

УДК 582.594.2

DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257.

**М. М. Ишмуратова^{a,c}, И. В. Суюндуков^b, А. Р. Ишбирдин^a,
М. Ш. Барлыбаева^d, М. И. Набиуллин^c, М. М. Кривошеев^a**

^a Башкирский государственный университет, Уфа, Россия

^b Сибайский институт (филиал) БашГУ, Сибай, Башкортостан, Россия

^c Башкирский государственный природный заповедник, Бурзянский р-н, Башкортостан, Россия

^d Южно-Уральский государственный природный заповедник, Белорецкий р-н, Башкортостан, Россия

ОРХИДНЫЕ (*ORCHIDACEAE* JUSS.) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ: ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, АНТРОПОТЕЛЕРАНТНОСТЬ, АНТЭКОЛОГИЯ

Приводятся итоги изучения видов сем. *Orchidaceae* Juss. флоры Южного Урала в пределах Республики Башкортостан на охраняемых и иных территориях. Комплексные исследования ведутся по одной схеме с применением единых подходов и методов. Изучены распространение, численность, популяционная структура (размерный и возрастные спектры и др.), экология, репродуктивная биология 29 видов разных жизненных форм (всего 286 ценопопуляций). Итогом исследований является выявление стратегий жизни видов и разработка на этой основе мер и способов их охраны.

Ключевые слова: *Orchidaceae*; Южный Урал; экология; фитоценология; популяции; репродукция; антропотолерантность; стратегии жизни.

**M. M. Ishmuratova^{a,c}, I. V. Suyundukov^b, A. R. Ishbirdin^a,
M. Sh. Barlybaeva^d, M. I. Nabiullin^c, M. M. Krivosheev^a**

^a Bashkir State University, Ufa, Russian Federation

^b Sibay Institute (Branch) of Bashkir State University, Republic of Bashkortostan, Russian Federation

^c Bashkir State Natural Reserve, Republic of Bashkortostan, Russian Federation

^d South-Ural State Natural Reserve, Republic of Bashkortostan, Russian Federation

ORCHIDS (*ORCHIDACEAE* JUSS.) IN THE SOUTHERN URALS: ECOLOGICAL-PHYTOCOENOTIC AND POPULATION CHARACTERISTICS, ANTHROPOTOLERANCE, ANTECOLOGY

Given the results of the study of types of SEM. *Orchidaceae* (Jus.) flora of the southern Urals within the Republic of Bashkortostan in protected and other areas. Comprehensive studies are conducted according to the same scheme with the use of common approaches and methods. Distribution, number, population structure (size and age spectra, etc.), ecology, reproductive biology of 28 species of different life forms (286 coenopopulations in total) were studied. The result of the research is the identification of species life strategies and the development on this basis of measures and ways to protect them.

Key words: *Orchidaceae*; southern Urals; ecology; phytocenology; populations; reproduction; anthropotolerance; life strategies.

На территории Республики Башкортостан (РБ) к настоящему времени достоверно установлено произрастание 38 таксонов (35 видов и 3 естественных межвидовых гибрида) представителей сем. *Orchidaceae* Juss. [Ишмуратова и др., 2006, 2007, 2010; Суюндуков, 2006, 2014; Флора ..., 2008 и др.]. Около 20 лет нами ведутся комплексные исследования орхидных по следующим направлениям: инвентаризация флоры, выявление новых местонахождений и распространение в пределах РБ; эколого-фитоценологические исследования

и оценка определяющих распространение видов факторов (в т.ч. лимитирующих); оценка экологической толерантности видов; оценка антропотолерантности видов; популяционно-онтогенетические исследования, изучение структуры популяций (демографической, морфологической, виталитетной, генетической); оценка жизнестойкости особей и популяций; сезонные ритмы развития; изучение антэкологии, консортивных связей и репродуктивной биологии; оценка стратегий жизни видов на организменном и популяционно-видовом уровнях;

оценка состояния популяций, мониторинговые исследования на особо охраняемых и иных территориях; вопросы охраны и выбор объектов охраны; разработка способов сохранения видов *ex situ* и *in situ*. Итоговым результатом является разработка видовых стратегий охраны [Об утверждении..., 2004; О стратегии..., 2014]. К настоящему времени по общей схеме [Ишбирдин, Ишмуратова, 2007, 2009а, б] ведутся исследования с 28 таксонами орхидных.

В настоящей работе представлены некоторые итоги этих исследований.

Материалы и методы исследований

Исследования проводили в период 1999–2017 гг. в различных природно-климатических и эколого-фитоценологических условиях РБ, в том числе на территориях трех заповедников РБ: Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ), Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮОУПЗ), государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Район исследования охватил три природных региона республики: Башкирское Предуралье (Месягутовская лесостепь), Южный (горный) Урал, Башкирское Зауралье.

Объектами исследований явились 28 таксонов орхидных (виды, подвиды и природные межвидовые гибриды, всего 286 ценопопуляций (ЦП)), относящихся к разным группам жизненных форм: *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *C. macranthon* Sw., *C. × ventricosum* Sw., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) L.C. Rich., *Corallorrhiza trifida* Châtel., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. hebridensis* (Wilmott) Aver., *D. incarnata* (L.) Soó, *D. russowii* (Klinge) Holub, *D. ochroleuca* (Wüsten. ex Boll) Holub, *D. × kerneriorum* (Soó) Soó, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *E. palustris* (L.) Crantz, *E. atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *E. × schmalhauseni* K. Richt., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Herminium monorchis* (L.) R. Br., *Listera ovata* (L.) R. Br., *L. cordata* (L.) R. Br., *Neottia nidus-avis* (L.) L.C. Rich., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Orchis militaris* L., *O. mascula* (L.) L., *O. ustulata* L., *Platanthera bifolia* (L.) C. Rich.

Анализ хорологии видов сем. *Orchidaceae* в РБ проводили по материалам коллекций ряда местных и центральных гербариев (UFA, LE, SWER, MW), по литературным данным, а также по результатам собственных маршрутных исследований в природе.

Типы геоэлементов орхидей приняты нами в соответствии с классификацией Ю.Д. Клеопова [1990], ботанико-географические районы РБ – в

соответствии с районированием, представленным в «Реестре...» [2010].

Эколого-флористическую классификацию растительных сообществ проводили в соответствии с общими установками направления Браун-Бланке [Westhoff, Maarel, 1978; Миркин, Наумова, 1998].

Оценка экологических условий местообитаний ЦП проведена по составу видов в растительных сообществах с использованием экологических шкал Элленберга [Frank, Klotz, 1990]. В анализ были вовлечены данные из более чем 200 местообитаний орхидных.

Экологические валентность (стено-, мезо- и эвривалентность) и **толерантность видов** оценена по методике Л.А. Жуковой [Жукова, 2004; Жукова и др., 2010].

Жизненные формы видов даны по И.В. Татариенко [1996, 2007]. Характеристики экологических и ценологических групп даны по И.В. Татариенко [1996], П.В. Куликову [2005].

Популяционно-онтогенетические исследования проводили в соответствии с имеющимися методиками [Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1988], с учетом специфических особенностей видов сем. *Orchidaceae* [Вахрамеева и др., 2014].

Для **оценки жизнестойкости** ЦП использовали индекс виталитета ценопопуляций (*IVC*), рассчитываемый по размерному спектру особей [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а, б].

Определение онтогенетической стратегии жизни вида [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а] проводили по характеру изменения морфологической целостности растений на экоклине. Морфологическая целостность оценивается по среднему коэффициенту детерминации всех признаков морфологической системы – R^2_m [Ростова, 2002] или по доле (%) статистически значимых связей среди всех попарных связей в системе – I [Злобин, 1989].

По **показателям гемемерности** составляющих сообщество видов оценивали результирующий эффект всех видов антропогенных воздействий на экосистему (растительное сообщество) или ее устойчивость [Зукоп и др., 1981]. Нами использована модифицированная система Яласа [Schlüter, 1987; Frank, Klotz, 1990], включающая градации от видов естественных сообществ до полностью нарушенных экосистем: агемеробы, олиго-, мезо-, эу-, поли- и метагемеробы. Для оценки устойчивости орхидей к антропогенным воздействиям опре-

деляли долю антропогенных видов в растительных сообществах, как показатель апофитизма (A_p) [Jakoviak, 1993] по следующей формуле:

$$A_p = \frac{\sum bct \text{ гемеробов}}{\sum \text{ всех показателей}} \times 100\%.$$

По показателю апофитизма в соответствии с рекомендациями [Суюндуков, 2011, 2014], орхидеи разделены на 2 группы: уязвимые к антропогенному воздействию и относительно устойчивые к антропогенному воздействию виды.

Особенности цветения и анэкологии изучали согласно рекомендациям И.Н. Бейдеман [1960, 1974], А.Н. Пономарева [1960, 1968], М.С. Гилярова [1964], Л.А. Nilsson [1978–1992]. Семенную продуктивность изучали с учетом рекомендаций Р.Е. Левиной [1981]. Подсчет мелких семян проведен по разработанной нами методике с применением программы ImageJ [Суюндуков и др., 2009; Кривошеев и др., 2014].

Для выявления таксономического разнообразия консортов орхидей использовали как прямые наблюдения за цветущими растениями, так и видеосъемку с помощью защищенных камер Garmin, подключённых к внешним источникам питания [Кривошеев, Феоктистова, 2016].

Статистическая обработка полученных данных проведена с использованием стандартного пакета программ STATISTICA и EXCEL.

Результаты и их обсуждение

Систематический состав. Распространение

На территории РБ к настоящему времени достоверно известно об обитании, с учетом всех подвидов и межвидовых гибридов, 38 таксонов орхидей, относящихся к 5 подсемействам и 21 роду [Суюндуков, 2014; Барлыбаева и др., 2018, 2019]. Большинство родов (14) сем. *Orchidaceae* во флоре РБ представлено 1 видом, по 2 вида включают роды *Cephalanthera*, *Listera*, *Gymnadenia*. Самые многочисленные – род *Cypripedium*, представленный 3 видами и 1 межвидовым гибридом *C. × ventricosum*, и род *Dactylorhiza*, включающий 3 вида, 2 подвида и 1 межвидовой гибридом *D. × kerneriorum*; род *Epipactis* представлен 3 видами и 1 межвидовым гибридом *E. × schmalhauseni* K. Richt. Род *Orchis* представлен 3 видами.

В различных природных регионах РБ число видов орхидей разное. Так, в Башкирском Предуралье известно произрастание 34 видов, на Южном Урале – 28, в Зауралье – 13 видов. Наибольшим числом видов характеризуются следующие ботанико-географические р-ны: широколиственно-темнохвойных лесов Уфимского плато (24 вида), северо-восточный лесостепной и лесной (31 вид), Ямантауский темнохвойных лесов и высоко-

горной растительности (21 вид), светлохвойных лесов центральной части Южного Урала (25 видов). Наименьшее число – 7 видов, отмечено в Предуральском степном р-не. В остальных ботанико-географических р-нах число видов орхидей колеблется от 13 до 18. Число видов и местонахождений орхидей находится в зависимости от географических ареалов видов, влагообеспеченности территорий, эколого-фитоценологических и антропогенных факторов.

Типы ареалов орхидей оказывают существенное влияние на их географическое распространение на территории республики. Так, виды с европейским типом геоэлемента распространены исключительно (*Cephalanthera longifolia*, *Gymnadenia odoratissima*, *Ophrys insectifera*) или преимущественно (*Cephalanthera rubra*, *Dactylorhiza ochroleuca*, *D. russowii*, *Liparis loeselii*) на территории Предуралья. Наибольшее число местонахождений видов с бореальным типом геоэлемента (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Goodyera repens*, *Calypso bulbosa* и др.) приходится на бореально-лесную зону.

Нами выявлена положительная зависимость числа видов и местонахождений орхидей от коэффициента увлажнения. Такая зависимость вполне закономерна, если учесть, что большинство орхидей относится к мезофитам и гигрофитам. Северо-восточные р-ны республики и горно-лесная зона Южного Урала характеризуются более высокими значениями коэффициента увлажнения; соответственно, эти районы наиболее богаты видами орхидей. Больше число видов и их местонахождений в отмеченных р-нах связаны также с наличием благоприятных для произрастания орхидей типов растительных сообществ, а также с меньшей антропогенной нарушенностью территорий. Многие орхидеи умеренной зоны предпочитают болота, светлохвойные, мелколиственные и смешанные леса, обычно с несомкнутым травяным покровом. Являясь кальцефилами, многие виды (*Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. × ventricosum*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Goodyera repens*, *Epipactis atrorubens*) произрастают на известняковых надпойменных террасах р. Ай, Юрюзань, Б. Инзер, Уфа, Белая, Нугуш, Зилим, Тюй и др.

Небольшое число видов и местонахождений орхидей в районах распространения широколиственных лесов объясняется их низкой конкурентоспособностью на богатых почвах. Например, в Зильмердакском р-не широколиственно-темнохвойных лесов выявлено всего 12 видов орхидей, в р-не широколиственных лесов западного макросклона Южного Урала – 16 видов.

среды, как освещенность, температура, влажность, кислотность и богатство почвы. Выявлено, что все виды произрастают в условиях хорошего освещения. Наиболее светолюбивыми являются *Dactylorhiza hebridensis*, *D. incarnata*, *D. ochroleuca*, *Epipactis palustris*, *Herminium monorchis*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*, относящиеся к опушечно-луговой, болотно-луговой, лугово-болотной и болотно-лесной ценоотическим группам. В целом, эти виды занимают 7-ю ступень шкалы освещенности и относятся к предпочитающим полный свет растениям полусвета. Три вида (*Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia* и *Gymnadenia conopsea*), относящиеся к опушечно-лесной и опушечно-луговой ценоотическим группам, обладают широким диапазоном по показателю отношения к свету. Эти виды могут произрастать как в условиях полутени, так и полусвета (5–7-я ступени). У всех остальных исследованных видов реализованные ниши по фактору освещенности в целом тяготеют к промежуточной, 6-й ступени шкалы – условия между полутенью и полусветом.

Многие виды орхидных, будучи мезофитами, индицируют свежие, преимущественно средне-влажные почвы – 5-я ступень шкалы. Таковыми являются *Cypripedium guttatum*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Goodyera repens*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia nidus-avis* и др. *Cephalanthera rubra* и *Orchis ustulata* предпочитают почвы, промежуточные между сухими и свежими (4-я ступень). Наиболее влаголюбивыми (7–8-я ступени) являются *Dactylorhiza ochroleuca*, *Epipactis palustris* и *Herminium monorchis*, относящиеся к гигрофитам или мезогигрофитам.

Большинство орхидных произрастает в широком диапазоне кислотности почвы, что согласуется и с литературными данными [Вахрамеева и др., 2014]. На почвах от умеренно кислых до слабощелочных (5–7-я ступени шкалы) произрастают *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis helleborine*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia*. К умеренно кислым почвам (5-я ступень) тяготеют *Corallorrhiza trifida*, *Dactylorhiza ochroleuca*, *Listera ovata*. На почвах от слабощелочных до слабощелочных (7-я ступень) произрастают *Cephalanthera rubra*, *Epipactis atrorubens*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*. На кислых почвах отмечен лишь один вид – *Listera cordata*.

Орхидеям не требуется почва, богатая минеральным азотом: преобладают виды, занимающие промежуточную ступень (4-я ступень шкалы) – между бедными и умеренно богатыми почвами.

Анализ потенциальных экологических валентностей видов по шкалам Д.Н. Цыганова [1983] показал, что орхидеи характеризуются узкой экологической амплитудой по фактору увлажнения и солевого режима почв, немного шире – по факторам богатства почв минеральным азотом и кислотности. Особенно узкими оказались экологические предпочтения видов к фактору увлажнения почв. Стеновалентными являются 79% южно-уральских орхидей. Стеновалентные позиции видов по тем или иным экологическим факторам ограничивают возможности заселения орхидеями различных местообитаний: такие факторы являются лимитирующими.

Анализ реализованных экологических валентностей и индексов толерантности видов показал, что подавляющее большинство исследованных видов являются стено- и гемистеновалентными ($EV = 0.11–0.40$) и стенобионтными ($I_t = 0.15–0.33$). Однако в пределах анализируемой группы можно выделить виды с относительно узкими и широкими экологическими амплитудами. Например, большей экологической толерантностью к почвенным факторам характеризуется *Cypripedium calceolus* ($I_t = 0.40$), чем *C. guttatum* ($I_t = 0.17$). Относительно широкими экологическими амплитудами на Южном Урале характеризуются *Epipactis helleborine* ($I_t = 0.33$) и *Gymnadenia conopsea* ($I_t = 0.30$).

Структура популяций

Изучена структура популяций орхидных по демографическим, морфологическим (изменчивость признаков), пространственным и виталитетным характеристикам [Суюндуков, 2002, 2014; Ишбирдин и др., 2005; Ишмуратова и др., 2003а, б, в, 2010; Набиуллин, 2008; Шамигулова, 2012; Пушкарева, 2013; Барлыбаева, Горичев, 2011; Барлыбаева, Ишмуратова, 2014; Барлыбаева, Ишмуратова, 2015; Барлыбаева, 2016].

Онтогенетические спектры ценопопуляций орхидей со стеблекорневыми тубероидами, как правило, полночленные, лишь в ценопопуляциях *Orchis ustulata* отсутствуют особи молодых возрастных состояний (табл. 1). Характерной особенностью многих видов (виды рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthe-*

ra bifolia, *Orchis mascula*) является преобладание в онтогенетических спектрах генеративных особей. Для ЦП некоторых видов (*Herminium monorchis*, *Orchis militaris*) в условиях Южного Урала установлены левосторонние онтогенетические спектры, что является проявлением R-стратегии видов. Для многих орхидей выявлена положительная зависи-

мость между эколого-фитоценологической амплитудой видов и шириной зоны базового возрастного спектра. Произрастание ЦП вида в разнообразных эколого-фитоценологических условиях приводит к значительным колебаниям относительной численности растений разного онтогенетического состояния.

Таблица 1

Демографические характеристики ценопопуляций орхидей жизненной формы со стеблекорневыми тубероидами на Южном Урале

№, п/п	Вид (число исследованных ценопопуляций)	Численность особей в ценопопуляциях, шт., <i>min-max</i> (характерная численность для вида)	Базовый возрастной спектр (<i>j:im:v:g</i>), %
1	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (9)	35–12 000 (тысячи)	5:17:27:51
2	<i>D. fuchsii</i> (7)	2 1236 (десятки, редко сотни)	21:20:15:44
3	<i>D. hebridensis</i> (4)	72–40 000 (тысячи)	6:36:20:39
4	<i>D. ochroleuca</i> (1)	150	-
5	<i>D. russowii</i> (2)	130–200	21:47:3:29
6	<i>Gymnadenia conopsea</i> (12)	6–43 (десятки)	1:10:24:65
7	<i>Herminium monorchis</i> (4)	79–800 (сотни)	23:42:22:13
8	<i>Neottianthe cucullata</i> (7)	15–92	9:17:25:48
9	<i>Orchis militaris</i> (8)	64–5 000 (тысячи)	34:28:18:20
10	<i>O. mascula</i> (7)	1–634 (сотни)	21.9:19.4:24.5:34.1
11	<i>O. ustulata</i> (7)	2–16	0:0:12:88
12	<i>Platanthera bifolia</i> (13)	5–214 (десятки)	13:34:23:30

Ценопопуляции многих тубероидных орхидей характеризуются локальной пространственной организацией, численность их обычно составляет десятки, редко сотни особей. К таким видам относятся: *Dactylorhiza fuchsii*, *D. ochroleuca*, *D. russowii*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Neottianthe cucullata*, *Orchis ustulata*, *Platanthera bifolia*. Только ЦП трех видов – *Dactylorhiza incarnata*, *D. hebridensis*, *Orchis militaris*, ценологически связанные с лугами или прибрежными галечниками, относились к локально-континуальному типу,

численность их часто составляет несколько тысяч особей.

Ценопопуляции корневищных видов в большинстве случаев являются малочисленными, насчитывающими обычно десятки, редко сотни особей (табл. 2). Лишь ЦП длиннокорневищных видов *Cypripedium guttatum*, *Epipactis palustris*, *Listera ovata*, а также короткорневищного вида *Cypripedium calceolus* в благоприятных условиях могут образовывать крупные ЦП, достигающие сотен и тысяч особей.

Таблица 2

Демографические характеристики ценопопуляций орхидей корневищной жизненной формы на Южном Урале

№, п/п	Вид (число исследованных ценопопуляций)	Численность особей в ценопопуляции, шт., <i>min-max</i> (характерная численность для вида)	Базовый возрастной спектр (<i>j:im:v:g</i>), %
1	<i>Cypripedium calceolus</i> (15)	5 – несколько тыс. (десятки)	5:12:44:39
2	<i>C. guttatum</i> (11)	22–600 (сотни)	5:27:54:15
3	<i>C. macranthon</i> (2)	9–54	5:4:40:51
4	<i>C. × ventricosum</i> (3)	6–72	0:0:38:62
5	<i>Epipactis atrorubens</i> (3)	60–640	0:15:50:35
6	<i>E. helleborine</i> (7)	18–77	0:9:23:68
7	<i>E. palustris</i> (5)	25–60 000 (тысячи)	1:11:64:24
8	<i>Goodyera repens</i> (8)	60–244 (десятки)	1:15:51:33
9	<i>Listera ovata</i> (2)	20 – несколько тыс.	5:20:45:30
10	<i>Neottia nidus-avis</i> (9)	19–62	3:16:14:67
11	<i>Cephalanthera rubra</i> (3)	9–140	5:6:50:42

Однако случаи реализации конкурентной стратегии, когда орхидеи в растительных сообществах достигают положения доминанта или субдоминан-

та, на Южном Урале единичны. Онтогенетические спектры ЦП корневищных видов правосторонние, часто неполноценные в связи с отсутствием юве-

нильных, иногда имматурных особей.

Стратегии жизни

По данным D. Frank, S. Klotz [1990], многие из исследованных нами видов характеризуются сме-

шанным CSR-типом стратегии (12 видов), *Cypripedium calceolus* и *Cephalanthera rubra* отнесены к конкурентам (С-типу), по 7 видам данные отсутствуют (табл. 3).

Таблица 3

Типы стратегий жизни некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале и в Центральной Европе

№, п/п	Виды	Южный Урал				Центральная Европа*	
		CS	CSR	SR	S	CSR	C
Виды со стеблекорневыми тубероидами							
1	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	...	+	+	...
2	<i>D. fuchsii</i>	+	...	+	...
3	<i>D. hebridensis</i>	...	+	-	-
4	<i>D. ochroleuca</i>	+	...	-	-
5	<i>D. russovii</i>	+	...	+	...
6	<i>Gymnadenia conopsea</i>	...	+	+	...
7	<i>Herminium monorchis</i>	+	...	+	...
8	<i>Neottianthe cucullata</i>	+	...	-	-
9	<i>Orchis militaris</i>	...	+	+	...
10	<i>O. ustulata</i>	+	+	...
11	<i>Platanthera bifolia</i>	+	...	+	...
Корневищные виды							
12	<i>Cypripedium calceolus</i>	+	+
13	<i>C. guttatum</i>	+	-	-
14	<i>C. macranthon</i>	+	-	-
15	<i>C. × ventricosum</i>	+	-	-
16	<i>Epipactis atrorubens</i>	+	...	+	...
17	<i>E. helleborine</i>	...	+	+	...
18	<i>E. palustris</i>	...	+	+	...
19	<i>Cephalanthera rubra</i>	+	+
Виды с полициклическими побегам							
20	<i>Goodyera repens</i>	+	+	...
21	<i>Neottia nidus-avis</i>	+	-	-

Примечание. * - по данным D. Frank, S. Klotz [1990], прочерк – отсутствие данных.

На Южном Урале многие виды также проявляют вторичные типы стратегий. В отдельных случаях виды проявляют иные, чем в Центральной Европе, стратегии жизни. Например, для *Cephalanthera rubra* на Южном Урале не выявлена конкурентная стратегия [Ишбирдин и др., 2005а; Ишмуратова и др., 2010]. Вероятно, причиной этому является нахождение ценопопуляций на краю ареала, где происходит смещение как экологических, так и стратегических характеристик вида.

На Южном Урале у орхидей выявлено наличие 4 типов стратегий жизни: CS, CSR, SR, S. Различия в типах стратегий жизни прослеживаются между видами разных жизненных форм: если у видов со стеблекорневыми тубероидами значительна доля видов с SR- и CSR-типами стратегии, то у корневищных орхидей больше видов с CS- и S-типами [Суюндуков, 2014].

Антропогенная устойчивость орхидей

Сопоставление показателей апофитизма орхидей с некоторыми их биологическими особенностями

(жизненная форма, стратегия жизни, цено-группа) позволили разделить виды на 2 группы: уязвимые и относительно устойчивые виды. Для уязвимых видов показатели апофитизма сообществ не достигали 25%, у относительно устойчивых видов – превышали этот рубеж [Ишмуратова и др., 2003г; Суюндуков, 2011, 2014] (рисунок).

1. Группа уязвимых видов. К уязвимым видам относятся: *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. × ventricosum*, *Corallorrhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Neottia nidus-avis*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia*.

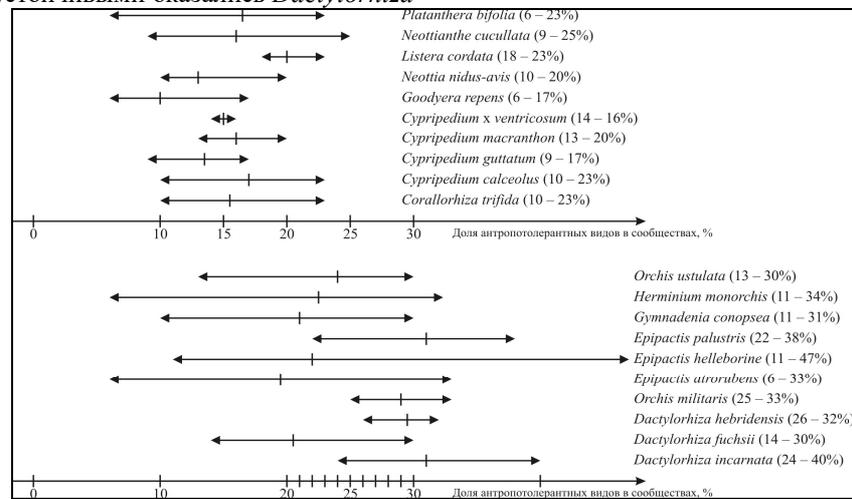
Почти все виды этой группы принадлежат лесной ценофитической группе, лишь *Platanthera bifolia* является опушечно-лесным видом, а *Corallorrhiza trifida* – болотно-лесным. По жизненной форме все уязвимые виды являются корневищными видами, только *Platanthera bifolia* и *Neottianthe cucullata* относятся к видам со стеблекорневыми тубероидами. По системе Раменского-Грайма корневищные виды этой группы относятся к CS (*Cypripedium calceolus*, C.

guttatum, *Goodyera repens*) или *S* стратегам (*Cypripedium macranthon*, *C. × ventricosum*, *Neottia nidus-avis*).

2. Группа относительно устойчивых видов.

Относительно устойчивыми оказались *Dactylorhiza*

fuchsii, *D. hebridensis*, *D. incarnata*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*.



Пределы устойчивости к комплексному антропогенному воздействию видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. В верхней части рисунка – уязвимые виды, в нижней – относительно устойчивые.

Стрелками показана амплитуда значений антропоперантности орхидей, вертикальные отрезки – их средние значения

Эти виды по ценологической приуроченности принадлежат к опушечно-луговой, болотно-луговой или лугово-болотной группам. Лишь *Epipactis helleborine* относится к опушечно-лесной и *Dactylorhiza fuchsii* – к болотно-лесной ценологическим группам. По жизненной форме относительно устойчивые виды относятся к видам со стеблекорневыми тубероидами; только виды рода *Epipactis* (*E. palustris*, *E. helleborine*, *E. atrorubens*) являются корневищными. По типу жизненных стратегий виды этой группы принадлежат к *CSR* (*Dactylorhiza hebridensis*, *D. incarnata*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis militaris*) или *SR* (*Dactylorhiza fuchsii*, *Herminium monorchis*, *Epipactis atrorubens*) типам. Лишь *Orchis ustulata* относится к стресс-толерантам.

Антэкология, консортивные связи и репродуктивная биология

В процессе изучения антэкологии уточнены и дополнены сведения о видовом составе опылителей и синдромах опыления орхидей. Для *Cypripedium calceolus* установлены синдромы мелиттофилии и мийофилии, для *C. guttatum* – синдромы мийофилии [Ишмуратова и др., 2003д, 2005; Кривошеев, Ишмуратова, 2012]. Показано, что *Cypripedium calceolus* обладает широко специализированной энтомофилией, а *C. guttatum* – специализированной. Для *Orchis militaris* описан микромелиттофильный и кантрофильный синдромы опыления [Суюндуков и др., 2008, 2009]. Основными опылителями *Orchis mascula* являются

различные представители родов *Apis* и *Bombus* [Кривошеев, 2015]. Выявлено опыление *Herminium monorchis* паразитическими перепончатокрылыми сем. Ichneumonidae и Braconidae [Кривошеев, Барлыбаева, 2011]. В качестве опылителей *G. conopsea* нам удалось выявить 6 видов ночных бабочек, относящихся к двум семействам – Noctuidae и Sphingidae. Совка *Diachrysia chrysitis* и бражник *Sphinx ligustri* посещают одновременно цветущие с *G. conopsea* особи *Platanthera bifolia*. Оба этих вида орхидей мы относим к фаленофильным, опыляемым ночными бабочками [Кривошеев, Барлыбаева, 2017]. Для ряда орхидных впервые показана консортивная роль жесткокрылых [Кривошеев, 2011], которые могут являться как значимыми опылителями (для *Orchis militaris*, видов рода *Dactylorhiza*), так и фитофагами.

На основе многолетних наблюдений за консортами орхидей была разработана экологическая классификация орхидей Южного Урала, где в качестве классификационного признака рассматривается видовое разнообразие эколого-таксономических групп консортов, выделенных по их экоморфам. Это позволило получить достаточно дискретные группы – когорты и субкогорты. Показано, что вхождение того или иного вида орхидей в определенную когорту не всегда обуславливается таксономической принадлежностью растений. По-видимому, решающими факторами дифференциации являются способы аттракции (например, ширина губы и наличие на ней визуальных указав

телей) [Ишмуратова и др., 2005; Кривошеев, Ишмуратова, 2015].

Подробно изучены биоморфологические характеристики и разнокачественность семян, а также семенная продуктивность ряда видов орхидей. Выявлена взаимосвязь жизненной формой орхидеи и размеров семени и зародыша. Так, для большинства стеблекорневых видов характерны относительно мелкие семена с относительно крупным за-

родышем; для вегетативно подвижных корневищных орхидей, в целом, характерны относительно крупные семена с относительно мелким зародышем [Кривошеев, Ишмуратова, 2009, 2011, 2013; Кривошеев и др., 2015].

Разработан алгоритм подсчета мелких семян с применением программы ImageJ [Суюндуков и др., 2009; Кривошеев и др., 2014] и определена семенная продуктивность 11 видов орхидей (табл. 4).

Таблица 4

Семенная продуктивность некоторых видов орхидных Южного Урала (2009–2012 гг.)

Вид	Локалитет, тип местообитания ЦП	УРСП плода (min-max), шт.	Доля полноценных семян в выборке 1000 шт., %	РСП особи, шт.	РСП ЦП, шт.
<i>Orchis militaris</i>	Предгорья хребта Ирандык, разнотравный луг	12 690±624.3 (7 648-17 144)	91.0	384 450	> 100 млн.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Предгорья хребта Куркак, разнотравный луг	7 361±601.1 (4 034-9 313)	84.2	272 357	> 7.5 млн.
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	Предгорья хребта Куркак, разнотравный луг	4 112±294.1 (2 560-4 857)	91.8	69 930	> 10млн.
<i>D. ochroleuca</i>	Предгорья хребта Куркак, низинное осоковое болото	4 735±259.4 (4 134-6 251)	94.0	99 500	> 4 млн.
<i>D. russowii</i>	Предгорья хребта Куркак, низинное осоковое болото	3 621±125.1 (3 154-4 195)	96.4	66 870	> 2.5 млн.
<i>Epipactis helleborine</i>	Предгорья хребта Ирандык, березовое редколесье	2 212±119.9 (1 839-2 778)	96.6	15 483	до 1.5 млн.
<i>E. palustris</i>	Предгорья хребта Куркак, низинное осоковое болото	4 527±523.0 (2 790-7 342)	99.4	58 844	до 5 млн.
<i>Cypripedium calceolus</i>	Предгорья хребта Урал-Тай, смешанный лес	5 076±573.1 (2 341-7 811)	83.3	4 228	> 120 тыс.
<i>C. macranthon</i>	Предгорья хребта Урал-Тай, смешанный лес	9 795±862.1 (2 308-13 236)	100.0	9 795	> 285 тыс.
<i>C. guttatum</i>	Предгорья хребта Урал-Тай, смешанный лес	7728±778.2 (3 904-11 154)	68.0	5 255	> 250 тыс.
<i>Herminium monorchis</i>	Предгорья хребта Куркак, низинное осоковое болото	581±57.5 (190-702)	72.2	3 380	> 130 тыс.

Данные о семенной продуктивности, как важнейшем показателе репродуктивного успеха вида, используются и при определении его жизненной стратегии, которая своеобразно проявляется в разных частях ареала и условиях обитания популяции. Для изученных видов описаны типы репродуктивных стратегий, соотносящиеся с их жизненными формами. Так, высокие показатели репродуктивного успеха и, в целом, высокая доля генеративных особей в ценопопуляциях характерны для размножающихся только семенами орхидей со стеблекорневыми тубероидами (роды *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*). Этим видам часто свойственна широкая специализация опыления; в качестве переносчиков поллиниариев нами зафиксировано до нескольких десятков таксонов насекомых.

У корневищных видов сравнительно низкие показатели репродуктивного успеха (доли плодородия, семенной продуктивности), которые

также подвержены значительным флюктуациям как в пространстве, так и во времени. Корневищные виды дифференцированы на 2 группы по способам самоподдержания ценопопуляций. Короткокорневищные виды родов *Cypripedium* (*C. calceolus*, *C. macranthon*) и *Epipactis* (*E. atrorubens*, *E. helleborine*), вследствие более низкого потенциала вегетативного размножения, в большей степени реализуют половой тип размножения. Длиннокорневищные виды родов *Cypripedium* (*C. guttatum*) и *Epipactis* (*E. palustris*) в большей степени реализуют «малозатратный» вегетативный тип размножения. Также число таксонов потенциальных опылителей у обеих этих групп очень небольшое, иногда представленное лишь одной экологической группой насекомых [Суюндуков, Кривошеев, 2014; Кривошеев и др., 2015].

Итогом многолетних исследований экологии репродукции орхидных стали эколого-биологи-

ческие паспорта видов на Южном Урале, включающие информацию об эколого-фитоценологических характеристиках, сроках цветения, системе аттракции, таксономическом составе консортов, синдроме опыления, коадаптивном комплексе с участием вида, эффективности плодообразования, семенной продуктивности, разнокачественности се-

мян и структуре популяций [Кривошеев, 2012; Кривошеев и др., 2015]. В табл. 5 приведен пример эколого-биологического паспорта *Orchis militaris*. Эти данные могут быть использованы при разработке методов охраны и сохранения популяций орхидных и ведении Красных книг.

Таблица 5

Эколого-биологический паспорт *Orchis militaris* L. на Южном Урале

Вид орхиден	<i>Orchis militaris</i> L.		
Фитоценоареал, сообщества	1. Сообщества союза <i>Cirsio-Hordeion</i> Mirk. In Karpovetal. Ex Golub 1994 класса <i>Scorzonero-Junceteagerardii</i> Golubetal. 2001 – влажные солонцеватые луга 2. Сообщества порядков <i>Molinietalia</i> Koch 1926 и <i>Galietaliaveri</i> Mirk. Et Naumova 1986 класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> R. Тх. 1937 – влажные луга		
Фенофазы /Фенодаты	бутонизация	Цветение	плодоношение
	05.05–04.06.	30.05–26.05.	15.07–01.08.
Аттрактанты	цвет, аромат		
Консорты (достоверные опылители подчеркнуты)	Apidae (<i>Anthophora borealis</i> Mor., <i>Andrena cineraria</i> L. <i>Andrena</i> sp.), Lycaenidae (р. <i>Lycaena</i>), Papilionidae (<i>Parnassius mnemosyne</i> Linn.), Formicidae , подотряд Aphidinea , надсем. Aphidoidea , Scarabaeidae (<i>Epicometis hirta</i> Poda), Cerambycidae (<i>Pachyta quadrimaculata</i> L.), Oedemeridae (<i>Oedemera nobilis</i>), Nitidulidae (<i>Meligethes</i> sp.), Cantharidae (<i>Malachius bipustulatus</i> L., <i>M. coccineus</i> Waltl., <i>Cantharis lateralis</i> L.), отр. Thysanoptera , Chrysomilidae (<i>Phyllodecta decempunctata</i> , <i>Smaragdina salicina</i> Scopoli), Elateridae (<i>Corumbites</i> sp.)		
Группы консорции	HF, HH, LR, DM, CP, CF		
Синдром опыления	широкоспециализированная энтомофилия		
Коадаптивный комплекс	луговой раннелетний с широким кругом опылителей		
Плодообразование	60.8 – 65.0 %		
Семенная продуктивность, шт.	число семян в плоде	PCП особи RSP	семена с зародышем, %
	12 690 (7 648–17 144)	384 450	91.0
Размерные характеристики семян	размеры семян, мкм		размеры зародыша, мкм
	94.97±2.86×35.82±1.00		30.38±0.77×28.15±0.92

Заключение

На сегодняшний день по единой схеме, с применением единых подходов и методов, ведутся комплексные исследования видов сем. *Orchidaceae* Juss. флоры РБ на охраняемых и иных территориях. Итогом исследований в традиционных и новых направлениях является описание стратегий жизни видов и разработка на этой основе мер и способов их охраны.

При разработке мероприятий по охране редких и исчезающих видов очень важным является выявление стратегий жизни видов как показателя, интегрирующего все их биологические особенности [Ишбирдин, Ишмуратова, 2009; Суюндуков, 2014; Ишмуратова, 2015]. В связи с тем, что каждая орхидея характеризуется определенной стратегией жизни, виды по-разному реагируют на стресс и нарушения, в том числе и антропогенные. Наиболее уязвимыми к антропогенным воздействиям являются корневищные виды с S- или CS-типами жизненных стратегий. Для этой группы видов любые антропогенные воздействия против-

показаны. Наиболее эффективной формой охраны отмеченных видов является охрана на ООПТ.

Относительно устойчивыми являются виды с CSR- или SR-типами стратегий: тубероидные виды и корневищные виды рода *Epipactis*. Чтобы обеспечить их устойчивое существование в природных экосистемах, необходимо принимать во внимание наличие эксплерентной составляющей в стратегии их жизни.

Различные разделы исследований в разные годы были выполнены при поддержке ГНТП АНРБ (1999–2007) и ГНТП РБ «ИННО-2008, 2009»; грантов РБ для молодых ученых и молодежных научных коллективов (2008, 2015); Целевой программы Президиума РАН «Поддержка молодых ученых» (2005), ОБН РАН (2006–2007), гранта РФФИ (проект 08-04-97037-р_поволжье_a) (2008–2010), гранта РФФИ (проект 14-04-31697 мол_a) (2014–2015).

Библиографический список

Атлас Республики Башкортостан. Уфа, 2005. 419 с.
Барлыбаева М.Ш. Биология, экология и монито-

- ринг некоторых видов сем. *Orchidaceae* в Южно-Уральском государственном природном заповеднике: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2016. 23 с.
- Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П. *Epipactis atrorubens* в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Междунар. конф. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2011. С. 53–55.
- Барлыбаева М.Ш., Горичев Ю.П., Ишмуратова М.М. Орхидные Южно-Уральского заповедника: систематический состав, ботанико-географический анализ, распространение // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 5 (2). С. 55–59.
- Барлыбаева М.Ш. и др. Новые местонахождения редких и ресурсных видов флоры Республики Башкортостан // Доклады Башкирского университета. 2018. Т. 3, № 5. С. 504–508.
- Барлыбаева М.Ш. и др. Флористические находки в Республике Башкортостан // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 1. С. 1–6.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. Особенности биологии, мониторинг состояния ценопопуляций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) в Южно-Уральском заповеднике // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. 2014. Вып. 2. С. 16–27.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. Мониторинг состояния ценопопуляций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 21–26.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. Состояние ценопопуляций *Listera ovata* (L.) R. Br. и *Listera cordata* (L.) R. Br. в Южно-Уральском заповеднике // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: тез. Всерос. науч.-практ. конф. Петрозаводск, 2016. С. 32–33.
- Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г. *Cypripedium guttatum* Sw. в Южно-Уральском государственном природном заповеднике // Популяционная экология растений и животных: материалы I Междунар. молодеж. науч. конф. Уфа, 2015. С. 204–208.
- Бейдеман И.Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 333–366.
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск. 1974. 156 с.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Гиляров М.С. Исследование почвенной фауны и некоторые наблюдения над насекомыми при геоботанических исследованиях // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 501–519.
- Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: сб. науч. тр. Миасс, 1999. Вып. 1. С. 141–160.
- Жукова Л.А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2004. С. 13–15.
- Жукова Л.А. и др. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2010. 368 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Зуконн Г., Эльверс Г., Мтмес Г. Изучение экологии урбанизированных территорий (на примере Западного Берлина) // Экология. 1981. № 6. С. 15–21.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА. Нижний Тагил, 2004а. С. 80–85.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004б. Ч. 2. С. 113–120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К вопросу о развитии видовых стратегий охраны редких видов флоры Республики Башкортостан // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 2007. С. 9–11.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. О некоторых новых подходах, методах и результатах мониторинговых исследованиях объектов охраны растительного мира // Аграрная Россия. 2009а. С. 5.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2009б. Вып. 1. С. 59–72.
- 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. 2005а. Вып. 1 (9). С. 85–98.
- Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И. Растительность горного массива Ирмель: синтаксо-

- номия и вопросы охраны. Уфа, 1996. 109 с.
- Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Направления и методы исследования редких и ресурсных видов флоры Республики Башкортостан // Аграрная Россия. 2009. Спец. выпуск. С. 6.
- Ишмуратова М.М. и др. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем. 2010. 176 с.
- Ишмуратова М.М. и др. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Растительные ресурсы. 2003а. Т. 39, вып. 2. С. 1–17.
- Ишмуратова М.М. и др. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Растительные ресурсы. 2003б. Т. 39, вып. 2. С. 18–37.
- Ишмуратова М.М. и др. Антэкология и консорты *Cypripedium calceolus* L. // Итоги биологических исследований 2001 г.: сб. науч. тр. Уфа, 2003д. Вып. 7. С. 181–182.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 3. Корнеотпрысковые виды // Растительные ресурсы. 2003в. Т. 39, вып. 2. С. 38–41.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р. Орхидеи в Башкортостане: состояние и вопросы охраны // Вестник АН РБ. 2006. Т. 11, № 2. С. 18–23.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р. Состояние и вопросы охраны орхидей в Республике Башкортостан // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 3, № 7 (35). С. 175–178.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
- Кривошеев М.М. Жесткокрылые консорты орхидных умеренной зоны // Материалы IX Междунар. науч. конф. Охрана и культивирование орхидей. СПб.; М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2011. С. 245–249.
- Кривошеев М.М. Экология репродукции некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Южного Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012. 15 с.
- Кривошеев М.М. К вопросу о синдроме опыления *Orchis mascula* (L.) L. (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале // Биоразнообразие и механизмы адаптации организмов в условиях естественного и техногенного загрязнения: материалы Всерос. науч. конф. Сибай, 2015. С. 48–51.
- Кривошеев М.М., Барлыбаева А.А. Особенности репродукции *Herminium monorchis* (L.) R. Br. (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале // Вестник Оренбургского ГУ. 2011. № 12. С. 96–98.
- Кривошеев М.М., Барлыбаева М.Ш. Опылители *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orcidaceae* Juss.) на Южном Урале // Экологические проблемы промышленных городов: сб. науч. тр. Саратов, 2017. С. 345–348.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Структура и дифференциация состава опылителей растений видов р. *Cypripedium* (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (7). С. 1767–1770.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Экологическая классификация орхидных (*Orchidaceae* Juss.) умеренной зоны по составу групп консортов // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 110–117.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Морфометрические характеристики семян различных жизненных форм орхидных умеренной зоны // Ботанические исследования на Урале. Пермь, 2009. С. 200–202.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Особенности морфологии семян орхидных Южного Урала // Материалы IX Междунар. науч. конф. Охрана и культивирование орхидей. СПб.; М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2011. С. 249–253.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М. Эндогенная изменчивость семян и зародышей *Dactylorhiza ochroleuca* (Wüsten. ex BOLL) Holub (*Orchidaceae* Juss.) // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3 (4). С. 1323–1325.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (*Orchidaceae* Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014, № 3, Ч. 3. С. 49–57.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В. Создание паспорта редких видов на примере орхидных умеренной зоны // Сб. материалов 2 Всерос. науч.-практ. конф. Волгоград, 2015. С. 132–136.
- Кривошеев М.М., Феоктистова Я.А. Опыт применения видео наблюдения за опылителями орхидных умеренной зоны // Всерос. науч.-практ. конф. Растения в холодном климате. Якутск, 2017. С. 140–144.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской обл. (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М., 1981. 96 с.
- Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
- Набиуллин М.И. Биология и охрана некоторых

- корневищных видов семейства *Orchidaceae* на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных территориях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2008. 16 с.
- Набиуллин М.И. Ценопопуляционные характеристики *Cypripedium × ventricosum* (сем. *Orchidaceae*) на Южном Урале // Редкие и исчезающие виды животных и растений Республики Башкортостан: материалы ведения Красной книги Республики Башкортостан за 2012 г. Уфа, 2012. Вып. 4. С. 3–4.
- О Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 г.: Распоряжение Правительства РФ от 17 февр. 2014 г. № 212-р.
- Об утверждении Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов: Приказ МПР РФ от 6 апр. 2004 г. № 323.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.;Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарев А.Н. Некоторые аспекты антропоэкологических исследований // Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та. 1968. Т. 23, № 3. С. 7–13.
- Пушкарева О.В. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. на Южном Урале: особенности биологии, эколого-фитоценоотические и популяционные характеристики, стратегия жизни: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2013. 19 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Сер. 3, вып. 3. С. 7–204.
- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа, 2010. 414 с.
- Ростова Н.С. Корреляции: Структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 308 с.
- Суюндуков И.В. Вопросы охраны видов сем. *Orchidaceae* на территории Республики Башкортостан // Проблемы Красных книг регионов России: материалы межрегион. науч.-практ. конф. Пермь, 2006. С. 186–189.
- Суюндуков И.В. Стратегии жизни некоторых видов сем. *Orchidaceae* (Juss.) и вопросы охраны орхидей на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2014. 43 с.
- Суюндуков И.В. Устойчивость некоторых видов семейства *Orchidaceae* к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 5 (3). С. 108–112.
- Суюндуков И.В. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале (Башкортостан): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2002. 19 с.
- Суюндуков И.В. Экологический и ценоценотический спектры семейства *Orchidaceae* в Республике Башкортостан // Устойчивое развитие территорий: теория и практика: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Уфа, 2009. С. 223–225.
- Суюндуков И.В., Кривошеев М.М. Репродуктивные стратегии орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале // Фундаментальные исследования. 2014. № 5 (ч. 1). С. 79–83.
- Суюндуков И.В., Кривошеев М.М., Шамигулова А.С. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* на Южном Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. С. 168–171.
- Суюндуков И.В. и др. *Orchis militaris* L. (*Orchidaceae*) на Южном Урале // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск, 2008. С. 194–196.
- Татаренко И.А. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Татаренко И.А. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Шамигулова А.С. Особенности биологии и экологии, динамика ценопопуляций *Orchis militaris* L. в степной зоне Башкирского Зауралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012. 18 с.
- Frank D. Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1990. B. 32. 167 p.
- Jakoviak B. Atlas roślin naczyniowych w Poznaniu. Poznan, 1993. 409 p.
- Nilsson L.A. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (*Orchidaceae*) // Botaniska Notiser. 1978. Vol. 131. p. 355–368.
- Nilsson L.A. Orchid pollination biology // Trends in Ecology and Evolution. 1992. Vol 7. 259 p.
- Schlüter H. Vegetationsmerkmale zur Kennzeichnung und Bewertung von Hemerobie und ökologischer Stabilität // Erfassung und Bewertung antropogener Vegetationsveränderungen. Teil. II. Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ., 1987. B. 25. P. 13–19.

References

Atlas Respubliki Baškortostan [Atlas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, 2005. 419 с. (In Russ.).

- Barlybaeva M.Sh. *Biologija, ekologija i monitoring nekotorych vidov sem. Orchidaceae v Južno-Uralskom gosudarstvennom prirodnom zapovednike. Avtoref. diss.... kand. biol. nauk* [Biology, ecology and monitoring of some species of seeds. Orchidaceae in the South Ural state nature reserve. Abstract Cand. Diss.]. Ufa, 2016. 23 p. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Gorichev Yu.P. [*Epipactis atropurpurea* in the South Ural state natural reserve]. *Ochrana i kul'tivirovanie orchidej* [Protection and cultivation of orchids. Materials of the IX International conference]. Moscow, KMK Publ., 2011, pp. 53-55. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Gorichev Yu.P., Ishmuratova M.M. [Orchid of the South Ural reserve: systematic composition, Botanical and geographical analysis, distribution]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. V. 13, N 5(2) (2011): pp. 55-59. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Ilyina I.V., Krivosheev M.M., Mukhametshina L.V., Nabiullin M.I., Sundukov I.V. [New locations of rare and resource plant species of the Republic of Bashkortostan]. *Doklady Baškirkogo universiteta*. V. 3, N 5 (2018c): pp. 504-508. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ishbirdin A.R., Suyundukov I.V., Ishmuratova M.M., Ilyina I.V., Krivosheev M.M., Mukhametshina L.V., Nabiullin M.I., Baryshnikova N.I., Nesgovorova O.V. [Floristic finds in the Republic of Bashkortostan]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2019): pp. 1-6. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. [Biology, monitoring of populations of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) in the South-Ural nature reserve] *Trudy Južno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika*. Iss. 2 (2014): pp. 16-27. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. [Monitoring the status of populations of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) in the South Ural state natural reserve]. *Ochrana i kul'tivirovanie orchidej* [Protection and cultivation of orchids. Materials of X International scientific-practical conference] Minsk, 2015, pp. 21-26. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. [State of coenopopulations *Listera ovata* (L.) R. Br. and *L. cordata* (L.) R. Br. in the South Ural reserve]. *Naučnye issledovanija v zapovednikach i nacional'nykh parkach Rossii* [Research in reserves and national parks of Russia: Theses of the all-Russian scientific and practical conference]. Petrozavodsk, 2016, pp. 32-33. (In Russ.).
- Barlybaeva M.Sh., Ismurzina M.G. [*Cypripedium guttatum* Sw. in the South Ural state natural reserve]. *Populjacionnaja ekologija rastenij i životnyh* [Population ecology of plants and animals. Materials of the I International youth scientific conference]. Ufa, 2015, pp. 204-208. (In Russ.).
- Beideman I.N. *Izučenie fenologii rastenij* [The study of phenology of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 333-366. (In Russ.).
- Beideman I.N. *Metodika izučenija fenologii rastenij i rastitelnyh soobščestv* [Methods of studying phenology of plants and plant communities]. Novosibirsk, 1974. 156 p. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. *Orchidnye Rossii* [Orchids of Russia (biology, ecology and protection)]. Moscow, KMK Publ., 2014. 437 p. (In Russ.).
- Gilyarov M.S. [Study of soil fauna and some observations on insects in geobotanical studies]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1964, V. 3, pp. 501-519. (In Russ.).
- Zhirnova T.V. [Orchids of the Bashkir reserve (South Urals)] *Izučenie prirody v zapovednikach Baškortostana* [Study of nature in nature reserves of the Republic of Bashkortostan. Collection of proceedings]. Miass, 1999, Iss. 1, pp. 141-160. (In Russ.).
- Zhukova L.A. [Bioindication assessments of ecological diversity of plant communities and their components]. *Principy i sposoby sochranenija bioraznobrazija* [Principles and methods of biodiversity conservation. Sat. mater. All-Russian scientific conference]. Yoshkar-Ola, 2004, pp. 13-15. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Dorogov A.Yu., Turmuhametova N.In., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A. *Ėkologičeskie škaly i metody analiza Ėkologičeskogo raznobrazija rastenij* [Ecological scale and methods of ecological analysis of plant diversity]. Yoshkar-Ola, 2010. 368 p. (In Russ.).
- Zlobin Y.A. *Principy i metody cenotičeskich populjacij rastenij* [Principles and methods of coenotical plant populations]. Kazan, 1989. 146 p. (In Russ.).
- Sukopp, G., Elvers G., Mttes G. [Study of the ecology of the urbanized territories (on the example of West Berlin)]. *Ėkologija*. N 6 (1981): pp. 15-21. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [To estimation of the vitality of coenopopulations of *Rhodiola iremelica* Boriss. on the size spectrum]. *Učenyje zapiski NTGSPA*. Nizhny Tagil, (2004a): pp. 80-85. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [Adaptive morphogenesis and ecological-coenotic survival strategies of herbaceous plants]. *Metody populjacionnoj biologii* [Methods of population biology. Materials of the VII all-Russian population seminar]. Syktyvkar, 2004b, Part 2, pp. 113-120. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [To the question about the development of specific strategies for the protection of rare species of the flora of the Republic of Bashkortostan]. *Biologičeskoe raznobrazие. Introdukcija rastenij* [Biological diversity. Plant introduction. Proceedings of the Fourth International scientific conference]. St-Petersburg, 2007, pp. 9-11. (In Russ.).

- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [On some new approaches, methods and results of monitoring studies of the objects of plant protection]. *Agrarnaja Rossia*. N 1-I (2009): p. 5. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova, M.M., [Some directions and results of research of rare species of flora of the Republic of Bashkortostan]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologija. Nauki o Zemle*. Iss. 1 (2009b): pp. 59-72. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. [Life Strategies of cenopopulation *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir state reserve]. *Vestnik Nižegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Biologija*. Iss. 1(9) (2005a): pp. 85-98. (In Russ.).
- Ishbirdin A.R., Mullagulov R.Yu., Yanturin S.I. *Rastitelnost' gornogo massiva Iremel': sintaksonomija i voprosy ochrany* [Vegetation of the mountain massif Iremel: syntaxonomy and protection]. Ufa, 1996. 109 p. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Ishbirdin A.R. [Directions and methods of research of rare and resource species of flora of the Republic of Bashkortostan]. *Agrarnaja Rossia*. Special iss. (2009c): p. 6. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Nabiullin M.I., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. *Orchidei Baškirskogo zapovednika i sopredelnyh territorij* [Orchid of the Bashkir nature reserve and adjacent territories]. Ufa. Gilem Publ., 2010. 176 p. (In Russ.).
- Ishmuratova M. M., Suyundukov I. V., Ishbirdin A. R., Zhirnova T. V. [State of coenopopulations of some types of fam. *Orchidaceae* in the Southern Urals. Message 1. The view from steamcommunity ruberoidny]. *Rastitel'nye resursy*. V. 39. Iss. 2 (2003a): pp. 1-17. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R., Zhirnova T.V. [State of coenopopulations of some types of SEM. *Orchidaceae* in the southern Urals. Message 2. Rhizome species]. *Rastitel'nye resursy*. V. 39. Iss. 2 (2003b): pp. 18-37. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. [State of coenopopulations of some types of SEM. *Orchidaceae* in the southern Urals. Message 3. Root-spraying species]. *Rastitel'nye resursy*. V. 39. Iss. 2 (2003c): pp. 38-41. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V. Zhirnova T.V., Magafurov A.M. [Antecology and consorti *Cypripedium calceolus* L.]. *Itogi biologičeskich issledovanij 2001 g.* [Results of biological studies 2001. Collection of scientific works]. Ufa, 2003d, Iss. 7, pp. 181-182. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. [Orchids in Bashkortostan: status and protection]. *Vestnik AN RB*. V. 11, N 2 (2006): pp. 18-23. (In Russ.).
- Ishmuratova I.M., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. [the state and issues of Orchid protection in the Republic of Bashkortostan]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologija i ekologija*. Iss. 3, N 7 (35) (2007): pp. 175-178. (In Russ.).
- Kleopov Y.D. *Analiz flory širokolistvennyh lesov evropejskoj časti SSSR* [Analysis of broadleaved forests flora in the European part of the USSR]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1990. 352 p. (In Russ.).
- Krivosheev M.M. [Coleoptera consorts of Orchid temperate zone]. *Ochrana i kul'tivirovanie orchidej* [Proceedings of the IX International scientific conference "Protection and cultivation of orchids"]. St-Petersburg, Moscow, KMK Publ., 2011, pp. 245-249. (In Russ.).
- Krivosheev M.M. *Ėkologija reprodukcii nekotoryh vidov orchidnyh (Orchidaceae Juss.) Južnogo Urala. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Ecology of reproduction of some species of orchids (*Orchidaceae* Juss.) of the Southern Urals. Abstract Cand. Diss.]. Ufa, 2012. 15 p. (In Russ.).
- Krivosheev M.M. [To the question of the *Orchis mascula* (L.) L. (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals]. *Bioraznoobrazie i mehanizmy adaptacii organizmov v uslovijach estestvennogo i tehnogenogo zagryznenija* [Biodiversity and mechanisms of adaptation of organisms in natural and man-made pollution. Proceedings of the all-Russian scientific conference]. Sibai. 2015, pp. 48-51. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Barlybaeva A.A. [Features reproductions *Herminium monorchis* (L.) R. Br (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. N 12 (2011): pp. 96-98. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Barlybaeva M.Sh. [Pollinators of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. s. l. (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals]. *Ėkologičeskie problemy promyšlennyh gorodov* [Environmental problems of industrial cities. Collection of scientific papers]. Saratov, 2017, pp. 345-348. (In Russ.).
- Krivosheev M.M. Ishmuratova M.M. [Structure and differentiation of the composition of pollinators of the plant species of g. *Cypripedium (Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. V. 14, N 1 (7) (2012): pp. 1767-1770. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M. [Environmental classification of orchids (*Orchidaceae* Juss.) temperate zone on the composition of groups of consorts]. *Ochrana i kul'tivirovanie orchidej* [Protection and cultivation of orchids. Proceedings of the X International scientific-practical conference]. Minsk, 2015 pp. 110-117. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M. [Morphometric characteristics of seeds of different life forms of Orchid temperate zone]. *Botaničeskie issledovanija na Urale* [Botanical studies in the Urals]. Perm, 2009, pp. 200-202. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M. [Features of morphology of seeds of orchids of the southern

- Urals]. *Ochrana i kul'tivirovanie orchidej* [Protection and cultivation of orchids. Proceedings of the IX International scientific conference]. St-Petersburg, Moscow, KMK Publ., 2011, pp. 249-253. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M. [Endogenous variability of seeds and embryos of *Dactylorhiza ochroleuca* (Wüsten. ex Boll) Holub (*Orchidaceae* Juss.)] *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. V. 15, N 3 (4) (2013): pp. 1323-1325. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M. M., Suyundukov I.V. [Indicators of seed productivity of some species of orchids (*Orchidaceae* Juss.) Southern Urals, calculated using the program ImageJ]. *Vestnik Nižegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Biologija*. N 3, Part 3 (2014): pp. 49-57. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V. [Creation of rare species passport on the example of Orchid temperate zone]. *Upravlenie regional'nymi Krasnymi knigami: dostiženija, problemy i perspektivy* [Proceedings of the II all-Russian scientific and practical conference]. Volgograd, 2015, pp. 132-136. (In Russ.).
- Krivosheev M.M., Feoktistova Ya.A. [Experience in the application of video surveillance of the temperate zone of orchids]. *Rastenija v chłodnom klimate* [All-Russian scientific and practical conference "Plants in cold climates"]. Yakutsk, 2017, pp. 140-144. (In Russ.).
- Kulikov P.V. *Konspekt flory Čeljabinskoy oblasti (sosudistyje rastenija)* [Summary of the flora of the Chelyabinsk region (vascular plants)]. Ekaterinburg, Miass, Geotour Publ., 2005. 537 p. (In Russ.).
- Levina R.E. *Reproduktivnaja biologija semennyh rastenij* [Reproductive biology of seed plants. Overview of the problem]. Moscow, 1981. 96 p. (In Russ.).
- Martynenko V.B., Solomesh A.I., Zhirnova T.V. *Lesa Baškirkogo gosudarstvennogo prirodnoho zapovednika: sintaksonomija i prirodoochranaja značimost'* [Forest of the Bashkir state natural reserve: syntaxonomy and conservation importance]. Ufa, 2003. 203 p. (In Russ.).
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Nauka o rastitelnosti* [Science of vegetation (history and current state of the basic concepts)]. Ufa, 1998. 413 p. (In Russ.).
- Nabiullin M.I. *Biologija i ochrana nekotorych korneviščnyh vidov semejstva Orchidaceae na ochranaemych (Bašgoszapovednik) i sopredelnyh territorijach. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk.* [Biology and protection of some rhizomatous species of the family *Orchidaceae* in the protected (Belgospatent) and neighboring territories. Abstract Cand. Diss.]. Perm, 2008. 16 p. (In Russ.).
- Nabiullin M.I. [Cenopopulation characteristics of *Cypripedium × ventricosum* (fam. *Orchidaceae*) in the Southern Urals]. *Redkie i isčezajuščie vidy životnyh i rastenij Respubliki Baškortostan* [Rare and endangered species of animals and plants of the Republic of Bashkortostan. Materials of the Red book of the Republic of Bashkortostan for 2012]. Ufa, 2012, pp. 3-4. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 9-19. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Some aspects anthecological research]. *Učenyje zapiski Ul'janovskogo pedagogičeskogo instituta*. V. 23, N 3 (1968): pp. 7-13. (In Russ.).
- Pushkareva O.V. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. *na Južnom Urale: osobennosti biologii, ekologo-fitocenotičeskie i populjacionnye charakteristiki, strategija žizni. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [*Epipactis helleborine* (L.) Crantz. in the Southern Urals: features of biology, ecological and phytocenotic and population characteristics, life strategy. Abstract Cand. Diss.]. Ufa, 2013. 19 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. [Works on the life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Geobotanika*. Ser. 3, Iss. 3 (1950): pp. 7-204. (In Russ.).
- Reestr osobo ochranjaemyh prirodnyh territorij Respubliki Baškortostan* [Register of specially protected natural areas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, 2010. 414 p. (In Russ.).
- Rostova N.S. *Korreljacija: Struktura i izmenčivost* [Correlations: Structure and variability]. St-Petersburg, 2002. 308 p. (In Russ.).
- Strategii sochranenija redkich i nachodjaščichsja pod ugrozoi isčeznovenija vidov životnyh, rastenij i gribov* [Strategies for the conservation of rare and endangered species of animals, plants and fungi]. Order of MNR of the Russian Federation from 06.04.2004. N 323 "About the statement of Strategy of preservation of rare and endangered species of animals, plants and mushrooms". (In Russ.).
- Strategii sochranenija redkich i nachodjaščichsja pod ugrozoi isčeznovenija vidov životnyh, rastenij i gribov* [Strategies for the conservation of rare and endangered species of animals, plants and fungi]. The order of the Government of the Russian Federation from 17. 02.2014. N 212-p " about Strategy of preservation of rare and endangered species of animals, plants and mushrooms in the Russian Federation for the period till 2030». (In Russ.).
- Suyundukov I.V. [Issues of protection of species of fam. *Orchidaceae* on the territory of the Republic of Bashkortostan]. *Problemy Krasnyh knig regionov Rossii* [Problems of Red books of Russian regions. Materials Mezhhregion. scientific.-prakt. conf.]. Perm, 2006, pp. 186-189. (In Russ.).
- Suyundukov I.V. *Strategii žizni nekotorych vidov sem. Orchidaceae (Juss.) i voprosy ochrany orchidej na Južnom Urale. Avtoref. diss. ... doktora biol. nauk* [Life Strategies of some species of fam.

- Orchidaceae* (Jus.) and the protection of orchids in the southern Urals. Abstract of thesis diss. Dr. Biol. Sciences]. Ufa, 2014. 43 p. (In Russ.).
- Suyundukov I.V. [Resistance of some species of the *Orchidaceae* family to anthropogenic impacts in the southern Urals] *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. T. 13, N 5 (3) (2011): pp. 108-112. (In Russ.).
- Suyundukov I.V. *Osobennosti biologii, sostojanie cenopopulacij nekotorych vidov semejstva Orchidaceae na Južnom Urale (Baškortostan)*. Avtoref. diss. ...kand. biol. nauk [Features of biology, the state of coenopopulations of some species of the *Orchidaceae* family in the southern Urals (Bashkortostan). Abstract Cand. Diss.]. Perm, 2002. 19 p. (In Russ.).
- Suyundukov I.V. [Ecological and cenotic spectra of the *Orchidaceae* family in the Republic of Bashkortostan]. *Ustojčivoje rasvitie nerritorij* [Sustainable development of territories. Theory and practice. Materials of the all-Russian scientific-practical conference]. Ufa, Gilem Publ., 2009. pp. 223-225. (In Russ.).
- Suyundukov I.V., Krivosheev M.M. [Reproductive strategies of orchids (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals]. *Fundamental'nye issledovanija*. N 5 (part 1) (2014): pp. 79-83. (In Russ.).
- Suyundukov I.V., Krivosheev M.M., Shamigulova A.S. [Some features of reproductive biology of *Orchis militaris* in the Southern Urals]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. (2009): pp. 168-171. (In Russ.).
- Suyundukov I.V., Sabitova A.S., Krivosheev M.M., Nazarkulova R.R. [*Orchis militaris* L. (*Orchidaceae*) in the Southern Urals]. *Sovremennoe sostojanie i puti razvitija populacionnoj biologii* [Modern state and ways of development of population biology: proceedings of X all-Russian population seminar]. Izhevsk, 2008, pp. 194-196. (In Russ.).
- Tatarenko I.A. *Orchidnye Rossii: žiznennye formy, biologija, voprosy ochrany* [Orchids of Russia: life forms, biology, protection]. Moscow, Argus Publ., 1996. 207 p. (In Russ.).
- Tatarenko I.A. *Biomorfologija orchidnych (Orchidaceae Juss.) Rossii i Japonii*. Avtoref. diss. ...doctora biol. nauk [Biomorphology orchids (*Orchidaceae* Juss.) Russia and Japan: Abstract Dr. Diss.]. Moscow, 2007. 48 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. [Age range of phyto cenosis populations as a function of time and energetic wave processes]. *Biologičeskie nauki*. N 2 (1975): pp. 7-34. (In Russ.).
- Mirkin B.M., ed. *Flora i rastitel'nost' Južno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnoho zapovednika* [Flora and vegetation of the South Ural state nature reserve]. Ufa, Gilem Publ., 2008. 528 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S. et al. *Cenopopulyacii rastenij* [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russ.).
- Tsyganov D.N. *Fitoindikacija ekologičeskich režimov v podzone chvojno-širokolistvennyh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 198 p. (In Russ.).
- Shamigulova A.S. *Osobennosti biologii i ekologii, dinamika cenopopulacij Orchis militaris L. v stepnoj zone Baškirskego Zaural'ja*. Avtoref. dis. ...kand. biol. nauk [Features of biology and ecology, dynamics of cenopopulations of *Orchis militaris* L. in the steppe zone of the Bashkir Trans-Urals. Abstract Cand. Diss.]. Ufa, 2012. 18 p. (In Russ.).
- Frank D. Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg, Martin-Luther-Universität, 1990. B. 32. 167 p.
- Nilsson L.A. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (*Orchidaceae*). *Botaniska Notiser*. V. 131 (1978): pp. 355-368.
- Nilsson L.A. Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution*. V. 7 (1992): 1-259 p.
- Schlüter H. Vegetationsmerkmale zur Kennzeichnung und Bewertung von Hemerobie und ökologischer Stabilität. Erfassung und Bewertung antropogener Vegetationsveränderungen. Teil II. Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ., 1987. B. 25. S. 13-19.
- Jakoviak B. Atlas roślin naczyniowych w Poznaniu. Poznan, 1993. 409 p.

Поступила в редакцию 19.04.2019

Об авторах

Ишмуратова Майя Мунировна, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и общей биологии ФГБОУВО «Башкирский государственный университет»
ORCID: 0000-0001-8379-574X
 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32; ishмуратова@mail.ru; (347)2726370
 главный научный сотрудник
 ФГБУ «Башкирский государственный природный заповедник»

About the authors

Ishmuratova Maya Munirovna, doctor of biology, professor of the Department of physiology and biology
 Bashkir State University.
ORCID: 0000-0001-8379-574X
 450076, Republic of Bashkortostan, Ufa, Zaki Validi str., 32; ishмуратова@mail.ru; (347)2726370
 chief scientific officer
 Bashkir State Natural Reserve

Суюндуков Ильгиз Варисович, доктор биологических наук, доцент, декан естественно-технического факультета
Сибайский институт (филиал) БашГУ
ORCID: 0000-0003-2472-6060
453837, РБ, г. Сибай, ул. Белова, 21;
sujundukov11@mail.ru; 8-9639001725

Suyundukov Ilgiz Varisovich, doctor of biology, associate professor, Deccan of the faculty of natural technology
Sibay Institute (Branch) of Bashkir state University.
ORCID: 0000-0003-2472-6060
453837, Russia, RB, Sibay, ul. Belova, 21;
sujundukov11@mail.ru; 8-9639001725

Ишбирдин Айрат Римович, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и общей биологии
ФГБОУВО «Башкирский государственный университет»
ORCID: 0000-0003-4815-145X
450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32; ishbirdin@mail.ru;
(347)2726370

Ishbirdin Airat Rimovich, doctor of biology, professor of the Department of physiology and General biology
Bashkir State University.
ORCID: 0000-0003-4815-145X
450076, Russia, Republic of Bashkortostan, Ufa, street Zaki Validi, 32; ishbirdin@mail.ru;
(347)2726370

Барлыбаева Миляуша Шарифулловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
ФГБУ «Южно-Уральский государственный природный заповедник»
ORCID: 0000-0002-9395-2400
453560, Республика Башкортостан, Белорецкий район, д. Реветь; mil.barlybaeva@yandex.ru;
(34792)76810

Barlybaeva Milyausha Sharifullova, candidate of biology, senior researcher
FGBU «South Ural state natural reserve».
ORCID: 0000-0002-9395-2400
453560, Russia, Republic of Bashkortostan, Beloretsk district, Revet village;
mil.barlybaeva@yandex.ru; (34792)76810

Набиуллин Марс Ишдавлетович, кандидат биологических наук, зам. директора по научно-исследовательской работе
ФГБУ «Башкирский государственный природный заповедник»
ORCID: 0000-0001-8385-1676
453580, Республика Башкортостан, Бурзянский район, с. Старосубхангулово, ул. Труда, 6;
nabiullinmars@mail.ru; 8-9279386575

Nabiullin Mars Ishdavletovich, candidate of biology, Deputy Director for research
Bashkir State Natural Reserve.
ORCID: 0000-0001-8385-1676
453580, Russia, Republic of Bashkortostan, Burzyansky district, Starosubhangulovo, ul. Truda, 6; nabiullinmars@mail.ru; 8-9279386575

Кривошеев Михаил Михайлович, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии и общей биологии
ФГБОУВО «Башкирский государственный университет»
ORCID: 0000-0003-1306-1614
450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32; m.m.krivosheev@mail.ru;
8-9279515818

Krivosheev Mikhail Mikhailovich, candidate of biology, associate professor of the Department of physiology and General biology
Bashkir State University.
ORCID: 0000-0003-1306-1614
450076, Russia, Republic of Bashkortostan, Ufa, street Zaki Validi, 32; ; m.m.krivosheev@mail.ru;
8-9279515818

Информация для цитирования:

Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценологические и популяционные характеристики, антропотолерантность, антэкология / М.М. Ишмуратова, И.В. Суюндуков, А.Р. Ишбирдин, М.Ш. Барлыбаева, М.И. Набиуллин, М.М. Кривошеев // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 3. С. 240–257. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257.

Ishmuratova M.M., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R., Barlybaeva M.Sh., Nabiullin M.I., Krivosheev M.M. [Orchids (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals: ecological-phytocoenotic and population characteristics, anthropotolerance, antecology]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. Iss. 3 (2019): pp. 240-257. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257.

