Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 242–254.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 242–254.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 581.9
EDN: EWTPGH
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254

Мониторинг состояния ценопопуляций *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в заповедниках горно-лесной зоны Республики Башкортостан

Миляуша Шарифулловна Барлыбаева[1], **Майя Мунировна Ишмуратова**[2, 3], **Айрат Римович Ишбирдин**[2]

[1] Южно-Уральский государственный природный заповедник, Республика Башкортостан, Россия
[2] Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия
[3] Башкирский государственный природный заповедник, Республика Башкортостан, Россия
Автор, ответственный за переписку: Миляуша Шарифулловна Барлыбаева, mil.barlybaeva@yandex.ru

Аннотация. Приводятся итоги долгосрочного мониторинга ценопопуляций Cephalanthera rubra (L.) Rich. (сем. Orchidaceae) на территориях двух особо охраняемых природных территориях Республики Башкортостан: в Южно-Уральском государственном природном (2005–2023 гг.) и в Башкирском государственном природном (1986–2007 гг.) заповедниках. Изученные ценопопуляции малочисленны. Усредненный возрастной спектр вида в заповедниках правосторонний (в ЮУГПЗ j-3.1:im-6.3:v-38.9:g-50.9; в БГПЗ j-1:im-5:v-60:g-34), в большинстве лет с отсутствием ювенильных и имматурных особей. Флуктуациям подвержены популяционные характеристики – численность, плотность, соотношение возрастных групп, жизненность (виталитетный тип популяций). В онтогенетической стратегии вида наблюдается сочетание стрессовой (снижение уровня морфологической интеграции в развитии растений) и защитной (возрастание интеграции) составляющих, соответствующих стресс-толерантно-рудеральной эколого-ценотической стратегии (SR) вида, усиливающейся на краю географического ареала.

Ключевые слова: заповедник, мониторинг, охрана, популяции, Республика Башкортостан

Для цитирования: Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Мониторинг состояния ценопопуляций *Cefhalanthera rubra* (L.) Rich. в заповедниках горно-лесной зоны Республики Башкортостан // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 242–254. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254.

Финансирование: по теме «Изучение распространения и состояние ценопопуляций орхидных в Южно-Уральском государственном природном заповеднике»; по теме 1-22-7-1 «Изучение естественного хода природных процессов и явлений, изменений экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов на территории Башкирского заповедника» на основе программы Летописи природы Башкирского государственного заповедника; а также в рамках тем научной школы «Разнообразие, популяционные и онтогенетические механизмы устойчивости, охрана, воспроизводство и рациональное использование растительных ресурсов» Уфимского университета науки и технологий.

BOTANY

Original article

Monitoring of the state of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the reserves of the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan

Milyausha Sh. Barlybaeva[1], **Maya M. Ishmuratova**[2, 3], **Airat R. Ishbirdin**[2]

[1] South Ural State Nature Reserve, Republic of Bashkortostan, Russia
[2] Ufa University of Science and Technology, Russia
[3] Bashkir State Nature Reserve, Republic of Bashkortostan, Russia
Corresponding author: Milyausha Sh. Barlybaeva, mil.barlybaeva@yandex.ru

Abstract. The article presents the results of long-term monitoring of cenopopulations of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the territories of two specially protected natural areas Republic of Bashkortostan - in the South Ural State Nature Reserve (2005-2023) and in the Bashkir State Nature Reserve (1986-2007). The

© Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р., 2026

studied cenopopulations are few in number. The average age spectrum of the species in the reserves is right-sided (in the Southern Federal District j-3.1:im-6.3:v-38.9:g-50.9; in the BGPZ j-1:im-5:v-60:g-34), in most years with the presence of juvenile and immature individuals. Population characteristics are subject to fluctuations – the number, density, ratio of age groups, vitality (vital type of populations). In the ontogenetic strategy of the species, there is a combination of stress (a decrease in the level of morphological integration in plant development) and protective (an increase in integration) components corresponding to the stress-tolerant-ruderal ecological-cenotic strategy (SR) of the species, which increases at the edge of the geographical range.

Keywords: nature reserve, monitoring;, protection, populations, Republic of Bashkortostan

For citation: Barlybaeva M. Sh., Ishmuratova M. M., Ishbirdin A. R. [Monitoring of the state of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the reserves of the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 242-254. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254.

Financing: this work was carried out as part of the project "Study of the distribution and status of orchid coenopopulations in the South Ural State Nature Reserve" and project 1-22-7-1 "Study of the natural course of natural processes and phenomena and ecosystem changes driven by natural and anthropogenic factors within the Bashkir Nature Reserve"—based on the "Chronicle of Nature" program of the Bashkir State Nature Reserve—as well as within the framework of the research school "Diversity, population and ontogenetic mechanisms of resilience, conservation, reproduction, and rational use of plant resources" at the Ufa University of Science and Technology.

Введение

Cephalanthera rubra (L.) Rich. включен в Красный список МСОП сосудистых растений Европы [Bilz. et al., 2011] с категорией LC (Least Concern), т.е. «вызывающие наименьшие опасения» и внесен в Приложение II конвенции СИТЕС. Внесен в Перечень Красной книги Российской Федерации [2008] с категорией редкости 3, в Красную книгу Республики Башкортостан (РБ) [2021] и в Красную книгу Республики Татарстан [2016] с категорией редкости 2.

Крайне редкий вид Южного и Среднего Урала, встречается в основном рассеянно с невысокой численностью популяций, по склонам речных долин на западном макросклоне Среднего и Южного Урала [Мамаев и др., 2004].

В Республике Башкортостан *Cephalanthera rubra* охраняется на территории всех трех заповедников – Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ), Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ) и государственного природного биосферного заповедника «Шульган-Таш» [Красная книга РБ, 2021]. Практически все ценопопуляции *C. rubra* в заповедниках РБ представлены малым числом популяций [Ишмуратова и др, 2010, 2024; Барлыбаева, Ишмуратова, 2017].

На территории двух заповедников РБ в БГПЗ и ЮУГПЗ проводятся долгосрочные мониторинговые исследования ценопопуляций *C. rubra*. К настоящему времени «анализ жизнеспособности популяции» («*PVA- population viability analysis*» в англоязычной литературе) получил широкое распространение и базируется на изучении широкого спектра характеристик исследуемого вида [McCarthy et al., 2001; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Jacquemyn et al., 2007; Ишмуратова и др., 2020]. Долгосрочные мониторинговые исследования с редкими видами растений, проводимые нами в заповедниках РБ, позволяют провести анализ состояния ценопопуляций, выявить потенциал жизнеспособности, прогнозировать возможные пути развития ценопопуляций на фоне изменения факторов среды и разработать меры их охраны [Барлыбаева и др., 2018].

Цель исследования – изучить динамику возрастной структуры и демографических характеристик, онтогенетическую стратегию, влияние погодно-климатических условий на жизненность особей в ценопопуляциях при проведении мониторинговых исследований.

Объекты и методы исследования

Cephalanthera rubra (L.) Rich. – многолетнее травянистое растение, короткокорневищной жизненной формы, преимущественно размножается семенами [Татаренко, 1996]. Прорастание семян и подземное развитие протокорма осуществляется при наличии симбиотрофных грибов [Татаренко, 1996]. Первый надземный побег в виде ювенильного растения появляется через 3–4 года после прорастания семян [Summerhayes, 1951]. Зацветает через 15 лет после прорастания семени. Цветет в июне-июле (Красная книга РБ, 2021). Обладает способностью к длительному (до 20 лет) вторичному покою [Жирнова, 2003; Мамаев и др., 2004; Барлыбаева, 2016].

Долгосрочный мониторинг популяций *C. rubra* в Республике Башкортостан проводили в двух особо охраняемых природных территориях (ООПТ) федерального значения: Южно-Уральском государственном природном заповеднике и Башкирском государственном природном заповеднике (табл. 1).

На территории ЮУГПЗ мониторинговые исследования вели по единым методикам [Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Методика…, 2020] в течение 19 лет в ценопопуляциях 1 и 2 (далее – ЦП1 и

ЦП2). В БГПЗ с использованием различных методик мониторинговые исследования проводили с 1986 по 2007 гг. в одной ценопопуляции (далее ЦП3) [Жирнова, 1999; 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др. 2010].

Таблица 1

Характеристики местообитаний популяций *Cephalanthera rubra* на Южном Урале на ООПТ (Республика Башкортостан, Россия)

[Habitat characteristics of Cephalanthera rubra populations in the Southern Urals in protected areas (Republic of Bashkortostan, Russia)]

Параметр	Южно-Уральский государственный природный заповедник		Башкирский государственный природный заповедник
ЦП; годы; площадь популяции ($м^2$); координаты местонахождения	ЦП1; 2005-2023гг.; 225 $м^2$; (54.114531ºN 57.374127ºE)	ЦП2; 2005-2023 гг.; 100 $м^2$; (54.122435ºN 57.425863ºE)	ЦП3; 1994,1995,1997, 2000, 2001, 2003, 2004; на площади 20 $м^2$
Физико-географическая характеристика [Ишмуратова и др, 2010; Позднякова и др., 1989; Флора и растительность …, 2008]	Расположен в центральной и наиболее высокой зоне Южного Урала. Почти 90% территории заповедника покрыты лесами. Климат заповедника характеризуется как умеренно-континентальный. В схемах климатического районирования страны, заповедник находится на юго-восточной окраине атлантико-континентальной лесной климатической области. По термическим условиям климат заповедника в целом характеризуется как умеренно холодный. Среднемесячные температуры июля и января соответственно +17.0ºС и –15.8ºС. В год выпадает 667 мм осадков		Расположен в горно-лесной зоне Урал-Тауской провинции. Более 80 % площади занимают леса, также распространены послелесные луга и степи. Климат заповедника континентальный, здесь наблюдается довольно резкий температурный режим. Для территории заповедника свойственны поздневесенние и раннелетние заморозки, которые вновь начинаются с середины августа. Среднемесячные температуры июля и января соответственно +13.0ºС и –16.0ºС. В год выпадает 530 мм осадков
Сомкнутость крон, проективное покрытие.	сомкнутость древостоя: 0.3–0.4; проективное покрытие: 20–30%	сомкнутость древостоя: 0.3–0.4; проективное покрытие: 20–30%	сомкнутость древостоя: 0.7–0.8; проективное покрытие: 20–30%
Местообитание, воздействия	центральная, крутая, местами каменистая часть склона, юго-восточный экспозиции, крутизна склон 40–45%, горно-лесные серые почвы, Оптимальные условия; рекреационные воздействия отсутствуют	крутая нижняя часть склона, юго-восточный экспозиции, крутизна склон 45–50%, горно-лесные серые почвы, Наблюдается вымывание верхних слоев почвы, при сильных осадках, т.е. условия становится неблагоприятными	отвалы пород старого хромитового рудника, крутизна склона 40–45%, Маломощные примитивные почвы с отсутствием горизонта А

Учет динамики численности и возрастных спектров *C. rubra* в БГПЗ вели с 1986 по 2007 г. [Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005], в ЮУГПЗ с 2005 по 2024 г. Популяционные исследования проводили в соответствие с имеющимися методиками [Ценопопуляции…, 1988]. Счетной единицей при проведении ценопопуляционных исследований являлся надземный побег. Рассчитывали следующие популяционные индексы: индекс восстановления [Глотов, 1998], индекс популяционного оптимума [Работнов, 1950]. Оценка виталитета ЦП (*IVC*) проведена по размерному спектру особей [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б]. Для оценки виталитетного типа ценопопуляций, степени их процветания и депрессивности ценопопуляции использовали соотношение групп особей разной жизненности (*a, b, c*) и индекс I_Q [Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005].

Онтогенетические стратегии видов выявляли по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по усредненному коэффициенту детерминации (R^2m) для всех пар признаков морфологической структуры [Ростова, 2002] в ряду ухудшения условий роста [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б]. Градиент ухудшения условий роста выстраивали по показателям индекса виталитета ЦП по размерному спектру особей (*IVC*).

Первичный материал обрабатывали вариационно-статистическими методами в программе Excel for Windows [Microsoft Office 2010] и с использованием пакета программ STATISTICA [10.0.228.2].

Результаты

Мониторинг демографических характеристик. Демографические характеристики в исследованных ценопопуляциях (ЦП1, ЦП2 и ЦП3) низкие, представлены флуктуациями, которые в основном связаны с изменениями погодных условий.

На территории ЮУГПЗ в исследованных ЦП особи *C. rubra* распределены случайно и с невысокой численностью от 1 до 140 надземных побегов (табл. 2). Плотность особей на учетных площадках по го-

дам варьирует в пределах от 1 до 13 надземных побегов на 1 м^2. В большинстве лет исследований выявлено отсутствие особей ювенильных и имматурных возрастных состояний в ценопопуляциях.

Таблица 2

Результаты мониторинга демографических характеристик ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в ЮУГПЗ (2005-2023 гг.)

[The results of monitoring the demographic characteristics of *Cephalanthera rubra* cenopopulations in the Southern Federal District (2005-2023)

Годы исследования	Всего, надземных побегов, шт.	Возрастные группы, %				Плотность, надземных побегов на 1м²	*I*в	*I*и.о.
		j	*im*	*v*	*g*			
ЦП 1								
2005	16	0	0	38.0	62.0	9	0.37	0.63
2006	12	0	0	66.0	34.0	7	0.6	0.40
2007	15	0	0	20.0	80.0	7	0.20	0.80
2008	22	0	9.0	27.2	63.6	4	0.40	0.60
2009	17	0	5.0	36.0	59.0	8	0.40	0.60
2010	9	0	0	33.3	66.6	4	0.30	0.70
2011	0	0	0	0	0	-	-	-
2012	0	0	0	0	0	-	-	-
2013	0	0	0	0	0	-	-	-
2014	48	0	6.2	18.8	75.0	7	0.20	0.80
2015	45	18.0	12.0	44.0	26.0	6	0.70	0.30
2016	9	0	0	56.0	44.0	2	0.60	0.40
2017	39	0	5.1	51.2	43.5	7	0.60	0.40
2018	32	0	9.3	31.2	59.3	3	0.40	0.60
2019	14	0	0	78.5	21.5	2	0.70	0.30
2020	33	3.0	18.1	18.1	60.6	9	0.30	0.70
2021	20	0	0	55.0	45.0	3	0.55	0.45
2022	28	0	0	67.9	32.1	3	0.60	0.40
2023	28	0	3.5	14.3	82.2	5	0.10	0.90
ЦП 2								
2005	62	0	0	40.3	59.6	9	0.40	0.60
2007	140	0	0.7	48.6	50.7	13	0.50	0.50
2008	73	0	1.3	56.2	42.4	12	0.60	0.40
2009	18	0	12.0	52.0	36.0	6	0.60	0.40
2010	19	0	5.2	10.2	84.2	8	0.10	0.90
2011	0	0	0	0	0	-	-	-
2012	0	0	0	0	0	-	-	-
2013	0	0	0	0	0	-	-	-
2014	53	0	3.7	35.8	60.4	6	0.40	0.60
2015	36	8.3	8.2	67.0	17.0	3	0.80	0.20
2016	17	0	0	41.2	58.8	3	0.40	0.60
2017	44	0	2.2	70.4	27.2	6	0.70	0.30
2018	12	0	16.6	75.0	8.3	2	0.90	0.10
2019	1	0	0	1	0	1	-	-
2020	5	0	0	60.0	40.0	2	0.60	0.40
2021	0	0	0	0	0	-	-	-
2022	11	0	36.3	63.6	0	1	1.00	0.00
2023	4	0	0	75.0	25.0	3		

Наибольшая численность и плотность особей отмечена в ЦП2 в 2007 г. – до 140 надземных побегов (табл. 2), где в период вегетации *C. rubra* были отмечены относительно теплые и влажные дни. С 2008-2009 гг., в период вегетации особей, отмечено уменьшение количества осадков и постепенное снижение численности и плотности надземных побегов в ценопопуляциях. Лето 2010 г. было аномально жарким и сухим, после чего растения ушли во вторичный покой, длившийся несколько лет с 2011 по 2013 гг. во всех изученных ЦП. Наблюдаемые 2011-2013 гг. характеризовались недостаточной влажностью почвы весной и летом, также холодными и малоснежными зимами. В последующие 2014–2015 гг. численность особей *C. rubra* сравнительно выросла, в этот период наблюдалось увеличение количества осадков, в 2016 г. количество осадков уменьшилось, соответственно отмечали снижение численности надземных побегов в ценопопуляциях. В последующие годы (2017–2023 гг.) также происходила флуктуация численности и плотности особей в зависимости от количества осадков в период вегетации. На сегодняшний день отмечается тенденция уменьшения численности и плотности надземных побегов в ценопопуляциях.

Индекс восстановления в изученных ценопопуляциях варьирует по годам от высокого (0.1) до низкого (1.0) (табл. 2). Значения индекса популяционного оптимума (*I* и.о.) на территории ЮУГПЗ изменяются в пределах от 0.1 до 0.9. Наименьшие значения отмечены для ЦП1в 2015 и 2019 г., доля генеративных особей составляла до 0.3. В ЦП2 в 2015, 2017–2019 гг. отмечены самые низкие показатели индекса популяционного оптимума (*I* и.о.) от 0.0 до 0.3. В остальные годы исследований в обеих ценопопулциях отмечены высокие показатели индекса популяционного оптимума – 0.4–0.9.

В БГПЗ численность ЦП *C. rubra* за годы наблюдений колебалась от 27 до 84 надземных побегов [Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др., 2010]. Динамика популяционных характеристик представлена в табл. 3.

Таблица 3

Динамика численности и возрастной структуры ценопопуляции *Cephalanthera rubra* в БГПЗ (1986–2007 гг.)

[Dynamics of the number and age structure of the cenopopulation of *Cephalanthera rubra* in the BGPP (1986-2007)

Год наблюдений	Общая численность, шт.	Число вегетативных побегов,		Число генеративных побегов,		Плотность, шт. /м²	
		шт.	%	шт.	%	средняя	максимальная
1986	41	33	80.5	8 (0)*	19.5	2.05	12
1989	69	40	58.0	29	42.0	3.45	15
1990	77	37	48.1	40 (13)	51.9	3.85	15
1991	37	18	48.6	19 (1)	51.4	1.85	9
1992	50	47	94.0	3 (0)	6.0	2.50	7
1993	66	56	84.8	10 (2)	15.2	3.30	9
1994	87	64	73.6	23 (0)	26.4	4.35	14
1995	61	33	54.1	28 (10)	45.9	3.05	9
1997	84	49	58.3	35 (7)	41.7	4.20	9
1998	27	13	48.1	14 (1)	51.9	1.35	6
2000	57	37	64.9	20 (6)	35.1	2.85	7
2001	53	33	62.3	20 (6)	37.7	2.65	7
2002	51	42	82.4	9 (2)	17.6	2.55	7
2003	57	-	-	-	38.6	-	-
2004	64	-	-	-	45.3	-	-
2005	53	43	81.0	14 (2)	19.0	2.30	7
2006	68	58	85.3	19 (4)	14.7	3.00	7
2007	83	60	72.3	27 (6)	27.7	4.20	12

Примечание: *в скобках указано число генеративных побегов с плодами. [Сведения по: Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др., 2010].

В БГПЗ максимальная численность популяции *C. rubra* отмечена во влажный и теплый вегетационный сезон 1994 г., минимальная – в жаркое и засушливое лето 1998 г. Отрицательно сказался на численности популяции и аномально малоснежный период в начале зимы 1997–1998 гг. при сильных морозах до минус 30–32ºС. Из 84 растений *C. rubra*, зафиксированных в 1997 г., 28 экз. (33.3%) в 1998 г. перешли в состояние вторичного покоя, 34 экз. (40.5%) не появлялись над поверхностью почвы с 1998 по 2002 г. [Жирнова, 2003].

Усредненный возрастной спектр *C. rubra* на ООПТ РБ представлен на рис. 1. В целом наблюдается правосторонний возрастной спектр, где высокую долю составляют виргинильные и генеративные особи, в ЮУГПЗ (*j*-3.1:*im*-6.3:*v*-38.9:*g*-50.9) и БГПЗ (*j*-1:*im*-5:*v*-60:*g*-34). В большинстве лет исследований на охраняемых территориях РБ в ЦП *C. rubra* наблюдается неполночленный возрастной спектр с отсутствием ювенильных и имматурных особей.

Оценка жизненности и виталитетного типа ЦП. Характеристики жизненности и виталитетного типа ценопопуляций *C. rubra* в заповедниках РБ по годам наблюдений представлены в табл. 4. Оценку жизненности особей в ценопопуляциях проводили по индексу виталитета *(IVC),* рассчитанного для каждой ЦП в ряду лет наблюдений.

Анализ показал, что для ЦП *C. rubra* в ЮУГПЗ наиболее благоприятными для роста растений оказались 2005, 2007, 2017 гг. (*IVC* от 1.01 до 1.06), в эти же годы отмечается процветающий виталитетный тип ЦП. Неблагоприятные условия для роста растений *C. rubra* оказались 2014, 2015, 2018, 2021 и 2023 гг., где отмечена низкая жизненность особей в ЦП (*IVC* - 0.87 и 0.99), по виталитетному типу ЦП относятся к депрессивному. В 2008 г. *IVC* составляло – 1.0, по виталитетному типу ЦП относится к равновесному типу ЦП (табл. 4).

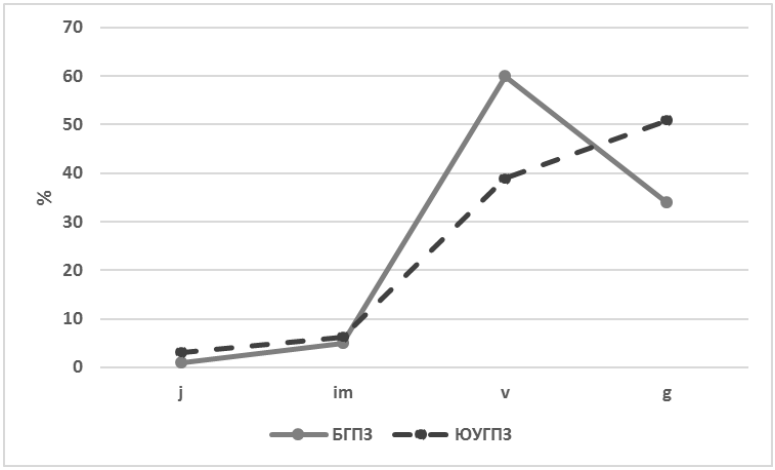


Рис. 1. Усредненные возрастные спектры ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в заповедниках Республики Башкортостан

[Average age spectra of *Cephalanthera rubra* cenopopulations in the reserves of the Republic of Bashkortostan]

Таблица 4

Жизненность и виталитетный тип ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в ЮУГПЗ и БГПЗ

[Vitality and vitality type of *Cephalanthera rubra* co-populations in the South Ural State Nature Reserve and the Bashkir State Nature Reserve]

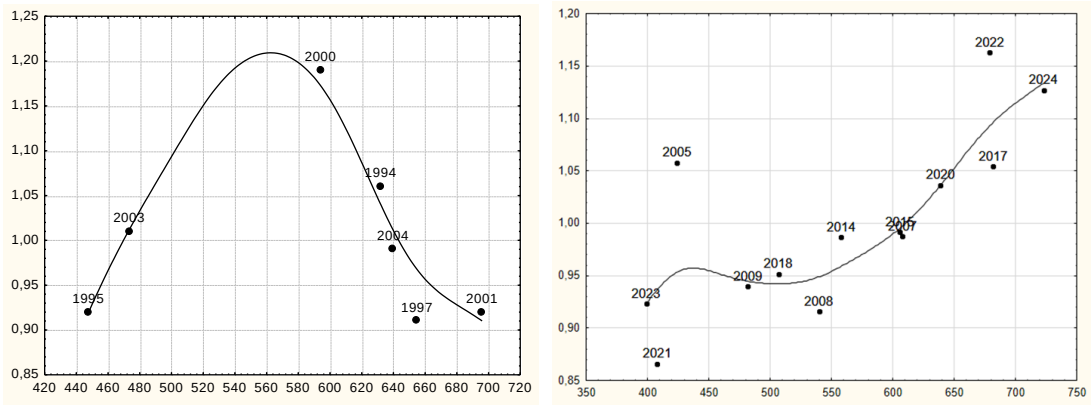
Год наблюдения	*IVC*	Доля генеративных особей по классам виталитета, %			*I*Q	Виталитетный тип ценопопуляции
		a	*в*	*c*		
ЮУГПЗ (ЦП1)						
2014	0.97	18.7	46.8	34.3	0.95	депрессивная
2015	0.99	25.0	37.5	37.5	0.83	депрессивная
2018	0.95	25.0	33.3	41.6	0.70	депрессивная
2021	0.87	71.4	14.2	14.2	0.19	депрессивная
2023	0.92	72.7	18.1	9.0	0.18	депрессивная
2008	1.0	16.6	58.3	25.0	1.0	равновесная
2005	1.06	30.0	40.0	30.0	1.1	процветающая
2007	1.01	50.0	25.0	25.0	1.5	процветающая
2017	1.05	37.2	31.2	31.2	1.04	процветающая
БГПЗ						
1997	0.91	12.5	53.1	34.4	0.83	депрессивная
2001	0.92	17.6	47.1	35.3	0.92	депрессивная
1995	0.92	13.0	52.2	34.8	0.78	депрессивная
2004	0.99	25.9	48.1	25.9	1.43	процветающая
2003	1.01	21.1	47.4	31.6	1.08	процветающая
1994	1.05	43.5	26.1	30.4	0.94	процветающая
2000	1.19	46.7	33.3	20.0	2.00	процветающая

Примечание: жизненность и виталитетный тип ЦП *C. rubra* на территории ЮУГПЗ даны на примере ЦП 1.

Расчеты *IVC* произведены для популяции *C. rubra* в БГПЗ по данным семи лет (1994, 1995, 1997, 2000, 2001, 2003, 2004 гг.), в которые получены наиболее полные биоморфологические характеристики особей (табл. 4). В БГПЗ наиболее благоприятным для роста растений оказался 2000 г. В этом году показатель *IVC* самый высокий (*IVC* – 1.19). Неблагоприятными были 1997, 1995 и 2001 г. (*IVC* – 0.91, 0.92 и 0.92 соответственно). Размерная пластичность для этого ряда лет составила 1.31, что укладывается в пределы размерной пластичности для многолетних травянистых растений [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а].

Онтогенетическая стратегия. Установлена зависимость жизненности ценопопуляций (*IVC*) от среднегодового количества осадков (рис. 2а, табл. 4). Выявлено, что оптимальным для реализации ростовых потенций растений в БГПЗ был средневлажный 2000 г. Условия как крайне влажных, так и сухих лет неблагоприятно сказались на росте растений.

Для ЮУГПЗ оптимальными были достаточно влажные 2024 и 2022 г. (рис. 2b).



a) b)

Рис. 2. Зависимость виталитета (*IVC*) ценопопуляций *Cephalanthera rubra* от среднегодового количества осадков а) в Башкирском заповеднике, b) в Южно-Уральском заповеднике.

По оси ординат – *IVC*, по оси абсцисс – среднегодовое количество осадков, мм

[The dependence of the vitality (IVC) of *Cephalanthera rubra* cenopopulations on the average annual precipitation (a) in the Bashkir Nature Reserve, (b) in the South Ural Nature Reserve.

On the ordinate axis – IVC, on the abscissa axis – the average annual precipitation, mm]

Для ценопопуляций *C. rubra* обитающей на территории БГПЗ установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (рис. 3). Уровень детерминации морфологической структуры репродуктивного побега (R^2_m= 0.47) имеет максимальное значение в год наилучшего развития растений (2000), затем он снижается до минимальных значений в годы «среднего» развития растений (R^2_m= 0.26–0.31) и вновь возрастает в неблагоприятные для роста годы (R^2_m= 0.41–0.45). В крайне неблагоприятных условиях роста (1995 г. – стремительная, жаркая и ранняя весна со сдвигом феноритмов более, чем на месяц) исчерпываются возможности адаптивного морфогенеза, что приводит к морфологической дезинтеграции – и выражается в падении уровня детерминации (R^2_m= 0.24).

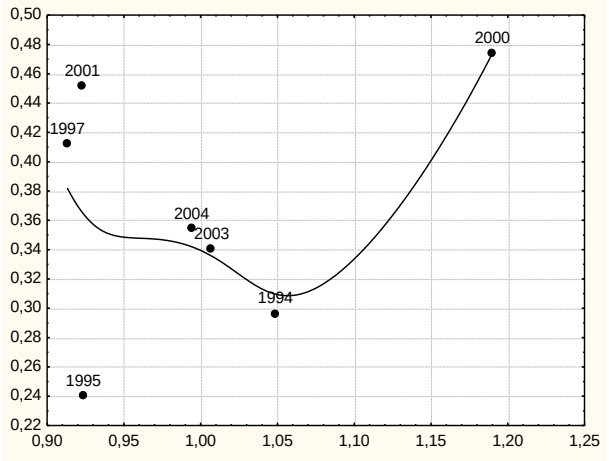


Рис. 3. Тренд онтогенетической стратегии *Cephalanthera rubra* на территории БГПЗ.

По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (*IVC*), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2m)

[The trend of the ontogenetic strategy of *Cephalanthera rubra* on the territory of the BGPZ.

On the abscissa axis is the index of cenopopulation vitality (IVC), on the ordinate axis is morphological integrity (coefficient of feature determination, R^2m)]

На территории ЮУГПЗ онтогенетическую стратегию у *C. rubra* изучили на примере ЦП1 (рис. 4). В изученной ценопопуляции также выявлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, как и в БГПЗ.

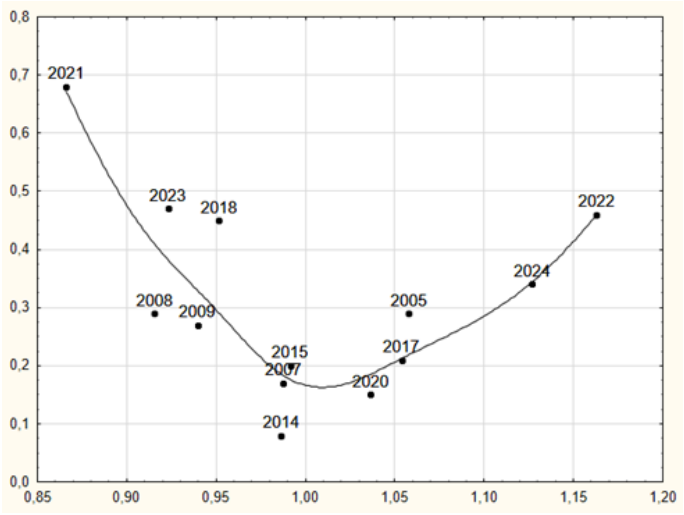


Рис. 4. Тренд онтогенетической стратегии *Cephalanthera rubra* на территории ЮУГПЗ.
По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (*IVC*), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2m)

[The trend in the ontogenetic strategy of *Cephalanthera rubra* in the South Ural State Nature.
On the abscissa axis is the index of cenopopulation vitality (IVC), on the ordinate axis is morphological integrity (coefficient of feature determination, R2m)]

Обсуждение

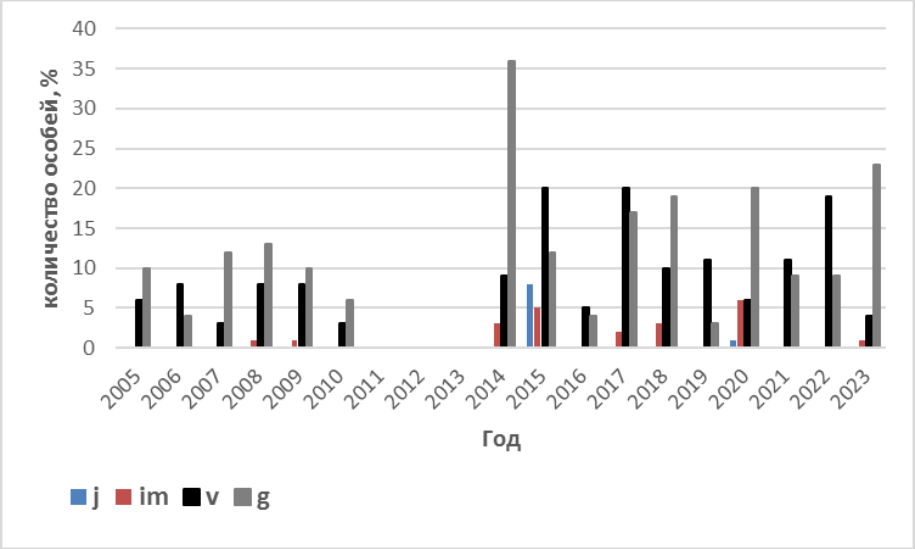
В результате исследования выявлено, что одним из определяющих факторов, который влияет на изменение численности надземных побегов всех возрастных состояний *C. rubra* в заповедниках РБ является погодно-климатические условия. Аналогичные результаты получили М.Б. Фардеева, Н.А. Чижикова [2023] на территории Республики Татарстан. Авторы отмечают, что уменьшение доли генеративных и ювенильных особей в динамике численности обусловлено общим трендом снижения количества осадков вегетационного периода, что влияет на успешность семенного размножения и прорастания семян.

Известно, что для прорастания семян оптимальными являются одни погодные условия, а для благополучного функционирования других возрастных групп, в т.ч. и для успешного цветения – иные [Ишмуратова и др., 2020]. Флуктуация всех возрастных групп по годам представлена на рис. 5. В наиболее благоприятные годы (когда показатели температуры и влажности имели среднее значение) происходит увеличение численности ювенильных особей, а при менее благоприятных погодных условиях (избыточная либо низкая влажность, высокая либо низкая температура воздуха) преобладают растения наиболее энергосберегающего виргинильного возрастного состояния. В экстремально сухой и жаркий год (2010) наблюдался переход в длительный вторичный покой (см. рис. 5).

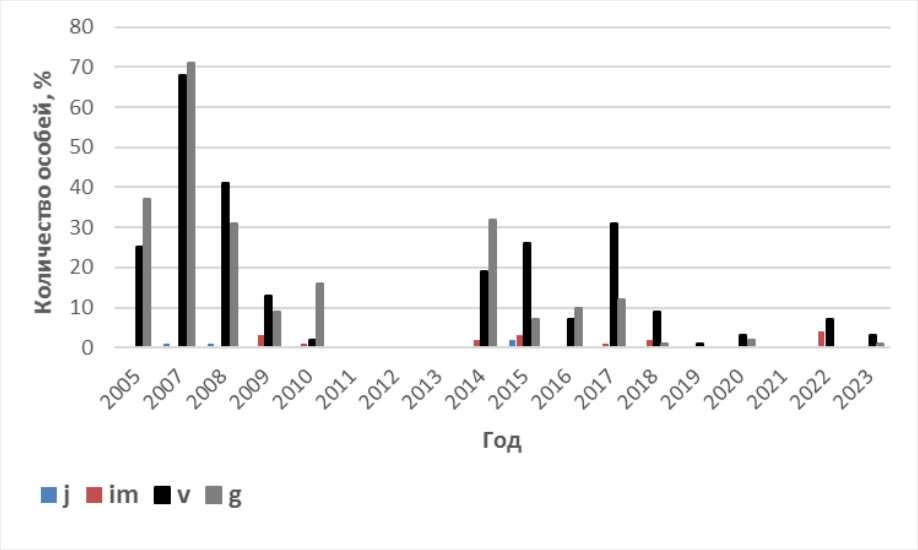
За 18 лет исследований (2005–2023 гг.) ювенильные особи были обнаружены лишь в 2015 и 2020 г. (рис. 5, табл. 5). В эти годы лето было теплым и достаточно влажным (см. табл. 2). В остальные годы исследований отмечены либо низкие температуры и высокая влажность, либо высокие температуры и низкая влажность, что, возможно, повлияло на численность надземных побегов. Вероятно, что для увеличения численности ювенильных особей необходимы близкие к среднемноголетним показателям осадков и температуры. При критически высоких либо низких показателях температуры и осадков наблюдается резкое сокращение численности или уход растений во вторичный покой.

Эколого-ценотическая стратегия *C. rubra,* обитающих на территории заповедников, оценена как стресс-толерантно-рудеральная (*SR*) по системе Раменского-Грайма. Причем стратегия пластична: в зависимости от условий роста и уровня стресса, преобладают *S* или *R* составляющие комбинированной стратегии.

В условиях сильного стресса *C. rubra* проявляет себя как *S*-стратег (патиент). Это проявляется в отмеченной миниатюризации растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы и перераспределением усилий от развития генеративной сферы на поддержание вегетативной сферы. Экотопическая и фитоценотическая патиентность проявляется в экологической специализации (олиготроф, кальцефил) и в уходе от конкуренции через выбор местообитаний с разреженным растительным покровом. Ранее показано [Фардеева, 1997; Татаренко, Вахрамеева, 1999; Жирнова, 2003; Фардеева, Исламова, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005], что при неблагоприятных условиях, в том числе при затенении, растения переходят в состояние вынужденного вторичного покоя, длительность которого может достигать 10 и более лет.



a)



b)

Рис. 5. Динамика численности всех возрастных особей *Cephalanthera rubra* по годам на территории Южно-Уральского заповедника. a) возрастной спектр ЦП1, b) возрастной спектр ЦП2

[The dynamics of the number of all aged individuals of *Cephalanthera rubra* by year in the territory of the South Ural Reserve. a) age spectrum of CP1, b) age spectrum of CP2]

В благоприятных условиях усиливается *R*-составляющая комбинированной стратегии, увеличиваются и стабилизируются параметры, интенсифицирующие семенное размножение. Растения могут заселять сильно эродированный или первичный субстрат. Факт произрастания *C. rubra* на вторичных местообитаниях отмечен в Жигулевском заповеднике [Саксонов, Терентьева, 1992; Чап, 1999]. В Европе вид входит в состав вторичных древесно-кустарниковых сообществ [Rothmaler, 1988].

Указываемая для *C. rubra* в Центральной Европе *C*-составляющая *CSR* эколого-ценотической стратегии [Frank, Klotz, 1990] нами на территории РБ не отмечена. По всей видимости, причиной этому является нахождение наблюдаемых популяций на краю географического ареала и, как результат, смещение как экологических, так и стратегических характеристик вида.

Таким образом, в онтогенетической стратегии *C. rubra* можно наблюдать сочетание стрессовой (снижение уровня морфологической интеграции в развитии растений) и защитной (возрастание интеграции) составляющих. Такой тип стрессово-защитной онтогенетической стратегии соответствует стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б; Ишмуратова и др., 2010].

В целом, оценивая состояние и перспективы сохранения ценопопуляции *C. rubra* на территории двух

заповедников можно заключить, что изученные ЦП находится в состоянии динамического равновесия. Флуктуациям подвержены популяционные характеристики – численность, плотность, соотношение возрастных групп. Для устойчивого существования в условиях флуктуаций условий среды (усиливающихся на краю географического ареала) вид выработал комбинированный стресс-толерантно-рудеральный тип стратегии.

Заключение

На территориях двух заповедников РБ на протяжении более 35 лет в разные годы проведены долгосрочные мониторинговые исследования состояния ценопопуляций *Cephalanthera rubra*: в Башкирском государственном природном заповеднике с 1986 по 2007 г., в Южно-Уральском государственном природном заповеднике с 2005 по 2023 г. Проанализированный период характеризуется изменением климата, связанным с его потеплением. Годы с относительно высокими температурами в летний период чаще повторяются в последние пятнадцать лет. Долгосрочные мониторинговые исследования состояния ценопопуляций *C. rubra,* выполненные по единым методикам, позволили выявить элементы устойчивости вида к изменяющимся условиям среды.

Исследованные ценопопуляции *Cephalanthera rubra* малочисленные. Каждая из них сформировалась в своем фитоценотическом окружении и экологических условиях, и является самостоятельной единицей, способной длительно существовать в пространстве и во времени, проявляя индивидуальные механизмы устойчивости к внешним (по отношению к ценопопуляции) факторам среды. Однако, несмотря на это, можно описать черты, присущие виду и позволяющие поддерживать гомеостаз на организменном и популяционном уровнях.

Cephalanthera rubra относится к корневищной жизненной форме, характеризуется микосимбиотрофизмом, стресс-толерантной эколого-ценотической жизненной стратегией. Это позволяет виду пластично, в зависимости от погодных условий, менять репродуктивную стратегию и стратегию вегетативного функционирования. В пессимальных условиях реализуется тактика растений, направленная на выживание в неблагоприятных условиях среды. На уровне особи это приводит к миниатюризации растений, уменьшению репродуктивной сферы в структуре побега. Крайняя степень этой тактики – отсутствие надземной вегетации для какой-то части особей в популяции или даже для всей популяции на протяжении нескольких лет и переход к подземному образу жизни. Для видов с такой биологией, и конкретно для *C. rubra,* вопрос определения «критического состояния ценопопуляции» и вычисление величины «критической численности особей» в ценопопуляции остается открытым, поскольку показатели численности (по надземным побегам) и соотношения возрастных групп в возрастных спектрах подвержены значительным флуктуациям. В оптимальных условиях стратегия жизни направлена на половое размножение. Успешная реализация такого способа размножения приходится на разные по погодным характеристикам годы. Эффективное цветение и плодоношение наблюдается в теплые и умеренно влажные годы, эффективное прорастание семян и увеличение прегенеративной фракции в возрастных спектрах – в умеренно теплые и влажные годы. Вид выносит нерегулярное экстенсивное воздействие, может встречаться на нарушенных местообитаниях в антропогенных производных естественных сообществ.

Список источников

1. Барлыбаева М.Ш. Биология, экология и мониторинг некоторых видов сем. Orchidaceae в Южно-Уральском государственном природном заповеднике: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2016. 23 с.
2. Барлыбаева М.Ш. и др. Оценка состояния популяций редких и исчезающих видов растений на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника и рекомендации по их сохранению // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 1. С. 62–69. DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-62-69.
3. Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Южно-Уральском заповеднике // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил, 2017. С. 61–67.
4. Глотов В.Н. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146–149.
5. Горичев Ю.П., Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г. К оценке состояния ценопопуляций пыльцеголовника красного *Cephalanthera rubra* в Южно-Уральском заповеднике // Уралэкология. Природные ресурсы. Уфа; Москва, 2005. С. 159–160.
6. Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: сб. науч. трудов. Миасс, 1999. Вып.1. С. 141–160.
7. Жирнова Т.В. *Cephalanthera rubra* (L) Rich. в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей. Харьков, 2003. С. 26–28.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
9. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 85–98.

10. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004а. Ч. 2. С. 113–120.

11. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА: материалы VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004б. С. 80–85.

12. Ишмуратова М.М. и др. Жизненные формы, места обитания, фитоценотические характеристики // Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. С. 30–40.

13. Ишмуратова М.М. и др. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.

14. Ишмурзина М.Г., Барлыбаева М.Ш. Демографические характеристики некоторых видов орхидных в Южно-Уральском заповеднике // Изучение заповедной природы Южного Урала. Уфа: Вилли Окслер, 2006. С. 122–124.

15. Кайгородов А.Н. Естественно-зональная классификация климатов земного шара. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 119 с.

16. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

17. Красная книга Республики Башкортостан. Уфа: МедиаПринт, 2021. 384 с.

18. Красная книга Республики Татарстан. Казань: Идел-Пресс, 2016. 760 с.

19. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург: Гео-тур, 2005. 537 с.

20. Мамаев С.А. и др. Орхидные Урала. Систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. С. 42–43.

21. Мартыненко В.Б. и др. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.

22. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.

23. Позднякова Э. П., Лоскутов А. В., Скокова Н. Н. Башкирский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. II. М.: Мысль, 1989. С. 234–263.

24. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Т. 3, вып. 6. С. 7–204.

25. Ростова Н.С. Корреляции: Структура и изменчивость. СПб.: Изд- во СПб. ун-та, 2002. 308 с.

26. Саксонов С.В., Терентьева М.Е. Орхидные Жигулевского заповедника // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках: сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1992. С. 81–91.

27. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. С. 127–131.

28. Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. Жизненные стратегии наземных евразиатских орхидных // Охорона і культивування орхідей: матеріали міжнародної наукової конф. Київ: Наук. думка, 1999. С. 82–83.

29. Фардеева М.Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1997. 27 с.

30. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Онтогенез дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 169–174.

31. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А. Динамика пространственной и возрастной структуры популяций *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) на востоке Европейской России (среднее Поволжье) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8(2). С. 52–71. DOI: 10.24189/ncr.2023.015.

32. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М.: Наука, 184 с.

33. Чап Т.Ф. Пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) на Самарской Луке // Охорона і культивування орхідей: матеріали міжнародної наукової конф. Київ: Наук. думка, 1999. С. 85–87.

34. Bilz M. et al. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 150 p. DOI: 2779/8515.

35. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobotanica 9. 1979. 122 p.

36. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle; Wittenberg: Martin-Luter-Universität, B. 1990. 32. 167 p.

37. Jacquemyn H. et al. Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered Spiranthes spiralis (Orchidaceae) in the Netherlands // Biol. Conserv. 2007. Vbl. 134. P. 14–21.

38. McCarthy M.A. et al. Testing the accuracy of population viability analysis // Conserv. Biol. 2001. Vbl. 15, № 4. P. 1030–1038.

39. Rothmaler W. Excursionsflora für die Hebiete der DDR und der BRD. Aufl. Berlin: Volk und Wissen, 1988. Bd. 4, 7. 811 s.

References

1. Barlybaeva M.Sh. *Biologiya, e`kologiya i monitoring nekotory`x vidov sem. Orchidaceae v Yuzhno-Ural`skom gosudarstvennom prirodnom zapovednike: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Biology, ecology and monitoring of some family species. Orchidaceae in the South Ural State Nature Reserve. PhD Thesis Abstract]. Ufa. 2016. 23 p. (In Russ.).

2. Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M., Gorichev Yu.P., Ishmurzina M.G. [Assessment of the state of populations of rare and endangered plant species in the territory of the South Ural State Nature Reserve and recom-

mendations for their conservation]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija.* Iss. 1 (2018): pp. 62-69. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-62-69.

3. Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. [*Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the South Ural Nature Reserve]. *Biologicheskie sistemy`: ustojchivost`, principy` i mexanizmy` funkcionirovaniya* [Biological systems: stability, principles and mechanisms of functioning]. Nizhny Tagil, 2017, pp. 61-67. (In Russ.).

4. Glotov V.N. [On the Assessment of Parameters of the Age Structure of Plant Populations]. *Zhizn` popu-lyacij v geterogennoj srede. Ch. 1* [Life of Populations in a Heterogeneous Environment. Part 1]. Yoshkar-Ola, Periodika Mariy El Publ., 1998, pp. 146-149. (In Russ.).

5. Gorichev Yu.P., Barlybaeva M.Sh., Ishmurzina M.G. [To assess the state of cenopopulations of the red pollenhead *Cephalanthera rubra* in the South Ural Nature Reserve]. *Urale`kologiya. Prirodny`e resursy`* [Uralecology. Natural resources]. Ufa-Moscow, 2005, pp. 159-160. (In Russ.).

6. Zhirnova T.V. [Orchids of the Bashkir Nature Reserve (Southern Urals)]. *Izuchenie prirody` v zapovedni-kax Bashkortostana* [Study of nature in the reserves of Bashkortostan: Collection of scientific papers]. Miass, 1999, Iss. 1, pp. 141-160. (In Russ.).

7. Zhirnova T.V. [*Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the Bashkir Nature Reserve]. *Oxrana i kul`tivirovanie orxidej* [Protection and cultivation of orchids]. Xar`kov. 2003, pp. 26-28. (In Russ.).

8. Zlobin Yu.A. *Principy` i metody` izucheniya cenoticheskix populyacij rastenij* [Principles and methods for studying coenotic plant populations]. Kazan, 1989. 146 p. (In Russ.).

9. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. [Life strategies of the *Cephalanthera rubra* (L.) Rich coenopopulation. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya.* No. 1(9) (2005): pp. 85-98. (In Russ.).

10. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotic survival strategies of herbaceous plants]. *Metody` populyacionnoj biologii* [Methods of population biology. Collection of materials of the VII All-Russian. Population Seminar]. Syktyvkar, 2004a, Part 2, pp. 113-120. (In Russ.).

11. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [On the assessment of the vitality of cenopopulations of *Rhodiola iremelica* Boriss. on the dimensional spectrum]. *Ucheny`e zapiski NTGSPA* [Scientific notes of the NTSPA. Materials of the VI All-Russian Population Seminar]. Nizhny Tagil, 2004b, pp. 80-85. (In Russ.).

12. Ishmuratova M.M., Nabiullin M.I., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. [Life forms, habitats, phytocenotic characteristics]. *Orxidei Bashkirskogo zapovednika i sopredel`ny`x territorij* [Orchids of the Bashkir Nature Reserve and adjacent territories]. Ufa, Gilem Publ., 2010, pp. 30-40. (In Russ.).

13. Ishmuratova M.M., Barlybaeva M.Sh., Ishbirdin A.R., Suyundukov I.V., Sayfullina N.M., Nabiullin M.I., Gorichev Yu.P., Kildiyarova G.N. *Metodika izucheniya populyacij redkix i resursny`x vidov rastenij na oxran-yaemy`x prirodny`x territoriyax Respubliki Bashkortostan* [Methodology for studying populations of rare and resource plant species in protected natural areas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkir Encyclopedia Publ., 2020. 276 p. (In Russ.).

14. Ishmurzina M.G., Barlybaeva M.Sh. [Demographic characteristics of some orchid species in the South Ural Nature Reserve]. *Izuchenie zapovednoj prirody` Yuzhnogo Urala* [Study of the protected nature of the South Urals]. Ufa, Willy Ochsler Publ., 2006, pp. 122-124. (In Russ.).

15. Kaygorodov A.N. *Estestvenno-zonal`naya klassifikaciya klimatov zemnogo shara* [Natural-zonal classifi-cation of climates of the globe]. Moscow, AN SSSR Publ., 1955. 119 p. (In Russ.).

16. *Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rasteniya i griby`)* [Red Data Book of the Russian Federation]. Moscow, KMK Publ., 2008. 885 p. (In Russ.).

17. *Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan* [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Me-diaPrint Publ., 2021. 384 p. (In Russ.).

18. *Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan* [Red Data Book of the Republic of Tatarstan]. Kazan, Idel-Press Publ., 2016. 760 p. (In Russ.).

19. Kulikov P.V. *Konspekt flory` Chelyabinskoj oblasti* [Abstract of the flora of the Chelyabinsk region (vas-cular plants)]. Ekaterinburg, Geotour Publ., 2005. 537 p. (In Russ.).

20. Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. *Orxidny`e Urala* [Orchids of the Urals. Sys-tematics, biology, protection]. Ekaterinburg, 2004, pp. 42-43. (In Russ.).

21. Martynenko V.B., Alibaev F.Kh., Baisheva E.Z., Gorichev Yu.P., Davydychev A.N., Muldashev A.A., Shirokikh P.S., Yamalov S.M. *Flora i rastitel`nost` Yuzhno-Ural`skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapoved-nika* [Flora and vegetation of the South Ural State Nature Reserve]. Ufa, Gilem Publ., 2008. 528 p. (In Russ.).

22. *Metodika izucheniya populyacij redkix i resursny`x vidov rastenij na oxranyaemy`x prirodny`x terri-toriyax Respubliki Bashkortostan* [Methodology for studying populations of rare and resource-based plant species in protected natural territories of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkirskaya e`nciklopediya Publ., 2020. 276 p. (In Russ.).

23. Pozdnyakova E.P., Loskutov A.V., Skokova N.N. [Bashkir Nature Reserve]. *Zapovedniki evropejskoj chasti RSFSR. II* [Nature Reserves of the European Part of the RSFSR. II]. Moscow, My`sl` Publ., 1989, pp. 234-263. URL: https://oopt.info/index.php?oopt=758 (accessed: 12.03.2026).

24. Rabotnov T.A. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy` BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika*. V. 3, I ss. 6 (1950): pp. 7-204. (In Russ.)

25. Rostova N.S. *Korrelyacii: Struktura i izmenchivost`* [Correlations: Structure and Variability]. St. Peters-burg, 2002. 308 p. (In Russ.).

26. Saksonov S.V., Terentyeva M.E. [Orchids of the Zhigulevsky Nature Reserve]. *Oxrana i izuchenie redkix vidov rastenij v zapovednikax* [Protection and study of rare plant species in nature reserves: Collection of scientific tr. TSNIL Glavokhoty RSFSR]. Moscow, 1992, pp. 81-91. (In Russ.).

27. Tatarenko I.V. *Orxidny`e Rossii* [Orchids of Russia: life forms, biology, conservation issues]. Moscow, Argus Publ., 1996, pp. 127-131. (In Russ.).

28. Tatarenko I.V., Vakhrameeva M.G. [Life strategies of terrestrial Eurasian orchids]. *Oxorona i kul`tivuvannya orxidej* [Hunting and cultivation of orchids: Materials of the World Scientific Conference]. Kiiv, Nauk. dumka Publ., 1999, pp. 82-83. (In Russ.).

29. Fardeeva M.B. *Orxidny`e Respubliki Tatarstan: biologiya, e`kologiya, voprosy` oxrany`: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Orchids of the Republic of Tatarstan: biology, ecology, protection issues: Abstract. diss.... Candidate of. biol. sciences]. Moscow, 1997. 27 p. (In Russ.).

30. Fardeeva M.B., Islamova G.R. [Ontogenesis of broad-leaved helleborine (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz).] *Ontogeneticheskij atlas lekarstvenny`x rastenij* [Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants: Scientific Publication]. Yoshkar-Ola, 2004, V. IV, pp. 169-174. (In Russ.).

31. Fardeeva M.B., Chizhikova N.A. [Dynamics of the spatial and age structure of *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) populations in the east of European Russia (middle Volga region)]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*. V. 8(2), (2023): pp. 52-71. DOI: 10.24189/ncr.2023.015. (In Russ.).

32. *Cenopopulyacii rastenij* [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russ.).

33. Chap T.F. [Red spurge (C*ephalanthera rubra* (L.) Rich.) in the Samarskaya Luka]. *Oxorona i kul`tivuvannya orxidej* [Hunting and cultivation of orchids: Materials of the World Scientific Conference]. Kiiv, Nauk. dumka Publ., 1999, pp. 85-87. (In Russ.).

34. Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 2011. 150 p. DOI: 2779/8515.

35. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl. Scripta Geobotanica. 9 (1979): 100 p.

36. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg, Martin-Luter-Universität, B. 32 (1990): 167 p.

37. Jacquemyn H. Brys R., Hermy M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered Spiranthes spiralis (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biol. Conserv*. V. 134 (2007): pp. 14-21.

38. McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R., Tyre A.J. Testing the accuracy of population viability analysis. *Biol. Conserv*. V. 15, No. 4 (2001): pp. 1030-1038. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041030.x

39. Rothmaler W. Excursionsflora für die Hebiete der DDR und der BRD. Aufl. Berlin, Volk und Wissen, 1988, Bd. 4, 7. 811 s.

Статья поступила в редакцию 16.09.2026; одобрена после рецензирования 26.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 16.09.2026; approved after reviewing 26.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
М. Ш. Барлыбаева – mil.barlybaeva@yandex.ru, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник;
М. М. Ишмуратова – ishmuratova@mail.ru, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник;
А. Р. Ишбирдин – ishbirdin@mail.ru, д-р биол. наук, профессор.
Information about the authors
M. Sh. Barlybaeva – mil.barlybaeva@yandex.ru, Candidate of biology, leading research fellow;
M. M. Ishmuratova – ishmuratova@mail.ru, Doctor of biology, Professor, Chief Researcher;
A. R. Ishbirdin – ishbirdin@mail.ru, Doctor of biology, Professor.

Вклад авторов:
Барлыбаева М. Ш. – сбор фактического материала; написание первичного варианта; оформление и обсуждение статьи.
Ишмуратова М. М. – сбор фактического материала; написание окончательного варианта и обсуждение статьи.
Ишбирдин А. Р. – статистическая обработка материала; написание окончательного варианта и обсуждение статьи.
Contribution of the authors:
Barlybaeva M. Sh. – collection of factual material; writing of the primary version; design and discussion of the article.
Ishmuratova M. M. – collecting factual material; writing the final version and discussing the article.
Ishbirdin A. R. – statistical processing of the material; writing the final version and discussion of the article.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interests.