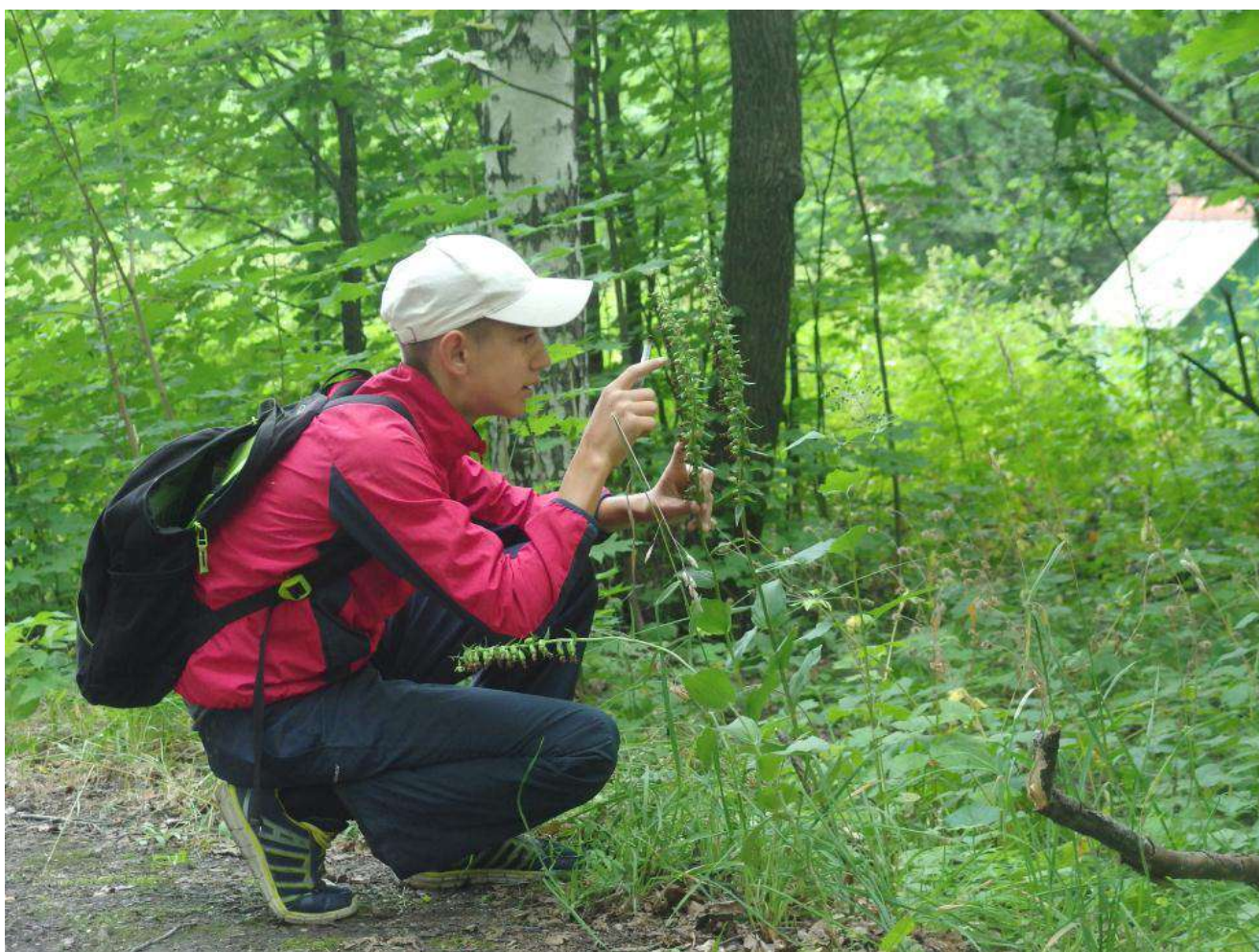


Рис. 5 Подсчет цветков в соцветии дремлика широколистного

3.3.2. Аллометрические показатели и особенности репродуктивной сферы *Epipactis helleborine*.

Аллометрические показатели представлены в виде индекса листовой поверхности (ИЛП), рассчитанный через отношение длины листа к ширине листа, и индекса репродуктивного усилия (ИРУ), который был получен через отношения длины соцветия к длине стебля. Также была высчитана доля плодообразования (ДП) – отношение числа плодов к числу цветков. Расчеты проводились по ранее полученным данным и представлены в таблице 2.

Таблица 2

Аллометрические показатели ценопопуляции *Epipactis helleborine* в Ермекеевском и Благовещенском районах

Показатель	ИРУ	ИЛП	ДП, %
Среднее значение	<u>5,4±0,42</u>	<u>2,1±0,12</u>	<u>79,9±3,39</u>
	3,6±0,20	1,6±0,07	88,8±3,85
Макс	<u>14,8</u>	<u>4,4</u>	<u>100,0</u>
	6,9	2,5	100,0
Мин	<u>3,3</u>	<u>1,1</u>	<u>29,4</u>
	2,5	1,1	0,0
CV, %	<u>41,60</u>	<u>30,11</u>	<u>22,87</u>
	30,51	22,51	23,32

Примечание: в числителе указаны значения для Ермекеевского района, в знаменателе для Благовещенского. ИРУ – индекс репродуктивного усилия, ИЛП – индекс листовой поверхности, ДП – доля плодообразования.

Среднее значение ИРУ Благовещенского района (3,6) меньше значения Ермекеевского района (5,4). Максимальное значение ИРУ принадлежит Ермекеевскому району (14,8). Минимальное значение ИРУ принадлежит Благовещенскому району (2,5). Изменчивость в первом, и во втором районах находится на высоком уровне ($CV > 21\%$) и составляет в среднем 42% для Ермекеевского района, 31% для Благовещенского района.

Различия средних значений индекса листовой поверхности ИЛП Благовещенского и Ермакеевского районов пренебрежимо малы (среднее значение для двух районов (1,8). Максимальным значением ИЛП обладает Ермакеевский район (4,4). Минимальное значение ИЛП для двух районов равны(1,1). Изменчивость и в первом, и во втором районе находится на высоком уровне ($CV > 21\%$) и составляет в среднем 30% для Ермакеевского района, 23% для Благовещенского района.

Среднее значение доли плодообразования Благовещенского района (88%) на 8% больше, чем в Ермакеевском районе (80%), а это значит, что плодообразование в Благовещенском районе выше. Максимальные значения ДП двух районов совпадают и составляют 100%. Минимальным значением ДП обладает Благовещенский район (0,0), то есть плодообразование равняется нулю.

Изменчивость в двух районах приблизительно равна 23% - чуть выше среднего.



*Рис.6
Плодоносящая
особь дремлика
широколистного в
Ермакеевском
районе.*



Рис.7 Цветущая и плодоносящая особи дремлика широколистного в Благовещенском районе.

3.3.3. Измерение семенной продуктивности ценопопуляции

Epipactis helleborine в Благовещенском районе.

Следующая задача в нашем исследовании состояла в измерении семенной продуктивности. Для этого был измерен объем плодов, взятых с верхней части соцветия, средней и нижней. Всего было измерено 30 плодов, данные были усреднены и описаны в таблице 3.

Таблица 3

Объём плодов из различных уровней соцветий в ценопопуляции

Epipactis helleborine в Благовещенском районе (мм³)

Параметр	Верхняя часть соцветия	Средняя часть соцветия	Нижняя часть соцветия	Общее для ЦП
Среднее значение	60,0±0,01	190,0±0,06	290,0±0,09	180,0±0,05
макс	120,0	350,0	590,0	590,0
мин	10,0	100,0	190,0	10,0
CV, %	83,21	41,92	39,05	63,68

Мелкие размеры и высокая гетерогенность семян (даже в пределах одной коробочки) и огромное их число осложняют определение семенной продуктивности орхидей. Связанная с этими фактами трудоемкость имеющихся методик создают дефицит информации о репродуктивном успехе орхидей в разных ценозах и в различных частях ареала. Многие исследования, посвящённые изучению семенной продуктивности орхидей умеренной зоны, не имеют согласованной методики подсчета семян, что часто приводит, к сожалению, к несопоставимости результатов.

Для многих растений определение семенной продуктивности возможно путем прямого подсчета, взвешивания и т.д., однако некоторые растения (в т.ч. и орхидные) производят очень мелкие и микроскопические (по терминологии З.Т. Артюшенко, [3]) семена, размеры которых измеряются миллиметрами и долями миллиметра. Подсчет таких семян очень сложен.

По данным Arditti и Ghani(2000) объем семени *Epipactis helleborine* в среднем составляет 0,0625мм³. Исходя из этого мы рассчитали примерное число семян, которые содержатся в одном плоде. Поделив объём коробочки на объём семени мы получили показатели относительной семенной продуктивности, описанные в таблице 4.

Таблица 4

Относительная семенная продуктивность

Epipactis helleborine в ценопопуляции Благовещенского района

Параметр	Верхняя часть соцветия	Средняя часть соцветия	Нижняя часть соцветия	Среднее для ЦП из расчета на 1 плод	Среднее для ЦП из расчета на 1 особь	Семенная продуктивность всей ЦП
Число семян	960	3040	4640	2880	86102	2583062

Для сравнения представлены различные показатели семенной продуктивности *Epipactis helleborine* по данным других исследователей в таблице 5.

Таблица 5

Семенная продуктивность	Ссылки
Среднее число семян в плоде - 3024 ± 1755,5 в плодах верхней части соцветия - 1155,8±170,1 в плодах средней части соцветия - 2764±665,5 , в плодах нижней части соцветия - 5152±688,9	Vachrameeva et al., 1997, цит. по Vachrameeva et al., 2008 [27]
Количество семян в коробочке - 59635 ± 35	Лысякова, Симагина, 2009
ПСП цветка - 4262 , РСП плода - 3840 , ПСП особи – 158120 , РСП особи – 122022	Хомутовский, 2012
РСП - 3108,0 (2450 – 3992)	Шибанова, Долгих, 2010
РСП плода 2 212±119,9 (1 839-2 778) РСП особи 15 483 Семенная продуктивность ЦП до 1,5 млн.	Кривошеев и др. (2014)

Сравнение относительной семенной продуктивности ценопопуляции *Epiractis helleborine* в Благовещенском районе с данными других исследователей представлены в таблице 6.

Таблица 6

Параметр	Верхняя часть соцветия	Средняя часть соцветия	Нижняя часть соцветия	Среднее для ЦП из расчета на 1 плод	Среднее для ЦП из расчета на 1 особь	Семенная продуктивность всей ЦП
Число семян	960 1155,8±170,1	3040 2764±665,5	4640 5152±688,9	2880 3024 ± 1755,5	86102 ?	2583062 ?

3.4. Заключение.

В заключение хочется сказать о важности сохранения растений любых видов. Особое внимание необходимо уделять исчезающим видам. Дремлик широколистный не является таковым, однако относится к семейству Орхидные, виды которых отличаются уязвимостью к внешнему воздействию. Само семейство Орхидные относится к древнему, оно появилось в поздне меловую эпоху (около 70 миллион лет назад). Исходя из этого, оно вызывает интерес у ботаников, изучающих эволюцию растений, так как по особям данного семейства можно с легкостью проследить приспособления к среде обитания, а значит возможно узнать условия окружающей среды, в которых проживали особи данного семейства.

Дремлик широколистный из-за своей уязвимости занесен в Красную Книгу 9 регионов РФ, в том числе в Красные Книги Республики Бурятия (2013), Республики Крым (2015), Курской области (2013), Липецкой области (2014), Мурманской области (2014), Омской области (2015), Ростовской области (2014), города Севастополь (2016), Ставропольского края (2013).

ВЫВОДЫ

1. Анализируя ценопопуляции Ермакеевского и Благовещенского районов можно сделать вывод, что дремлик широколистный предпочитает участки со средней освещенностью.

2. Высота дремлика широколистного по полученным данным составляет в среднем 60 см. Длина соцветия 15 см. Среднее значение длины второго листа составляет 9 см, ширины – 5 см. Количество листов равняется 8. Наиболее изменчивым показателем является число плодов (CV 52%). Наименее изменчивым – длина второго листа (CV 19%).

3. Дремлик широколистный размножается преимущественно семенами, но может и вегетативно. Семена обладают мелкими размерами (V 0,0625 мм³). Семенная продукция высокая — до 4,5 тыс. семян в плоде, до 40 тыс. — на цветущее растение. Семена отличаются высокой всхожестью (до 80%). Проросток ведет подземный образ жизни, лишь на 9-й год появляется первый олиственный побег, одновременно быстро растет и корневище. На 10 — 11 год после прорастания семени дремлик зацветает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien. New York, 1964. 865 p.
2. Brunton D. The *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Northern Ontario // Can. Field. – Natur, 1986, N 100, N.1. P. 127 – 130.
3. Frank D., Klotz S. Biologisch-oekologische Daten zur Flora der DDR. / Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universitaet, 1990.
4. Аверьянов Л. В. Основные пути морфологической эволюции в семействе *Orchidaceae* // Бот.журн. 1991. Т. 76. N 7. С. 921-935.
5. Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) средней полосы России // Turczaninowia, 2000, 3 (1), с. 30-53.
6. Аверьянов Л.В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России //Turczaninowia. – 2000. – В. 1. – Т. 3. – С. 30-53.
7. [Артюшенко З.Т. Атлас описательной морфологии высших растений // Семя. Л. Наука. 1990. 204 с.](#)
8. Атлас Республики Башкортостан. Уфа, 2005. С. 18.
9. Балаханова Н.С. Особенности ценопопуляций Дремлика широколистного на юго-западе города Москвы // Вест. Тверск. гос-ого ун-та. 2007. Сер. Биология и экология. № 7(35). С. 23-27.
- 10.Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 156 с.
- 11.Бускунова Г.Н. Онтогенетические тактики и стратегии выживания *Epipactishelleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) в условиях стресса // Популяции в пространстве и времени: Сб. материалов VIII Всерос. популяц. сем., 11-15 апреля 2005, Нижний Новгород. Н.Новгород, 2005. С 40 – 41.

- 12.Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род Дремлик // Биол. флора Московской области. М., 1997. Вып. 13. С. 50-87.
- 13.Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Загульский М.Н., Блинова И.В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 35-43.
- 14.Вахрамеева М.Г., Длусский Г. М. Строение цветков трех видов *Campanula* как адаптация к ценобитическому окружению // Журн. общ.биол. 1994. Т. 55, № 3. С. 271-284.
- 15.Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75-82.
- 16.Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евроазиатских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1994. Вып. 4. С. 75-82.
- 17.Галкина М. А., Орхидные Московской области и некоторые проблемы их охраны // Вест. Тверск. гос-ого ун-та. 2007. Сер. Биология и экология. № 7(35). С. 101-107.
- 18.Галушка Е.С., Середа М.М. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae низкогорной части бассейна р. Белой (Северо-Западный Кавказ) // Материалы IX Международной конференции (26 – 30 сентября 2011г.) – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 120 – 123.
- 19.Ефимов П.Г. Род *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) на территории России // *Turczaninowia*, 2004 7 (3). С. 8 – 42.

20. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3 – 7.
21. Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. Миасс, 1999 б. С. 141-160.
22. Жирнова Т.В., Гайсина Р.К., Мартыненко В.Б. Особенности биологии *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике (Южный Урал) // Природный комплекс Южно-Уральского государственного природного заповедника и сопредельных территорий / Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. Вып. 1. Уфа: Принт, 2008. С. 254 – 261.
23. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
24. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Монография. Сумы, Университетская книга, 2009. 263 с.
25. Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа. Гилем, 2010. 176с.
26. Красная Книга Республики Башкортостан. Том 1: Растения и грибы (Второе издание). Уфа: МедиаПринт, 2011. 384 с.
27. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.
28. [Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. // М.: Наука. 1981. 96 с.](#)
29. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004г. – 123с.

30. [Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана // Екатеринбург. 2004. 124 с.](#)
31. Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с.
32. Миркин Б.М. «Что такое растительные сообщества». М.: Наука, 1986. 164 с.
33. Миркин Б.М. Основы фитоценологии. Уфа, 1986. С. 13 – 18.
34. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 128-155 с.
35. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности.-М.: Логос, 2002. с. 221.
36. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М., 2001. 264 с.
37. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1979. 212 с.
38. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 222 с.
39. [Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых корневищных видов семейства Orchidaceae на охраняемых \(Башгосзаповедник\) и сопредельных территориях: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Пермь. 2008, 16 с.](#)
40. Набиуллин М.И. Эколого-биологические особенности и состояние ценопопуляций редких видов орхидных (Orchidaceae) в Башкирском государственном природном заповеднике : Автореф. дис...канд. биол. наук. Пермь, 2008.
41. Набиуллин М.И., Ишкинина Р.М., Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Изменчивость структуры побега как показатель репродуктивной

- стратегии у Орхидных различных жизненных форм // Вест. Тверск. гос-ого ун-та. 2007. Сер. Биология и экология. № 8(36). С. 32-34.
42. Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М. Стратегии жизни видов рода *Cypripedium* и *Epipactis* на популяционном и организменном уровнях // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: Сборник научных трудов. Вып.3. Уфа: Информреклама, 2008. С. 79 – 90.
43. [Набиуллин М.И., Ишмуратова М.М. Стратегии жизни видов рода *Cypripedium* и *Epipactis* на популяционном и организменном уровнях // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Вып. 3. Уфа, Информреклама, 2008. С. 79-92.](#)
44. Пономарев, А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.;Л., 1960 - Т. 2. - С. 9-19.
45. Пучнина Л.П., Баталов А.Е. Охраняемые Орхидеи Архангельской области // Вест. Тверск. гос-ого ун-та. 2007. Сер. Биология и экология. № 8(36). С. 93-96.
46. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений. М.; Л.: Полевая геоботаника. 1964. Т.3. 562 с.
47. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов.наука. 1952. 391 с.
48. Стецук Н.П. Орхидные на охраняемых природных территориях Южного Приуралья // Вест. Тверск. гос-ого ун-та. 2007. Сер. Биология и экология. № 8(36). С. 133-137.
49. Суюндуков И.В. Онтогенетические тактики и стратегии, антропотолерантность видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной

- конференции (26 – 30 сентября 2011г.) – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 379 – 384.
50. Суюндуков И.В. Устойчивость некоторых видов семейства *Orchidaceae* к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, Т. 13 № 5 (3), 2011. С. 108 – 112.
51. Тарасов В.В., Барановский Б.А., Манюк В.В., Александрова А.А. Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26 – 30 сентября 2011г.) – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 391 – 395.
52. Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. Жизненные стратегии наземных евроазиатских орхидных // Охорона і культивування орхідей: Матеріали міжнародної наукової конференції (Київ, вересень 1999 р.). Київ: наук. думка, 1999. С. 82-83.
53. [Татаренко, И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны // М.: Аргус. 1996. 207с.](#)
54. Тимченко И.А. Структура ценопопуляций видов трибы Neottieae Lindl. (Orchidaceae Juss.) флоры Украины і тенденції зміни в умовах синантропізації. Автореф. дис. канд. біол. наук. Київ, 1996. 21 с.
55. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.
56. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Пространственно-возрастная динамика популяций корневищных орхидей // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26 – 30 сентября 2011г.) – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 442 – 447.
57. Фаткуллин Р.А. Природные условия Башкортостана. Уфа, 1994. 176 с.

58. Фегри К., Пэйл ван дер Л. Основы экологии опыления. М. 1982. С. 254-318.
59. Шибанова Н.Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала // Бот.журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1354-1368.
60. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/121.html>
61. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/249.html>
62. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/122.html>
63. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/220.html>
64. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/254.html>
65. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/207.html>
66. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/248.html>
67. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/241.html>
68. <http://www.plantarium.ru/page/redbook/id/129.html>
69. <http://ermekeevsky-raion.ru/ermekeevskij-rajon/>
70. <http://flower.onego.ru/orchid/epipact.html>